

*Г.П. Удалова*

## **СИГНАЛИЗАЦИЯ КАК ОСНОВА СТРУКТУРИРОВАНИЯ И ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ПРИМАТОВ**

*Каждый язык представляет собой нечто большее, чем простой механизм для обмена идеями и информацией, нечто большее, чем орудие самовыражения, нечто большее, чем приспособление для выпуска эмоциональной энергии.*

К. Клакхон

Социальная организация обезьян, как и других общественных животных, является результатом взаимодействия между членами сообщества. В основе этого взаимодействия лежат врожденные, генетически детерминированные программы поведения, а также навыки общения, выработанные в ходе онтогенеза. Существование животных в группе невозможно без процесса коммуникации — обмена информацией между особями (коммутатором и реципиентом). Когда животное совершает некое действие, изменяющее поведение другого члена сообщества, наглядно проявляется процесс коммуникации. Однако этот процесс может иметь место и тогда, когда животное, спокойно перемещаясь или, наоборот, тревожно насторожившись, только своей позой воздействует на поведение других членов группы.

При изучении коммуникации обезьян наиболее важными являются следующие вопросы:

— намеренно ли передается информация другому животному или соответствующая поведенческая реакция (сигнал) отражает лишь физиологическое и/или эмоциональное состояние передатчика (коммутатора);

— могут ли обезьяны передавать друг другу точные сведения о конкретном объекте или ситуации (например, о том, в каком месте пространства находится источник пищи и как до него добраться);

— наконец, какую роль играет коммуникация в формировании определенных взаимоотношений членов сообщества, необходимых для сохранения ее целостности и специфической социальной дифференциации.

Здесь следует кратко остановиться на способах коммуникации (передачи информации), используемых животными для общения между собой. Основной набор правил и сигналов для коммуникации составляют наследственные программы поведения. Они были открыты этологами Н. Тинбергеном и К. Лоренцом [Tinbergen 1951; Лоренц 1994] и тщательно исследованы на птицах и грызунах. Обнаружены такие программы поведения и у обезьян [Дерягина и др. 1989; Чирков, Войт 1990; Гудолл 1992 и др.]. Однако наряду с наличием наследственных способов коммуникации высшие позвоночные, в том числе приматы, посредством обучения или подражания способны приобретать новые способы передачи информации и новые сигналы [Фирсов 1983; Дерягина, Васильев 1993 и др.].

Коммуникация обезьян является невербальной. По характеру используемых сигналов она подразделяется на контактную (тактильные взаимодействия) и дистантную. Дистантная коммуникация базируется на визуальной сигнализации (позы, мимика, жесты, взгляды, опознавательные знаки и метки, ритуализованные демонстрации), а также на разнообразных звуковых и химических сигналах.

Существует классификация разнообразных коммуникационных стимулов по их сигнальному значению [Зорина и др. 1999: 125–126], то есть по тому, какую информацию для жизнедеятельности животного они несут:

- 1) сигналы, предназначенные половым партнерам и возможным половым конкурентам;
- 2) сигналы, обеспечивающие обмен информацией между родителями и потомством;
- 3) крики тревоги, зачастую воспринимаемые животными не только своего вида, но и других;
- 4) сигналы, несущие информацию о наличии пищи (иногда и о ее количестве);
- 5) сигналы, способствующие поддержанию контактов между членами сообщества;
- 6) сигналы-переключатели, подготавливающие животное к действию на последующие стимулы (например, у обезьян имеются особые «игровые» мимика и походка);
- 7) сигналы «намерения», которые предшествуют совершению какой-то реакции;

- 8) сигналы, связанные с выражением агрессии;
- 9) сигналы аффилиативных намерений;
- 10) сигналы фрустрации.

Положение каждой особи в сообществе зависит прежде всего от ее пола (половой диморфизм) и возраста. Эти факторы в значительной степени формируют психофизиологические характеристики особи в конкретный период ее существования и определяют ее место в сообществе и выполняемую в данный момент роль. Для адекватного определения своего места в сообществе животное должно обладать способностью:

- а) узнавать и различать особей в группе и корректировать свое поведение соответственно с особенностями поведения каждой особи;
- б) создавать и осознавать символы в мозгу и предметном мире, с помощью которых можно моделировать прошлый опыт, текущие понятия (события) и будущие решения.

### **Типы сообществ у приматов**

Организация социальных групп приматов зависит от генетической предрасположенности каждого вида. Однако она может формироваться в зависимости от условий обитания данной популяции и соответственно этому изменяться при резких сдвигах природной среды. Основу социальных взаимоотношений создают агрессивное (биологический эгоизм) и аффилиативное (альтруизм) поведение. Это две ипостаси социального поведения. Выделяют виды обезьян с наличием баланса между дружелюбным и агрессивным поведением, что проявляется, в частности, в гармоничном развитии показателей группового поведения [Бутовская, Файнберг 1993]. Это макаки (резусы и бурые), павианы (анубисы и чакма), а также шимпанзе и гориллы.

Существование стада, группы обезьян как единого целого невозможно без постоянного наблюдения его членов друг за другом, ориентированности на поведение сородичей. По этому признаку различают два типа поведения.

Первый тип — конкурентный (агонический) — ориентация всего стада на доминирующего самца. Этот тип поддерживается агрессией или угрозой со стороны доминанта. Он характерен для обезьян, живущих на открытой местности (например, для павианов).

Второй тип — гедонический, проявляется во внимании соседних особей друг к другу. Он поддерживается наличием характерной для обезьян реакции самопредставления, особой позой со смыслом «Смотри на меня». Для каждой особи средством привлечь к себе внимание служит также особое поведение «Карнавал». Члены сообществ шимпанзе и горилл связаны между собой взаимными представлениями, время от времени привлекающими внимание животных друг к другу.

Положение каждого члена сообщества зависит не только от его собственного поведения, но также от прошлого, настоящего и ожидаемого поведения партнера (1), от действия обеих особей (2), от взаимного влияния (физического и психического) партнеров друг на друга (3). Каждый член сообщества вносит свой индивидуальный вклад в его формирование и сохранение, занимая определенное место в иерархии доминирования/подчинения.

У низших приматов сообщества имеют разнообразную структуру. Показано многообразие, видоспецифичность, а также определенная лабильность группировок этих приматов [Crook 1970a, b; De Vore 1965a, b]. Есть виды, живущие относительно небольшими семейными группами, а также виды, сообщества которых напоминают таковые у псовых. Низшие обезьяны образуют, как правило, индивидуализированные сообщества закрытого типа, в которых его членам обеспечена безопасность от внешнего вмешательства. В этих сообществах поддерживается система ранговой иерархии, которая, однако, не исчерпывает всей сложности взаимоотношений между особями. У низших узконосых обезьян ядро социальной группы составляют родственные самки, а самцы переходят из одной группы в другую. У некоторых видов макак популяция разбивается на несколько групп, которые можно назвать «кастами».

