

# 文化的起源——动物文化的普遍性与人类文化的独特性

万美婷 苏彦捷\*

(北京大学心理学系, 北京 100871)

**摘要:** 在很长一段时间里文化被认为是人类文明的产物。该文提供了许多关于动物文化现象的证据, 并且提供了动物创新和社会学习能力的观察与实证研究的结果, 用以说明文化在动物中存在的可能性。然而, 人类文化与动物文化存在着明显差异, 造成这种结果的原因可能主要是两者认知能力的差异: 人类特殊的认知模式——文化认知造就了人类复杂的文化体系。

**关键词:** 文化; 演化; 动物; 人类

**中图分类号:** Q958.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000 - 1050 (2009) 04 - 0359 - 06

## Cultural evolution: universality in animal culture and uniqueness in human culture

WAN Meiting, SU Yanjie\*

(Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871, China)

**Abstract:** In most time, culture was attributed to human exclusively. However, after some investigations of animals' cultural behaviors coming out, many researchers believe that culture can exist in animal populations. In the current review, we provided observation evidences about cultural phenomena of animals in wild, as well as experimental results about cognitive foundation of cultural behaviors in laboratory. Besides, we pointed out different ways between human and animal cultures, and explained the cause of the uniqueness of human culture.

**Key words:** Animal; Culture; Evolution; Human

达尔文在《物种起源》中时常用文化改变的例子来解释关于生物演化的理论, 而后许多研究者开始用达尔文理论中提出的关键要素来研究文化的演化, 如变异 (variation)、继承 (inheritance)、地理分布 (geographical distribution) 等 (Mesoudi *et al.*, 2004)。Dawkins (1989) 也认为文化演化的过程与生物演化类似, 通过复制因子 (模因 meme) 将行为、观念等文化内容传递下去。文化演化一直受到许多学者的关注, 而自从研究者发现动物之中也存在文化现象之后, 探索文化演化就不仅限于在人类中研究了, 而是扩展到了动物之中。有的研究者提出文化起源的时间至少可追溯到 1 400 万年前 (van Schaik *et al.*, 2003)。

在现代的学术领域里, 文化有着十分多样的定义, Chiu 和 Hong (2005) 提到, 文化是十分复杂

的、不断变化的 (dynamic), 没有一个概念可以完全地涵盖它的含义。Culture 最早源自于拉丁文 *cultura + colere*, 意为耕作。《美国传统词典》(American Heritage Dictionary 第四版) 里对“Culture”的解释: “文化是社会传播的行为模式、艺术、信仰、制度和其他所有人类劳动和思想产物的总和”。辞海 (1999 年版) 里对文化的定义是: 广义的文化指人类在社会实践过程中所获得的物质、精神的生产能力和创造的物质、精神财富的总和。因此, 上述对文化概念的理解和界定是限定在人类中的。除此之外, 许多研究者还对文化提出了更广泛的生物学定义, 如 Boyd 和 Richerson (1985) 认为, 文化是个体通过教授、模仿或其他社会学习形式来获得和维持的一种信息, 如技能、态度、信念和价值; 还有研究者认为文化是能够通过社会学习

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (30370201, 30770728)

**作者简介:** 万美婷, (1983 -), 女, 硕士研究生。

**收稿日期:** 2009 - 04 - 12; **修回日期:** 2009 - 08 - 07

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: yjsu@pku.edu.cn

传播下去的一种创新 (de Waal, 2001)。总的来说, 广义的文化可以被定义为: 能够通过社会学习一代代地传播下去的一种演化变异 (创新)。当然, 这样的结论并不是最准确, 或者是最完整的, 但接受这个定义使我们能够更加包容地去看待动物的文化。