Благодаря относительно высокому уровню рассудочной деятельности обезьяны способны не только реагировать на сигналы угрозы и подчинения, но и улавливать более тонкие особенности взаимоотношений между членами группы. Отмечены случаи, когда обезьяны использовали безусловный запрет (табу) на действия, которые могли бы причинить вред детенышам, а также особые сигналы для предотвращения или решения конфликтов.

Довольно отчетливо проявляется зависимость структуры общества от условий среды. Так, древесные обезьяны живут маленькими группами, где нет жесткой организации и слабо выражена система доминирования. У африканских мартышек, обитающих в лесу, отсутствует четкая территориальность, иерархия и столкновения между самцами, тогда как у саванных популяций все эти особенности выявляются.

У гамадрилов наблюдается гаремная структура сообществ с наличием специальных механизмов подавления полового инстинкта.

Полагают, что уже у низших обезьян (например, у мартышек) отношения, устанавливающиеся между членами стада, гораздо сложнее, чем иерархические отношения, складывающиеся на основе агрессии. Они определяются не только стремлением самцов к драке, но и их способностью найти поддержку со стороны других самцов. В каждой группе животных отдельные особи реагируют специфически на других членов сообщества, например на самцов, самок, детенышей, подчиненных им особей и т.д. Совокупность контактов каждого животного при динамичных и многообразных взаимоотношениях с другими особями, а также объем и качество получаемой ими информации определяют его место и «роль» в сообществе.

У многих видов развита взаимопомощь (кооперация) в разных сферах деятельности. Дж. Круг [Crook 1970a, b] детально описал динамику социальной структуры сообщества павианов — гелад — и одним из первых исследователей обратил внимание на огромную роль в общественных отношениях обезьян не только конкуренции, но и взаимопомощи. Он выделил две формы такого сотрудничества. Первая — содействие (cooperation), то есть такое поведение группы животных, которое направлено на выполнение определенного преднамеренного действия, имеющего общую выгоду (например, удовлетворение эмоциональных потребностей или получение «наград» для всех членов сообщества). Вторая форма взаимодействия — собственно «сотрудничество» (collaboration) — разделение между членами сообщества отдельных фрагментов выполняемых действий. Обе формы взаимоотношений можно наблюдать, например, у мартышковых обезьян, у которых заботу о новорожденных детенышах берет на себя не только мать, но и одна из дружествен-

ных ей бездетных самок. Это имеет большое биологическое значение, особенно при гибели матери. Полагают, что «подруги», берущие на себя заботу о сироте в случае смерти матери, — ее близкие родственницы. Помогая матери или сохраняя жизнь сироты, они способствуют сохранению генотипа «касты». Заботу о потомстве могут проявлять и самцы. Это наблюдается, например, у японских макак, причем покровительство детенышам оказывают в основном самцы, находящиеся на среднем уровне иерархических отношений. Те обезьяны, которые ухаживают за детенышами доминантных особей, повышают свой социальный ранг.

Разнообразны формы социального устройства у антропоидов. Так, гориллы живут полигамными группами, в которых допускается присутствие нескольких самцов при доминировании одного из них. Отношения самцов носят, как правило, мирный характер, тогда как между самками нередки столкновения и даже драки.

Из всех видов млекопитающих шимпанзе характеризуются наиболее удивительной социальной структурой. Сообщества шимпанзе, достигающие 50 и более членов, занимают территорию, с которой изгоняются все чужие самцы. Ядро сообщества составляют самцы, а самки ведут полунезависимый образ жизни, перемещаясь на частично перекрывающихся территориях соседних объединений шимпанзе. Большая популяция распадается на группы. Шимпанзе могут неплохо существовать и в одиночку. Более того, одиночки и малые группы (по 3–4 особи) при поиске пищи нередко оказываются в более выгодном положении.

Довольно много примеров того, что в сообществе приматов складывается не столько иерархия особей, сколько иерархия группировок [Гудолл 1992]. Помимо относительно стабильных группировок и кланов, шимпанзе могут образовывать различные временные коалиции, направленные либо на достижение «сиюминутной выгоды», либо на то, чтобы животное могло повысить свой ранг (это наблюдается также и у низших обезьян: японских макак, зеленых мартышек, павианов). Имеется немало примеров формирования у шимпанзе скорее не иерархии особей, а иерархии группировок [Там же]. Два-три самца могут объединиться, чтобы отвлечь внимание шимпанзе-доминанта. Они инсценируют драку или изображают

внимание к интересной находке, и пока доминант наводит порядок, по очереди получают доступ к пище или уводят самку. Очевидно, для такого взаимодействия необходимы узнавание конкретных членов группы «в лицо» (1), формирование определенных коммуникативных связей между партнерами (2), обмен сигналами, передающими информацию о намерениях обеих особей в данный момент (3).

У человекообразных обезьян обнаружены убедительные примеры кооперации (зачастую довольно сложной). Такие формы поведения базируются на обмене сигналами разной модальности. Установлено, что самцы шимпанзе специальными звуковыми сигналами («уханием») оповещают членов своего стада о найденной пище и таким образом привлекают их к плодовым деревьям, деля с вновь пришедшими особями пищу, иногда весьма дефицитную. Джейн Гудолл [1992] наблюдала, как полупарализованный самец, который давно не участвовал в размножении и не мог занимать высокого положения в сообществе, помогал своему младшему брату достигнуть статуса альфа-самца. Подобную кооперацию самцов шимпанзе некоторые исследователи объясняют с точки зрения концепции «отбора родичей», которой можно объяснить и некоторые другие особенности взаимодействия самцов шимпанзе. Так, можно наблюдать не только отсутствие конкуренции между ними, но и своеобразную терпимость даже доминирующих самцов, позволяющих другим самцам спариваться с самками.

У шимпанзе самки обычно приходят в сообщество из другого стада и поэтому часто не связаны между собой родством. Самцы же, напротив, состоят в тесном генетическом родстве, так как происходят от одной и той же линии «патриархов». Возможно, именно генетическое родство лежит в основе кажущегося альтруизма самцов. Вместе с тем шимпанзе могут проявлять жестокую агрессивность по отношению к членам других сообществ и даже к детенышам (инфантицид).

Шимпанзе могут оказывать помощь не только родственным членам группы [Гудолл 1992]. Р. Футс [Fouts 1975, 1994] приводит пример такого поведения шимпанзе Уоши, которую обучали языку-посреднику. Она жила на островке, окруженном рвом с водой и изгородью с электрическим током. Однажды молодая самка Синди

каким-то образом преодолела изгородь, упала в воду и стала тонуть. Увидев это, Уоши, держась за траву, вошла в воду, схватила Синди за руку и вытащила ее на сушу. Эти обезьяны были не родственницами и даже малознакомыми. В этих условиях Уоши не только показала свою дружелюбность по отношению к особи своего вида, но и продемонстрировала экстренную оценку новой, ранее никогда не имевшей места ситуации, способность поставить себя на место обезьяны, терпящей бедствие, и принять адекватное в данной ситуации решение, то есть высокий уровень рассудочной деятельности.

Приведем примеры поведения шимпанзе, в котором проявляется их способность анализировать информацию о психофизиологическом состоянии другой обезьяны, а также о ситуации в целом. В экспериментах В. Келера [1925] самку Чика пытались обучить составлять из двух заготовок палку для доставания приманки. При этом самец Султан мог наблюдать за происходящим. Когда стало ясно, что Чика не понимает, что от нее требуется, экспериментатор отдал обе палки-заготовки Султану. Тот взял их, вставил одну в другую, изготовил таким образом нужное орудие и подтолкнул им плод неумелой самке. В этих и многих других опытах и наблюдениях за поведением антропоидов выявляется намеренность, осознанность их действий, возможность даже на основе информации, получаемой при слежении за неудачными попытками другой особи, сформировать правильное решение.

Л.А. Фирсов [1977, 1983] приводит примеры довольно сложных взаимоотношений шимпанзе в процессе предметно-орудийной деятельности. В одной из серий опытов обезьяны могли получить пищевую приманку, только открывая аппарат совместными усилиями. Шимпанзе успешно осваивали этот навык. Затем, однако, стали наблюдаться любопытные изменения в поведении партнеров, выявившие их различное отношение к «работе». Достаточно сбалансированные в ходе обучения отношения нарушались таким образом, что один из партнеров начинал получать большую часть подкрепления за счет деятельности другого. Такая «эксплуатация» вызывала естественное недовольство «работника», который наказывал «наблюдателя». Прежние «трудовые» отношения налаживались лишь после энергичных столкновений. Очевидно, что само по себе решение



подобных задач требует известного социального опыта, а необходимость одного из партнеров манипулировать поведением другого — передачи ему определенной информации путем дистантных и контактных сигналов.

Не менее важным является вопрос о том, могут ли обезьяны передавать точные сведения о конкретном объекте или ситуации и если могут, то какими способами. Еще Э. Мензел [Menzel 1974, 1975, 1979] исследовал, способны ли шимпанзе передавать друг другу информацию о местонахождении пищи, не прибегая к прямому показу, а используя только «дистанционное поведение». Одна из обезьян видела, куда экспериментатор прятал пищу. Затем в вольер выпускали сразу шесть других шимпанзе, предоставляя им возможность найти тайник. Специально фиксировались только те случаи, когда обезьяна-свидетель (знаток) не возглавляла группу, а двигалась сбоку или сзади, то есть не могла своими прямыми действиями показать сородичам, где спрятана пища. Тем не менее вся группа бежала прямо к тайнику. Когда вместо пищи прятали «страшную» игрушку (например, змею), то шимпанзе приближались к тайнику осторожно, с явными признаками страха. В других опытах двум шимпанзе показывали разные тайники. Когда всех обезьян группы затем воссоединяли со «свидетелями», они выбирали из этих тайников наиболее привлекательный: либо тот, где было большее количество пищи, либо где были фрукты, а не овощи. Не удалось, однако, выявить, с помощью каких сигналов передается эта информация. По мнению Э. Мензела, это могут быть тонкие мимические движения, которые наблюдатель-человек был не в состоянии уловить.

Наблюдения в естественной среде обитания шимпанзе за тем, как матери обучают своих детенышей «технике» разбивания орехов, дали основания предполагать взаимный обмен сигналами (тактильными и визуальными) между заинтересованными партнерами (мать–детеныш) [Voesch 1991, 2003].

Особый вклад в решение проблемы осознанной сигнализации (коммуникации) у антропоидов внесли исследования поведения «говорящих обезьян», то есть антропоидов, обучаемых языком-посредникам. Взаимоотношения шимпанзе в группе часто изменяются, что зависит от особенностей ситуационной ситуации

и потребностей каждой особи. Антропоиды способны понимать эмоциональное состояние и намерения сородичей по тем сигналам, которые они воспринимают и которыми они обмениваются. Оценивая получаемую информацию, каждый член сообщества приспосабливает свое поведение к конкретной ситуации. Так, молодой самец, уже направившийся к самке и начинающий демонстрировать ей свои намерения, остановится и примет нейтральную позу, если на сцене появится самец более высокого ранга.

Социальные взаимодействия шимпанзе — сфера жизнедеятельности животного, требующая хорошего понимания причинно-следственных связей, мобилизации сложных когнитивных способностей для достижения успеха и поддержания наилучшего для себя положения в сообществе. Рассматривая возрастные изменения иерархического статуса шимпанзе, Дж. Гудолл [1992] указывала, что в ряде случаев борьба за доминирование напоминает «состяжание характеров», в котором большое значение имеют изобретательность и упорство, а иногда случайные факторы. Например, молодой самец Майкл догадался использовать пустые металлические канистры для усиления эффекта своего угрожающего поведения и тем самым резко повысил свой статус на время обладания этим предметом. Низкоранговые особи могут достигать желаемой цели с помощью хитроумных обходных маневров, даже при явном неодобрении старшего по рангу. Это требует прежде всего способности точно анализировать сигналы других членов сообщества и на этой основе планировать свои действия и манипулировать поведением сородичей, то есть разумного поведения.

Именно антропоиды в наибольшей степени среди обезьян обладают способностями понимать сигналы сородичей (выразительные движения, мимику, позы, разнообразные звуковые и визуальные сигналы) и на этом основании оценивать внутреннее состояние сородичей и их поведенческие возможности. Они могут в соответствии с этим мысленно поставить себя на место другого члена сообщества и предугадать его действие, что рассматривается как одно из наиболее сложных проявлений познавательной деятельности приматов [Premack 1978; Premack, Woodruff 1978; Сифард, Чини 1993; Povinelli et al. 1993].