动物是否拥有文化? 大多数灵长类学家认为动物, 至少黑猩猩 (*Pan troglodytes*), 是拥有文化的 (Boesch and Boesch, 1990; Whiten *et al.*, 1999); 而有一些社会人类学家认为文化和语言紧密联系, 因此文化是人类独有的现象 (Bloch, 1991); 还有一些演化心理学家不否认动物拥有文化, 但是相信人类所拥有的文化绝对是独一无二的 (Tomasello, 1999)。本篇的重点将会放在最后一个观点之上, 首先介绍动物之中存在的文化现象, 再以此对比出人类文化的独特性, 并对人类独特文化的机制做出阐述。

## 1 动物的文化

### 1.1 野外观察到的文化现象

Kawamura (1959) 发表了一篇针对野外日本猴 (*Macaca fuscata*) 洗甘薯的观察报告, 一只年轻的日本猴某天突然在食用白薯之前将白薯拿到河里清洗, 之后这一群的很多猴子便都开始将白薯清洗之后食用。这一发现被认为是一种文化的产生和继承 (Whiten *et al.*, 1999)。

Whiten 等 (1999) 在非洲七个不同的区域观察当地黑猩猩的所有行为 (Bossou、Tai、Gombe、Mahale M-group、Mahale K-group、Budongo、Kibale), 总结出 65 种行为类别, 包括工具使用、社会交往和求偶行为等, 例如: 用叶子清理自己的身体、用树枝钓蚂蚁、用嘴撕叶子发出声音、向其他个体丢石头等等。研究者将这 65 类行为分别归进“社会惯例行为 (customary)”或是“个体行为习惯 (habitual)”, 前者指的是至少在一个年龄层, 或者一种性别中的个体都会做出的行为, 强调行为在社会群内存在传播过程; 后者指的是某种行为在不同个体身上会多次出现, 强调行为多次在某些个体身上出现。此外, 研究者总结对比了各个地点出现的行为种类, 统计发现在 7 个地域种群共存在 39 种惯例行为或行为习惯, 每个种群有自己特定的行为集合。举例来说, Kibale 种群会在理毛时用树叶擦拭对方身体, Bossou 和 Tai 的种群中则不存在这样的行为; 而 Kibale 种群中不存在 Bossou 和 Tai 等种群利用拍打树枝来吸引注意的行为。

van Schaik 等 (2003) 也报道了婆罗洲和苏门答腊 6 个地区的猩猩 (*Pongo pygmaeus*) 群体的 24 种惯例行为或行为习惯, 并且这些行为各自出现在不同的区域, 部分行为在不同的区域重叠。例如, 在苏门答腊 Ketambe 地区, 猩猩在吃带刺的水果时会使用叶子作为手套避免被刺伤, 而其他地区的猩猩则没有发现有该行为。此外, 他们还发现近的种群拥有更多的行为表现, 就是说近的群体之间存在文化传播。

此外, 研究发现分布在哥斯达黎加境内 3 个地区的卷尾猴 (*Cebus capucinus*) 种群拥有各自的觅食行为, 3 个种群中至少有 1 个种群对 20 种食物的加工方式与其他种群存在差异 (Panger *et al.*, 2002)。例如, LB 和 PV 地区的种群对植物 (*Tabeuia ochracea*) 的加工方式是用力打击后食用, 而 SR 地区的种群则是直接食用。并且通过数据分析得到同一地区中的两只个体对这种“差异的”行为的掌握存在一定的稳定性。

以上动物文化的研究中采用的是一种“地理学方法 (Geographic method)”, 也被称为“排除法 (Method of elimination)” (Boesch, 1996; Whiten *et al.*, 1999; van Schaik *et al.*, 2003)。这种方法的逻辑包含两个步骤。第一, 在不同地区存在不同行为模式的地理学变异\*是全或无的, 个体通过社会学习使变异得到广泛的传播和维持, 使得变异在该地区的种群普遍存在, 如果能够发现幼年个体身上存在这样变异的行为, 则有助于证明这种变异存在代际传播; 第二, 要排除其它可能的解释, 这些解释虽然也可以产生同样的地理变异模式, 但不包括社会学习过程, 例如生态学解释为处于相同环境的个体各自独立发展出相同的技能; 遗传学解释为同一地域的个体在基因上有着很强的一致性, 它们可以独立地发展出相同的行为。这些都暗示着行为的出现不是那种需要社会学习的创新, 这两种解释都没有包括与文化定义相关的社会学习过程, 因此需要排除, 排除这些因素之后所留下来的行为则认为是通过文化继承的行为 (van Schaik, 2007)。

文化现象不仅在非人灵长类中存在, 在鲸类动物里也有类似的发现。但是由于海洋宽广而没有阻隔的特点, 海洋动物的社会结构属于开放式, 所以难以使用地理学方法来进行研究。Rendell 和 Whitehead (2001) 通过民族志 (ethnographic) 方

\* 地理学变异指的是不同地区存在不同的行为模式

法记录了鲸类动物的文化行为。他们通过三个方面的观察证据说明海洋生物同样拥有文化：一是对于新异行为的快速传播，即在一代里的个体都出现某个新异的行为，这样的过程可以排除基因的因素，例如 1981 年，研究者第一次发现座头鲸 (*Megaptera novaeangliae*) 的复杂摄食行为“拍水摄食 (lobtail feeding)”，而到了 1989 年，有将近 50% 的个体都被发现掌握了这项摄食技术，拍水摄食被认为是先前“起泡摄食 (bubble feeding)”行为的变异结果，而在群体之间得到了很好的使用和掌握 (Weinrich *et al.*, 1992)；二是行为的代际传递，通过观察亲子之间行为的相似性来说明社会学习对文化传递的促进，如虎鲸 (*Orcinus orca*) 和宽吻海豚 (*Tursiops truncatus*) 的取食行为、迁徙行为等都被证明有亲子之间的相似性 (Baird, 2000; Rendell and Whitehead, 2001)；三是不同群体之间的行为差异，这能表明非亲属个体之间的学习和模仿对文化传递的作用，举例来说，研究者在虎鲸群里发现存在两种社会结构，一种是驻居型的，另一种是游牧型的，驻居型的群里有大约 12 只个体，在 21 年的观察期间几乎没有成员变动，而游牧型的群体通常是 3~4 只个体，个体常常会到其他区域的游牧群里一段时间，然后再回到原来的群中，更有趣的现象是这两种社会结构的群体存在着不同的方言 (Baird, 2000)。

综上所述，动物之中拥有广义的文化现象，即不同地区的群体所拥有的行为表现不尽相同，有着自己特定的行为集合，并且这些行为能够在个体间、群体间和代际间传递。

## 1.2 文化的认知基础

我们在非人动物中已经发现了很多可以被认为是文化的行为发生与传播的现象，尤其非人灵长类中的证据最多。而通常认为文化的出现与传承需要两种能力，一是行为创新 (behavioral innovation)，即对新的环境和应激反映出新的行为模式 (Reader and Laland, 2001)；二是社会学习 (social learning)，即通过观察其他个体或与其他个体互动所进行的学习 (Heyes, 1994)。创新是文化行为的来源，社会学习是行为传递的途径 (van Schaik, 2007)，下面我们来了解非人灵长类的创新和社会学习能力相关研究的发现。

### 1.2.1 创新

目前对创新能力的实验研究还比较少，多是行为观察的报告。Reader 和 Laland (2001, 2002)

对 1 000 篇关于灵长类的研究报告进行分析，专门考察创新和社会学习与其它变量之间的关系。他们发现非人灵长类的创新行为存在性别和年龄差异，雄性的创新行为多于雌性，成体的创新行为多于幼体。对黑猩猩创新行为的数据统计还发现，等级越低的个体，表现出的创新行为越多。个体的创新、社会学习与工具使用的发生频率都与其脑量有显著的正相关。研究者认为聪明的物种有着更多的创新表现，而这些物种的社会学习能力也比较高，因此文化行为得以出现。