## **Способы сигнализации и коммуникации приматов**

Исследование сигнализации и способов коммуникации обезьян имеет особое значение, поскольку позволяет приблизиться к пониманию того, как формировались в эволюции приматов (включая человека) эти важнейшие стороны когнитивной деятельности и рассудочного поведения. Наличие сигнализации является необходимым условием существования социальной группы животных. Расширение диапазона коммуникативных сигналов увеличивает вероятность выживания сообщества за счет усложнения и уточнения взаимных отношений между особями. Это, в свою очередь, приводит к довольно сложной дифференциации особей внутри группы, стада, популяции.

Обезьяны обладают весьма обширным и разнообразным репертуаром названных выше контактных и дистантных сигналов. Одним видам (например, бурым макакам) свойственны постоянные тесные контакты между дружелюбно настроенными особями, а другие виды (японские макаки) не терпят длительных тактильных контактов, и даже особи, настроенные дружелюбно, располагаются на расстоянии 50–100 см друг от друга. Телесные контакты (жесты, позы, мимика, взаимные реакции соприкосновения) у одних видов (например, у павианов и макак) могут быть строго стереотипными, а у других (шимпанзе, гориллы) — весьма разнообразными и даже индивидуальными. Различные касания, обнимания, поцелуи особенно распространены у молодых антропоидов. Особое распространение у обезьян получил груминг, который выполняет не только гигиеническую функцию, но и социальную. Такие контакты имеют важное значение, так как они снижают уровень социального напряжения у партнеров и в стаде в целом.

Особую роль играет дистантная сигнализация, прежде всего визуальная. У обезьян, по сравнению с другими млекопитающими, особенно развита мимико-жестикуляционная сигнализация. Такого рода комплексы, воспринимаемые визуальным обезьяньим реципиентом, обеспечивают ей разнообразную информацию относительно состояния и намерения членов сообщества. У обезьян имеется особый мимико-жестикуляционный комплекс со значением, близким к таковому у человека: «Убирайся» или «Поворачивай

оглобли». Он изображает как бы наскок на другую особь, но не само действие. Сигналом превосходства и даже угрозы может служить пристальный взгляд, направленный на другую особь. Взгляд, устремленный в землю, а не на соседнюю особь, предотвращает столкновение с ней. Очевидно, животное, сигнализируя о своем намерении, должно понимать, какая будет реакция у реципиента, и, следовательно, представлять результат действия своего сигнала на других членов группы.

Специально рассматривается вопрос о формировании в филогенезе различных сигналов, характерных для приматов. Отмечают наличие гомологической связи целого ряда мимических выражений у человека и обезьян (тревога, угроза, злость, улыбка, смех). Полагают, что видоспецифические сигналы общения (жесты, мимика, позы, звуки и др.) могли произойти от врожденных двигательных координаций, которые постепенно стали приобретать квазисоциальные интериндивидуальные значения. Например, зевота превратилась в гримасу угрозы [Кликс 1983]. Характерная для обезьян поза подставления (покорности более сильному или высшему по рангу) первоначально была специфической сексуальной реакцией. Эта поза, а также соответствующая сексуальная поза самца стали универсальными способами регуляции внутригрупповых отношений, сигналами «господства–подчинения», то есть приобрели символическое значение, не имеющее прямого отношения к половому акту. В редких случаях, когда сообщество состоит из самок и молодых самцов-подростков, доминирующая самка проявляет свою власть, принимая сексуальную позу самца-доминанта. Благодаря наличию таких сигналов агрессивное поведение, как правило, заканчивается примирением конфликтующих сторон, а особь-агрессор часто выступает в роли инициатора примирения, то есть реализуются экологические механизмы торможения агрессивного поведения.

Выделение коммуникативных сигналов из системы врожденных форм поведения является лишь первым шагом в формировании коммуникативных систем. Следующий шаг состоит в оптимизации сформировавшихся сигналов, все большее отделение их от исходной поведенческой основы. В результате этого **сигнал** приобретает характер **знака**. Использование таких сигналов-знаков позволяет более адекватно и точно реагировать на изменения в по-

ведении сородичей, занимающих то или иное место в социальной системе иерархии. Дальнейшее усложнение систем сигнализации приводит к образованию особых форм поведения, несущих вполне определенный смысл для членов сообщества данного вида. Это так называемые ритуализованные реакции. «Некоторые действия в процессе филогенеза утрачивают свою собственную первоначальную функцию и превращаются в чисто символические церемонии <...> Последовательность действий, первоначально служившая каким-то другим, объективным и субъективным целям, становится самоцелью, как только превращается в автономный ритуал» [Лоренц 1994]. Процесс такого перехода назван ритуализацией.

Приведем некоторые известные примеры таких ритуализованных способов сигнализации у антропоидов:

а) для разрядки конфликта и своей защиты слабейшая особь (самец или самка) хватается какого-нибудь малыша, прижимает его, поворачивает лицом к нападающей доминирующей особи. Малыш — это табу для взрослой обезьяны, даже находящейся в агрессивном состоянии;

б) поведение «Карнавал»: при встрече двух групп шимпанзе они начинают возбужденно приветствовать друг друга шумными криками. Обезьяны обнимаются, обнюхиваются, похлопывают друг друга по спине, обмениваются поцелуями и рукопожатиями;

в) барабанная дробь ладонями и подошвами по стволам деревьев — это не только сигналы общения, но и сигнал о наличии обильного источника пищи для привлечения сородичей;

г) танец дождя, исполняемый самцами шимпанзе.

Полагают, что развитие ритуализованных форм сигнализации антропоидов могло способствовать возникновению подобных форм коммуникативного поведения у древних гоминид. Например, «танец дождя» мог преобразоваться в обряд вызывания дождя, описанный у человека. «Карнавал» шимпанзе имеет сходство с обрядом Кунапипи австралийских аборигенов [Берндт, Берндт 1981].

### **Акустическая коммуникация обезьян**

Важное значение для взаимоотношения животных в сообществе имеет дистантная звуковая сигнализация. Исследование различных

сторон коммуникации приматов на основе звуковых сигналов весьма важно для понимания глобальной проблемы формирования речи у человека.

Еще в 1899 г. Р.Л. Гарнер в условиях зоопарка провел исследование акустической сигнализации у обезьян. Неоднократно в одних и тех же ситуациях он показывал обезьянам разные предметы или отнимал их, записывая при этом звуки, издаваемые животными (шимпанзе, паукообразные обезьяны, макаки-резусы, капуцины и представители других видов). Исследователю удалось выделить некоторые звуки, имеющие определенное значение. Так, определенный звук, издаваемый капуцинами, соответствовал понятию «пища вообще», а другие звуки («слова») обозначали «хлеб» или «овощи-фрукты». «Слово», обозначающее «пища», капуцины употребляли также в качестве дружеского приветствия, что объяснялось тем, что это основное для обезьян «понятие».

Позже способы звуковой коммуникации обезьян начали интенсивно изучаться приматологами [Marler, Tenaza 1977; Фирсов, Плотников 1981; Snowdon 1986; Дерягина и др. 1989; Гудолл 1992; Дерягина, Васильев 1993; Фирсов 1983, 1987, 1993]. Поскольку коммуникация обезьян, как правило, полимодальна, то одновременно составляли «словари» жестов и звуков, которые соответствовали различным ситуациям. Обнаружили различия звуков обезьян по высоте, тембру, силе, эмоциональной насыщенности, а также зависимость их от возраста животных и, что особенно важно, индивидуальные особенности звуков [Тих 1970]. Регистрировали появление и характер главных звуков у низших обезьян в разнообразных условиях: звуки приветствия при встрече, призывы, сигналы опасности, агрессии, жалобы, страха, недовольства, стадные сигналы, а также звуки, издаваемые при груминге, сексуальном общении, обращении к детенышу, при игре, ссоре, ночной перекличке и т.д.

М.А. Дерягина и С.В. Васильев [1993] составили глоссарий для восьми видов обезьян, детально проанализировав соотношение разных элементов их коммуникационной системы. Так, четыре вида макак употребляют от 10 до 15 жестов, а шимпанзе — 51. Мимических сигналов у макак было 20–24, у гиббонов — 36, у шимпанзе — 82. Акустический репертуар обезьян оказался сравнительно бедным — от 4 до 8 звуков у всех исследованных видов. По другим

данным, звуковой репертуар шимпанзе насчитывает около 13 звуков, которые они издают для поддержания контактов друг с другом, когда находятся в густом подлеске или при наличии каких-либо препятствий, мешающих видеть своих соплеменников. Обезьяны способны различать голоса знакомых особей, что важно для индивидуального дифференцированного общения.

### **Звуковая сигнализация (язык) восточноафриканских верветок**

Т. Струзейкер [Strusaker 1967, 1977], изучая акустические сигналы зеленых маргышек (верветок), обнаружил, что эти обезьяны издают по-разному звучащие крики в ответ на появление трех хищников: леопардов, орлов и змей. При этом поведенческая реакция обезьян на каждый из сигналов специфична. В ответ на сигнал появления леопарда обезьяны забирались на деревья, орла — вглядывались на небо и прятались в кусты, на сигнал появления змеи внимательно осматривали траву. Таким образом, впервые было показано, что обезьяны используют различные звуки-знаки для маркировки специфических, опасных для них живых объектов.

Тревожные крики верветок могли служить сигналом общей готовности, заставляющим животных настораживаться и искать источник опасности. Иначе говоря, верветки могли реагировать на увиденного хищника, а не на услышанные звуки. В таком случае крики верветок были не конкретным символом леопарда, орла или змеи, а выражением относительной степени испуга (неспецифического возбуждения), вызываемого любым хищником. Это предположение проверялось [Seyfarth et al. 1980; Cheney, Seyfarth 1983, 1990а, б; Сифарт, Чини 1993]. Обезьянам предъявляли записи их разных сигналов, но в отсутствие хищников, так что животные могли реагировать только на звуковую, а не на зрительную составляющую этого комплекса стимулов. Чтобы проверить, не отражают ли сигналы животных только степень испуга или возбуждения, параметры звуков варьировали по длительности или громкости. Полученные результаты дали основания считать, что верветки оценивают различные крики тревоги на основе их смыслового содержания, а не только акустических свойств. Иными словами, эти звуки функ-



ционируют как семантические сигналы. Тот факт, что отдельные конкретные «слова» были описаны именно у верветок, объясняется особенностями их природной среды, где разные виды хищников четко различаются для наблюдателя и требуют особой реакции, что и способствовало формированию специфических криков, сигналов тревоги [Diamond 1993].

Кроме криков, предупреждающих о появлении трех видов хищников и различающихся по смыслу, имеются и другие звуки (например, «врр» и щебет, издаваемые при появлении чужой группы обезьян), которые относятся к одному и тому же явлению, но выражают разные оттенки в пределах одной понятийной категории. В экспериментах обезьянам предъявляли различные варианты записей этих звуков-сигналов. Проверjali, оценивают ли они два сходных по смыслу, но акустически резко различных сигнала («врр» и щебет) как разные или как сходные звуки. В других сериях тестов предъявляли иные пары сигналов и записывали также реакции обезьян на голоса разных особей своего вида. Результаты отчетливо показали, что верветки способны оценивать различные звуки на основе их смыслового содержания, а не только по акустическим свойствам. Эти обезьяны, по-видимому, используют несложную акустическую семантическую систему (язык), в которой некоторые крики (например, предупреждение о появлении врага) различаются по смыслу, а другие (как «врр» и щебет) могут выражать смысловые оттенки в пределах одной понятийной категории.

Для изучения способов общения обезьян в группе исследовали, могут ли они понимать разницу между собственными представлениями и знаниями и представлениями других особей, а также способны ли они специально проинформировать о чем-то сородича или изменить его неверные представления. Особенно показательными в этом плане оказались результаты экспериментов, в которых мать имела возможность «сообщить» своему детенышу о местоположении корма и появлении хищника. Мать должна была понимать, что детеныш не знает о грозящей ему опасности. Оказалось, однако, что у низших обезьян мать никак не пытается воздействовать на поведение детеныша. Это вполне соответствовало поведению низших обезьян в природе. В определенном возрасте детеныши верветок начинают сами издавать крики тревоги и реагировать на такие сигнала-



лы сородичей. Однако в обоих случаях они часто ошибаются. Некоторые ошибки безобидны: например, детеныш издает крик «орел», видя пролетающего над ним голубя. Другие ошибки могут стоить детенышу жизни: например, когда он смотрит вверх, услышав сигнал о приближении змеи. Не удалось обнаружить доказательств того, что взрослые особи поправляют детенышей или как-либо поощряют поведение тех из них, кто издавал звуки тревоги правильно и адекватно на них реагировал. Взрослые особи, по-видимому, неспособны оценить, что уровень знания детенышей уступает их собственному. Детеныши верветок учатся только посредством собственно опыта, своих наблюдений. То, что акустические сигналы верветок являются выученными, а не врожденными, делает «язык» этих обезьян наиболее причудливым из всех имеющихся коммуникативных систем животных.