### 1.2.2 社会学习

根据广义的文化定义，社会学习是行为传播的关键。模仿被认为是社会学习中最复杂的一种形式 (van Schaik, 2007)，并且模仿也是 Dawkins (1989) 和 Blackmore (1999) 提出的文化传递单位模因 (meme) 的传递方式。Reader 和 Laland (1999) 认为模因同样也能应用在解释动物文化传递过程之上。对非人灵长类模仿能力的探讨涉及对许多物种的各类实验研究，包括大型类人猿、旧大陆猴和新大陆猴等。

许多实验通过工具使用的范式来考察黑猩猩的模仿行为，发现在利用工具时，即使之前观察了行为发出者的动作，被试也仅表现出效仿 (emulation)，即直接使用工具取得食物，而没有出现完全的模仿，即完全重复行为发出者所有动作来取得食物 (Tomasello *et al.*, 1987; Nagell *et al.*, 1993; Call and Tomasello, 1994; Myowa-Yamakoshi and Matsuzawa, 2000)。

然而，有研究者利用“人工水果 (artificial fruit)”范式来考察黑猩猩观察其他个体对客体的操作之后所表现的是何种行为，结果发现他们都表现出模仿 (Whiten *et al.*, 1996; Whiten, 1998)；通过对黑猩猩观察其他个体任意的手势和姿势之后所表现出的行为来看，黑猩猩也拥有模仿的能力 (Custance *et al.*, 1995)。

随后，Horner 和 Whiten (2005) 利用难题箱范式 (puzzle-box) 考察黑猩猩的模仿能力。研究发现如果被试一开始并不明白从箱子取出食物的方法，他会更加完整地重复示范者的动作来保证成功率；而如果被试本身能够在当前的状态得知如何取出食物，那么他会更倾向于用自己的方式去取得食物。因此可以说明，这种问题解决的因果信息对个体模仿他人使用工具，或操纵工具的表现有着重要的影响，也可以证明，黑猩猩具有模仿其他个体的

能力。

不仅因果信息的呈现会影响黑猩猩模仿行为的出现,意图的表现也会影响黑猩猩是否做出模仿行为,如果示范者的行为在黑猩猩看来是有意做出的非自然举动,他们会更多地去模仿完整的动作,而如果示范者的行为是无意的,黑猩猩会较少地完整模仿该行为。可以这么说,黑猩猩能够理解实验者的意图,并且只有在他们认为实验者有意地想要他们做出模仿时,他们才会模仿。黑猩猩做出模仿行为是经过推理,而不是盲目的(Buttleman *et al.*, 2007)。

其他一些研究发现旧大陆猴的日本猴,甚至新大陆猴的绒猴(*Callithrix jacchus*)都有一定程度的模仿能力。日本猴能够通过联合注意的能力来模仿人类的行为(Kumashiro *et al.*, 2003);绒猴能够通过观察来模仿同类的行为从而成功地开启试验设置中的箱子(Voelkl and Huber, 2007)。

非人灵长类的确拥有创新的能力,也有通过效仿和模仿他人行为或行为结果来学习社会技能,即社会学习的能力。创新是文化行为的来源,社会学习又是文化传递的关键。因此,我们可以认为动物,尤其大型类人猿,有着产生文化的认知前提。

## 2 人类的文化

人类社会的文化相较于动物来说,文化形式更加丰富和复杂。人类的文化里不仅包含着满足基本生存需要的行为,还包含着高度发展的科技知识的传递。此外,还有很多精神的、制度的传承,比如艺术、宗教、法律、道德规范等。人类更是拥有了独特的符号系统,用以传承文化的各个方面。没有一种生物像我们人类一样有着如此精细且复杂的文化,人类也因其文化而具有独特性。