### **Звуковая коммуникация антропоидов**

Существенное значение имеет изучение звукового общения антропоидов. Довольно богатый и дифференцированный репертуар звуков выявлен у гиббонов. Их так называемые «долгие крики» сигнализируют не только о присутствии обезьяны и ее местоположении, но также о поле, ранге и «семейном положении» особи [Cowlishaw 1992]. Особый интерес представляют «хоры» гиббонов. Соло самца выполняет функцию сигнала — индивидуальной метки территории. Дуэт гиббонов, составляющих брачную пару, — это громкие крики, издаваемые в определенной последовательности самцом и самкой. Это пение поддерживает связь в уже сложившейся паре и предотвращает проникновение в нее других гиббонов разного пола. Звуки такого типа, по-видимому, генетически обусловлены. Важную роль в общении гиббонов, как и других антропоидов, играют «дуэты» — координированные крики, когда обезьяны взаимодействуют, подстраиваясь под голоса друг друга.

Шимпанзе, в том числе бонобо, производят разнообразные звуки в зависимости от конкретной ситуации, в том числе и в процессе орудийной деятельности. Ван Хоофф [Hooff 1973] насчитал у шимпанзе 11 естественных звуков. Дж. Гудолл выделяла не менее 13, а Ладыгина-Котс [1965] — 25. Отмечено, что в зависимости от

субъективной установки исследователей количество естественных коммуникативных звуков у шимпанзе может колебаться от 11 до 37 [Панов 1983]. У обыкновенных и карликовых шимпанзе особые «долгие крики» состоят из ограниченного числа базовых акустических элементов, которые комбинируются неодинаковым образом у разных животных [Clark, Wrangham 1993; Hofman, Fruth 1994; Mitani, Brandt 1994]. У шимпанзе выявлены звуки типа гласных, а также сочетания гласных с согласными, которые воспроизводятся при дружелюбном поведении особей. В отличие от низших обезьян, антропоиды основное разнообразие звуков используют в контексте дружелюбного поведения, у них описан даже смех. Полагают, что в этом контексте развивалась речь и у наших предков. Дж. Гудолл [1992: 146–148] отмечала, что некоторые издаваемые шимпанзе звуки различаются в зависимости от вида пищи или конкретной опасности. Например, звук «хуу» издается только при виде небольшой змеи, неизвестного шевелящегося предмета или мертвого животного. Л.А. Фирсов [1993] выделял у шимпанзе пищевые, ориентировочные, контактные, игровые и другие сигналы, служащие для коммуникации членов группы. Самцы шимпанзе специальными звуковыми сигналами («уханием») оповещают членов своего сообщества о найденной пище и привлекают их к плодовым деревьям. Полагают, что шимпанзе узнают друг друга по голосу и могут осознанно применять звуковые сигналы [Hauser 1996 и др.]. Наблюдали [Mitani, Brandt 1994], что самцы шимпанзе пытаются подражать акустическим характеристикам криков других обезьян, с которыми они «переговариваются». Звуки, издаваемые каждым самцом, различаются в зависимости от того, с каким из партнеров он взаимодействует. Это приводит, с одной стороны, к индивидуальному разнообразию звуковой сигнализации, а с другой — к унификации криков членов данной группы [Vaidyathan 2011]. Очевидно важное значение такой акустической сигнализации для дифференцированного, индивидуального взаимодействия особей сообщества.

Система голосовой коммуникации у шимпанзе имеет врожденную основу. Для детенышей, воспитанных человеком вне их естественной коммуникационной среды, определены четкие возрастные периоды становления каждого голосового сигнала [Фирсов, Плотников 1981]. Многие звуковые сигналы антропоидов не призваны

служить средством передачи каких-либо конкретных сообщений и выполняют не смысловую (семантическую), а фатическую функцию, назначение которой — поддерживать дружественные контакты между особями. Врожденные звуковые и зрительные сигналы вполне способны обеспечивать этим приматам те чисто биологические функции, которые связаны с установлением и поддержанием социальной иерархии, с ситуациями ухаживания самцов за самками, а также с родительским поведением. Вместе с тем наряду с врожденными сигналами, произвольно возникающими в определенных биологических ситуациях, у шимпанзе существует и другой тип коммуникации, позволяющий им намеренно обмениваться сведениями о расположении, качестве и количестве интересующих их объектов.

Относительно мало, по сравнению с шимпанзе, исследований акустических свойств вокализаций орангутанов. Так, в зоопарке Атланты у группы этих обезьян анализировали издаваемые ими звуки с целью понять, в каком контексте они используются [Jovanovic et al. 2001]. Кроме этого, определяли индивидуальные различия в производстве звуков. Записали девять разных типов звуков, некоторые из них имели индивидуально-специфические варианты. Выявили также несколько вокализаций, специфических для пола животных, такие как долгие крики самцов и «поцелуй-писк» (kiss-squeak) самок. Некоторые одинаковые звуки орангутаны производили в разных ситуациях.

Исследуя [Wich et al. 2012] **поведение пяти популяций орангутанов**, обитавших в географически удаленных местностях островов Борнео и Суматра, сфокусировали внимание на двух типах произвольных звуков: на сигналах, издаваемых при строении гнезда (**nesting call**), и крике матерей (**call mather-infant**), **призывающих детенышей**, достаточно взрослых, чтобы питаться независимо. Шесть классов звуков первого типа издавали половозрелые орангутаны обоего пола старше 2–3 лет. Полученные результаты дали основания авторам считать, что самцы-орангутаны издают популяционно-специфические произвольные звуковые сигналы, статистически различающиеся по акустическим характеристикам. Популяционные, географические различия произвольных звуков и акустические групповые вариации выявлены не только у орангутанов, но и у дру-

гих приматов [Mitani et al. 1999; Delgado 2000; Crockford et al. 2004; Boesch 2003; Wich et al. 2008; Torre, Snowdon 2009]. Обнаруженные различия рассматривались не как следствие экологических или генетических факторов, а как результат социального вокального обучения [Marshall et al. 1999; Crockford et al. 2004; Hardus et al. 2009]. Предположили, что популяционные различия изученных типов звуковых сигналов у антропоидов зависят от уровня социализации их сообществ. Имеются данные о способности орангутанов и шимпанзе к инновациям в акустической сфере и социальному обучению. Во-первых, в естественных условиях они издают при игре или строительстве гнезд особые, свойственные только конкретной особи звуковые сигналы. Во-вторых, в неволе эти приматы издают звуковые сигналы, не входящие в их видоспецифический репертуар, и используют их соответственно ситуации [Miles et al. 1996; Hopkins et al. 2007; Wich et al. 2008]. **Наконец, в природе или находясь в неволе, антропоиды демонстрируют наличие произвольного контроля при копировании новых звуков [Schaik et al. 2003, 2006; Hardus et al. 2009; Owren et al. 2010]. Интересны случаи использования шимпанзе в качестве сигналов не голосовых звуков, а ими искусственно созданных [Sugiyama 1981; Nishida 1987; Boesch 2003].**

Естественный язык шимпанзе качественно отличается от коммуникативных систем других животных. Он соответствует относительно высокому уровню рассудочной деятельности этих приматов. Индивидуальный вокальный репертуар каждого шимпанзе содержит много вариантов криков, которые усваиваются его сородичами благодаря подражанию (имитации). Естественную акустическую коммуникативную систему шимпанзе обозначают как «минимальный язык» (или «протоязык»), имея в виду наличие в криках шимпанзе вариабельных элементов, которые по-разному группируются в разных ситуациях (элементарный синтаксис) и не только выражают сиюминутное состояние животного, но и сигнализируют о самоопределении особи. Мнение о том, что у шимпанзе возможен некий «первичный язык», высказывал Л.А. Фирсов [1983, 1993] на основе всестороннего изучения высшей нервной деятельности шимпанзе. Для возникновения указанных особенностей акустической коммуникации необходимо не только наличие тонкого восприятия звуковых стимулов, способности к аналитико-синтетической их

обработке, хорошо развитой памяти и других свойств рассудочной деятельности, но также сложная сеть социальных взаимодействий, что характерно для сообществ шимпанзе.

Обнаружение у разных видов приматов способности создавать произвольные по структуре «культурные» звуки, несущие вполне определенное смысловое значение в определенном контексте социального общения, стало важным этапом в развитии представлений о существовании промежуточных, переходных уровней коммуникации, предшествовавших появлению речи у человека [Келер 1925; Cheney, Seyfarth 1990a, b; Wich et al. 2012 и др.]. Следует отметить, однако, что коммуникация приматов, как правило, осуществляется при помощи сложных комплексов разных по модальности сигналов, в анализе которых участвуют тактильная, слуховая, зрительная и обонятельная сенсорные системы. Существенное развитие представлений о происхождении и формировании языка человека (речи) со свойственными ему принципиальными отличиями от естественных языков обезьян (даже антропоидов) в настоящее время связано с разработкой специального направления приматологии — обучением человекообразных обезьян языкам-посредникам. Ознакомиться с основными материалами и теоретическими положениями исследований в этом плане можно в доступной русскоязычной литературе [Зорина и др. 1999].

В заключении подчеркнем, что обмен информацией, опосредованный сигнальными системами, обуславливается в конечном счете социальными процессами, но, в свою очередь, способствует формированию сложной дифференцированной структуры сообщества приматов. Такая взаимная связь коммуникативных и социальных процессов необходима для установления устойчивых, гармоничных, адекватных взаимоотношений между членами сообщества, различающихся по полу, возрасту, рангу в иерархии доминирования/подчинения, а также по индивидуальным психофизиологическим характеристикам. В филогенезе приматов она являлась основой для совместных действий членов сообщества и осуществления коллективных форм поведения: добывания пищи, охоты, избегания хищника или защиты от него, разнообразных процессов предметно-орудийной деятельности.

### Библиография

- Берндт Р.М., Берндт К.Х.* Мир первобытных австралийцев. М., 1981.
- Бутовская М.Л., Файнберг Л.А.* У истоков человеческого общества. М., 1993.
- Гарнер Р.Л.* Язык обезьян. СПб., 1899.
- Гудолл Дж.* Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.
- Дерягина М.А., Бутовская М.Л., Семенов А.Г.* Эволюционные перестройки систем коммуникации в филогенезе приматов и гоминид (в связи с проблемой происхождения речи) // Биологические предпосылки антропосоциогенеза. М., 1989. Т. 1. С. 98–129.
- Дерягина М.А., Васильев С.В.* Формы общения у приматов и происхождение языка человека // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 60–85.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М., 1999.
- Келер В.* Исследование интеллекта человекообразных обезьян. М., 1925.
- Клакхон К.* Зеркало для человека. Введение в антропологию. СПб., 1998.
- Кликс Ф.* Пробуждающееся мышление. История развития человеческого интеллекта. М., 1983.
- Ладыгина-Котс Н.Н.* Предпосылки человеческого мышления. М., 1965.
- Лоренц К.* Агрессия (так называемое зло). М., 1994.
- Панов Е.Н.* Знаки, символы, языки. М., 1983.
- Сифарт Р.М., Чини Д.Л.* Разум и мышление у обезьян // В мире науки. 1993. № 2/3. С. 6–17.
- Тинберген Н.* Социальное поведение животных. М., 1993.
- Тих Н.А.* Стадная жизнь обезьян и средства их общения в свете проблемы антропогенеза: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1970.
- Топоров В.Н.* О ритуале. Введение в проблематику. М., 1988.
- Фирсов Л.А.* Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
- Фирсов Л.А.* Довербальный язык обезьян // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1983. Т. 19. С. 381–389.
- Фирсов Л.А.* Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 639–711.
- Фирсов Л.А.* По следам Маугли // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 44–59.
- Фирсов Л.А., Плотников В.Ю.* Голосовое поведение антропоидов. Л., 1981.

Чирков А.М., Войт И.С. Этологический атлас психофармакологических исследований на павианах гамадрилах. АМН СССР. Сухуми, 1990.

Boesch C. Teaching of wild chimpanzees // *Anim. Behav.* 1991. Vol. 41. P. 530–532.

Boesch C. Is Culture a Golden Barrier Between Human and Chompanzee? // *Evolutionary Anthropology.* 2003. Vol. 12. P. 82–91.

Cheney D.L., Seyfarth R.M. Nonrandom dispersal in free-ranging vervet monkeys: social and genetic consequences // *Am. Nat.* 1983. Vol. 122. P. 392–412.

Cheney D.L., Seyfarth R.M. How monkeys see the world: Inside the Mind of Another Species. Chicago, 1990a.

Cheney D.L., Seyfarth R.M. Attending to behavior versus attending to knowledge: Examining monkey` attribution of mental status // *Animal Behaviour.* 1990b. Vol. 40. P. 742–753.

Clark A.P., Wrangham R.W. Acoustic analysis of wild chimpanzee pant hoot: Do Kibale forest chimpanzees have an acoustically distinct food arrival pant hoot? // *Am. J. Primatol.* 1993. Vol. 31. P. 99–109.

Cowlishaw G. Song function in gibbons // *Behavior.* 1992. Vol. 121. P. 1137–1139.

Crockford C., Herbinger I., Vigilant L., Boesch C. Wild chimpanzees produce group-specific calls: a case for vocal learning? // *Ethology.* 2004. Vol. 110. P. 221–243.