### 2.1 人类文化的独特之处

#### 2.1.1 累积文化演变

Boyd 和 Richerson (1985, 1996) 提出如果社会学习能够不断地改进并一代代地积累下去,最终能提高一个群体的适宜度(fitness),那么这种社会学习被称为“累积文化演变(cumulative cultural evolution)”。Tomasello (1999) 把累积文化演变形象地描述成“棘轮效应(ratchet effect)”,表示累积文化演变这样一个过程不仅需要创新,更重要的是有个像棘轮一样可靠的社会传递方式,带领这个创新随着时间的推移进行下去,以致使该创新的最新状态和改良形式得以保持,直至到下一轮的改良过程。总而言之,棘轮效应就是表示一种行为不

断被改进,不断地具有适应性,并代代相传下去。这样的累积文化演变被认为只存在于人类群体之中(Boyd and Richardson, 1996),是由于累积文化演变所需要的机制(文化认知,见下)只为人类所独有(Tomasello, 1999)。每一代的文化都建立在先前的知识、发明和成就之上,并且为后代不断的积累(Caldwell and Millen, 2008)。

#### 2.1.2 合作与符号语言

人类文化另一个独特的地方在于我们能够合作。人类的合作过程包括有意图的参与,即人们在相互合作时,会彼此分享各自的意图。那么人类是如何分享意图呢?这里又涉及到人类另一个独特的能力,即符号语言。人类通过符号语言进行沟通,并且人类的合作中还伴有社会规范,社会规范又正是符号语言和人类智慧的产物。野外的黑猩猩有合作捕猎的行为(Boesch, 1994),实验室的研究也证明了黑猩猩能互助地共同完成一件任务(Melis *et al.*, 2006),那么,合作为什么是人类的独特之处呢?研究者(Tomasello, 1999; Tomasello *et al.*, 2005)认为黑猩猩的合作与人类的合作不同,我们只能把黑猩猩的“合作”行为称作一种发生同步的动作(synchronization),黑猩猩的合作捕猎也许只是参与捕猎的个体同时想要捕获到猎物,因而一起行动,其间不会彼此分享各自的意图,因此不是如人类那样的真正意义上的合作。

因此,不论是累积的文化演变过程,还是人类伴随着意图交流的合作过程,以及人类在合作过程之中所使用的符号语言,都是人类群体所独有的,也许是人类文化的独特之处所在。

### 2.2 人类文化独特的认知基础:文化认知

达尔文(1871)提到,演化生物学家强调任一物种的独特之处都有其前提,这是一切特点赖以产生的基础(van Schaik, 2007)。那么,人类拥有独特文化的基础又是什么呢?

尽管如上所述,非人灵长类拥有创新和模仿能力,能够通过社会学习来传递一些生活习惯,也有很多实验室的证据表明灵长类动物,尤其是大型类人猿,具有相当高水平的社会认知能力,它们拥有社会学习能力,能够共同运作同一事件(Tomasello *et al.*, 2005),但是,Tomasello (1999) 将人类的认知能力在更高的层次上定义为具有一种文化认知成分。社会认知随着经验的累积会逐渐形成一种认知模式——文化认知,这是人类所独有的高级认知能力,包括对他人心理状态进行归因和推理以及对

他人意图的理解能力。在人际交流过程中，人类拥有符号语言作为媒介，沟通的方式更加丰富，并且是双向的、有意图的交流。而对他人的目光，不仅是单向的追随其他个体，而是主体之间的交互作用。文化学习中不仅要理解示范者行为的目标和意图，还要能够从示范者身上学习到当自我与他人拥有同样目标和意图时自己该如何反应。如前面部分提到的合作，合作者彼此之间要有意图地交流合作的目的和方式。人类的教授更主动，建立在理解他人心理状态的基础上，通过理解他人知识状态，从而可以不断调整教学方式，而这些能力在非人灵长类身上还尚未发现（Tomasello, 1999）。

总的来说，人类之所以拥有如此复杂的社会文化形式，都要归功于我们区别于其他物种的高级认知加工能力，人类能够理解他人的心理状态，并且能与他人分享意图、目标，和他人互动，使我们可以达到更好的交流与合作。人类因其特殊的认知能力而产生了独特的文化内容。