Crook J.H. Sources of cooperation in animals and man // *Social Science Information.* 1970a. Vol. 9. № 1. P. 27–48.

Crook J.H. The socio-ecology of primates // J.H. Crook (ed.) *Social Behavior in Birds and Mammals.* L.; N.Y., 1970b. P. 103–166.

De Vore I. Mother-infant relation in free-ranging baboons // *Readings in Animal Behavior.* N.Y.; L., 1965a. P. 541–558.

De Vore I. *Primate Behavior. Field Studies of Monkeys and Apes.* N.Y.; L., 1965b.

Delgado R.A. Geoographic variation in the long calls of male orangutans (*Pongo spp.*) // *Ethology.* 2000. Vol. 113. P. 487–498.

Diamond J. The third chimpanzees: The evolution and future of the human animal. N.Y., 1993.

Fouts R.S. Communication with chimpanzees // G. Kurth, I. Eibl-Eibesfeldt (eds.) *Hominization and Behavior.* Stuttgart, 1975. P. 137–158.

Fouts R.S. Transmission of human gestural language in a chimpanzee mother-infant relation // R.A Gardner, B.T. Gardner, B. Chiarelli, F.X. Plooij (eds.) *The Ethological Roots of Culture.* Netherland: Kluwer Academic, 1994. P. 267–270.



*Hardus M.E., Lameira A.K., Singleton I., Morrogh-Bernard H.C., Knott C.D. et al.* A description of the orangutan's vocal and sound repertoire, with a focus on geographic variation // *Orangutans: Geographic variation in behavioral ecology and conservation*. N.Y., 2009. P. 49–64.

*Hauser M.D.* The evolution of communication. Cambridge, 1996.

*Hofman G., Fruth B.* Structure and use of distance calls in wild bonobos (*Pan paniscus*) // *Intern J. Primatol.* 1994. Vol. 15. P. 767–782.

*Hooff I.A.* A structure analysis of the social behavior of semi-captive group of chimpanzees // *Social Communication and Moment / Eds. M.V. Granach, J. Vine.* 1973. P. 75–162.

*Hopkins W.D., Taglialatela J.P., Leavens D.A.* Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human // *Animal Behaviour.* 2007. Vol. 73. P. 281–286.

*Jovanovic T., Davis J.E., Stoineki T., Mayo L., Müller C.* Individual and contextual differences in orangutan (*Pongo pygmacus*) vocalization // XXVII Int. Ethological Conference. Tübingen, 2001. P. 186–187.

*Marler P.D., Tenaza R.* Signaling behaviour of apes with special reference to vocalization: How animals communicate. Bloomington, 1977.

*Marshall A.J., Wrangham R.W., Arcadi A.C.* Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees // *Animal Behaviour.* 1999. Vol. 58. P. 825–830.

*Menzel E.W.* A group of young chimpanzees in a one-acre field // A.M. Schrier, F. Stollnitz (eds.) *Behavior of non-human primates*. N.Y.: Acad. Press, 1974. Vol. 5. P. 83–153.

*Menzel E.W.* Natural language of young chimpanzees // *New Science.* 1975. Vol. 65. № 932. P. 127–130.

*Menzel E.W.* Communication on object-locations in a group of young chimpanzees // D.A. Hamburg, E.R. McGown (eds.) *The Great Apes*. Menlo Park. California, 1979. P. 359–371.

*Miles H.L., Mitchell R.W., Harper S.E.* Simon says: The development of imitation in an enculturated orangutan // A.E. Russon, K.A. Bard, S.T. Parker (eds.) *Reaching into thought: The mind of the great apes*. N.Y., 1996. P. 278–299.

*Mitani J.C., Brandt K.L.* Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzee // *Ethology.* 1994. Vol. 96. P. 233–252.

*Mitani J.C., Hunley K.L., Murdoch M.E.* Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: A reassessment // *American Journal of Primatology.* 1999. Vol. 47. P. 133–151.

*Nishida T.* Local traditions and cultural transmission // S.S. Smits, D.L. Cheney, R.W. Seyfarth, R.W. Wrangham, T.T. Strusaker (eds.) *Primates societies*. Chicago, 1987. P. 462–474.



Owren M.J., Amoss R.T., Rendall D. Two organizing principles of vocal production: Implications for nonhuman and human primates // *Am. J. Primatol.* 2010. Vol. 71. P. 1–15.

Povinelly D.Y., Ruff A.B., Landau K.R., Biewale D.T. Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Distribution, ontogeny, and patterns of emergence // *J. Comp. Psychol.* 1993. Vol. 107. P. 347–372.

Premack D. Chimpanzee theory of mind. 2. The evidence for symbol in chimpanzee // *Behav. Brain Sci.* 1978. Vol. 1. P. 625–629.

Premack D., Woodruff G. Does the chimpanzee have a theory of mind? // *Behav. Brain Sci.* 1978. Vol. 4. P. 515–526.

Schaik C.P. van, Ancrenaz M., Borgen G. et al. Orangutans cultures and the evolution of material culture // *Science.* 2003. Vol. 299. P. 102–105.

Schaik C.P. van, Noordwijk M.A. van, Wich S.A. Innovation in wild Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) // *Behaviour.* 2006. Vol. 143. P. 839–876.

Seyfarth R.M., Cheney D.L., Marler P. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communications // *Science.* 1980. Vol. 210. P. 801–803.

Snowdon D.A. Vocal communication // *Behaviour conservation and ecology.* N.Y., 1986. P. 495–530.

Strusaker T.T. Behavior of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). Berkeley, 1967.

Strusaker T.T. Infanticide and social organization in the red-tail monkey (*Cercopithecus aethiops*) // *Animal Behav.* 1977. Vol. 19. P. 233–250.

Sugiyama Y. Observations on the population dynamics and behavior of wild chimpanzees of Bossou, Guinea, 1979–1980 // *Primates.* 1981. Vol. 22. P. 435–444.

Tinbergen N. The story of Instinct. N.Y., 1951.

Torre S. de la, Snowdon C.T. Dialects in pygmy marmosets? Population variation in call structure // *American Journal of Primatology.* 2009. Vol. 71 (4). P. 333–342.

Vaidyanathan G. Apes in Africa: The culture chimpanzees // *Nature.* 2011. Vol. 476. P. 266–269.

Wich S.A., Krützen M., Lameira A.R., Arora N. et al. Call Cultures in Orang-Utans? // *PLoS One.* 2012. Vol. 7 (5). e36180.

Wich S.A., Schel A.M., Vries H. de Geographic variation in Tomas langur (*Presbytis thomasi*) loud calls // *Am. J. Primatology.* 2008. Vol. 70 (6). P. 566–574.