### 3 总结和展望

综上所述，文化并不是人类所特有的，动物群体也会出现新的提高适宜度的行为变异，这种变异通过社会学习进行传播，并得以继承，这就是文化。然而，我们也相信人类文化有其显著的独特性，它丰富且复杂的形式是其他物种的文化无法比拟的。也许动物的文化可以发生，可以传递，但是他们的文化不像人类那样可以积累，并且将经过修正的、具有良好适宜度的行为模式代代相传。人类高级的文化认知能力是形成这样特殊文化的关键，我们可以考虑他人的心理状态，可以与他人分享意图，在与他人频繁的互动中，传播且继承前人留下来的知识状态、信念、规范等等复杂的文化形式。

但在今后的研究中，仍有一些方面值得我们继续探讨。如上文曾提到的，动物的创新、社会学习和工具使用的频率与其脑量有显著的正相关，研究者认为聪明的物种有着更多的创新表现，社会学习能力也相对地较高，于是在这些物种中，文化得以出现和传递，举例来说，本文第二部分例举的存在文化现象的物种（非人灵长类和鲸类）都是高智能的生物，我们可以推测他们文化现象的产生是由于高智力水平所致。但这样的推论还需要更多的实证数据支持。可以对其他脑容量较小、智力水平相比非人灵长类较低的物种进行研究，考察他们之中是否也存在文化现象。如果在多数智力水平较低的物种中，的确没有观察到存在类似于非人灵长类的

文化行为，那么我们可以认为文化与智力有着直接的正相关；反之，文化的存在可能与智力程度关系很小甚至无关。我们已经知道人类文化之所以如此复杂是由于自身高级的认知能力，而对智力较低的物种进行文化研究可以让我们更加确认文化是否为认知能力演化所伴随的产物，即文化的出现是否也是由于智能所致。理清文化与智力的关系有助于我们更好地了解文化的起源。

此外，对动物文化的研究能从另一角度为我们探索人类文化的演化过程提供更多的证据。然而目前，对动物文化的研究还相对较少，今后应当继续研究影响动物文化发生发展的因素，如遗传、社会结构以及认知能力等，可以通过跨物种的比较研究，深入探讨不同因素在文化的演化发展历史中所起的各种作用。

### 参考文献：

- Baird R W. 2000. The killer whale: foraging specializations and group hunting. In: Mann J, Connor R C, Tyack P L, Whitehead H eds. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. Chicago: University of Chicago Press, 127 - 153.
- Blackmore S. 1999. *The Meme Machine*. Oxford: Oxford University Press, 37 - 52.
- Bloch M. 1991. Language, anthropology and cognitive science. *Man*, **26** (2): 183 - 198.
- Boesch C, Boesch H. 1990. Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, **54** (1 - 2): 86 - 99.
- Boesch C. 1994. Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, **48** (3): 653 - 667.
- Boesch C. 1996. The emergence of cultures among wild chimpanzees. *Proceedings of British Academy*, **88** (3): 251 - 268.
- Boyd R, Richerson P J. 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press, 1 - 18.
- Boyd R, Richerson P J. 1996. Why culture is common but cultural evolution is rare. *Proceedings of the British Academy*, **88** (1): 73 - 93.
- Buttleman D, Carpenter M, Call J, Tomasello M. 2007. Enculturated chimpanzees imitate rationally. *Developmental Science*, **10** (4): 31 - 38.
- Caldwell C A, Millen A E. 2008. Studying cumulative cultural evolution in the laboratory. *Philosophical Transactions of the Royal B Societies*, **363** (1509): 2529 - 2539.
- Call J, Tomasello M. 1994. The social learning of tool use by orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Human Evolution*, **9** (4): 297 - 313.
- Chiu C Y, Hong Y Y. 2005. *Social Psychology of Culture*. New York: Psychology Press, 29 - 31.
- Custance D M, Whiten A, Bard K A. 1995. Can young chimpanzees (*Pan troglodytes*) imitate arbitrary actions? Hayes & Hayes (1952) revisited. *Behaviour*, **132** (11 - 12): 837 - 859.
- Dawkins R. 1989. *The Selfish Gene*, 2nd edition. Oxford: Oxford Uni-

- versity Press, 189 – 201.
- de Waal F B M. 2001. The Ape and the Sushi Master: Cultural Reflections by a Primatologist. New York: Basic Books, 155 – 247.
- Heyes C M. 1994. Social learning in animals: Categories and mechanisms. *Biological Reviews*, **69** (2): 207 – 231.
- Horner V, Whiten A. 2005. Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Animal Cognition*, **8** (3): 164 – 181.
- Kawamura S. 1959. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates*, **2** (1): 43 – 60.
- Kumashiro M, Ishibashi H, Uchiyama Y, Itakura S, Murata A, Iriki A. 2003. Natural imitation induced by joint attention in Japanese monkeys. *International Journal of Psychophysiology*, **50** (1 – 2): 81 – 99.
- Melis A P, Hare B, Tomasello M. 2006. Engineering cooperation in chimpanzees: Tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour*, **72** (2): 275 – 286.
- Mesoudi A, Whiten A, Laland K N. 2004. Perspective: Is human cultural evolution darwinian? Evidence reviewed from the perspective of the Origin of species. *Evolution*, **58** (1): 1 – 11.
- Myowa-Yamakoshi M, Matsuzawa T. 2000. Imitation of intentional manipulatory actions in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, **114** (4): 381 – 391.
- Nagell K, Olguin K, Tomasello M. 1993. Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, **107** (2): 174 – 186.
- Panger M A, Perry S, Rose L, Gros-Louis J, Vogel E, MackInnon K, Baker M. 2002. Cross-site differences in foraging behavior of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **119** (1): 52 – 66.
- Reader S M, Laland K N. 2001. Primate innovation: sex, age and social rank differences. *International Journal of Primatology*, **22** (5): 787 – 805.
- Reader S M, Laland K N. 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of National Academy of Sciences*, **99** (7): 4436 – 4441.
- Reader S M, Laland K N. 1999. Do animals have memes? *Journal of Memetics – Evolutionary Models of Information Transmission*, **3** (2): 100 – 108.
- Rendell L, Whitehead H. 2001. Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Science*, **24** (2): 309 – 382.
- van Schaik C P, Ancrenaz M, Borgen G, Galdikas B, Knott C D, Singleton I, Suzuki A, Utami S S, Merrill M. 2003. Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, **299** (5603): 102 – 105.
- van Schaik C P. 2007. Culture in primates and other animals. In: Dunbar R, Barrett L eds. Oxford Handbook of Evolutionary Psychology. Oxford: Oxford University Press, 103 – 113.
- Tomasello M, Davis-Dasilva M, Camak L, Bard K. 1987. Observational learning of tool-use by young chimpanzees. *Human Evolution*, **2** (2): 175 – 183.
- Tomasello M. 1999. The Cultural Origins of Human Cognition. Cambridge, MA: Harvard University Press, 201 – 218.
- Tomasello M, Carpenter M, Call J, Behne T, Moll H. 2005. Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, **28** (5): 675 – 735.
- Voelkl B, Huber L. 2007. Imitation as faithful copying of a novel technique in marmoset monkeys. *Plos one*, **2** (7): e611.
- Weinrich M T, Schilling M R, Belt C R. 1992. Evidence for acquisition of a novel feeding behaviour: Lobtail feeding in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Animal Behaviour*, **44** (6): 1059 – 1072.
- Whiten A, Cusance D M, Gomez J C, Teixidor P, Bard K A. 1996. Imitative learning of artificial fruit processing in children (*Homo sapiens*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, **110** (1): 3 – 14.
- Whiten A, Goodall J, McGrew W C, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin C E G, Wrangham R W, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, **399** (6737): 682 – 685.
- Whiten A, Ham R. 1992. On the nature of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behaviour*, **21** (6): 239 – 283.
- Whiten A. 1998. Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, **112** (3): 270 – 281.