

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МЕДИЦИНСКОЙ ПРИМАТОЛОГИИ»**

На правах рукописи

УДК 572



**ЛИПИНА
ЯНА ЮРЬЕВНА**

**ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ПО ОТНОШЕНИЮ
К ДЕТЁНЫШАМ У МАКАКОВ И ПАВИАНОВ**

03.03.02 – «антропология» по биологическим наукам

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Сочи – 2015

**Работа выполнена в ФГБНУ «Научно-исследовательский институт
медицинской приматологии»**

Научный руководитель: **доктор биологических наук В.Г. Чалян
(ФГБНУ «Научно-исследовательский институт
медицинской приматологии»)**

Официальные оппоненты: **доктор исторических наук, профессор М.Л. Бутовская
(Институт этнологии и антропологии РАН)**

**доктор биологических наук Т.Г. Кузнецова
(ФГБУН Институт физиологии им.И.П. Павлова)**

Ведущая организация: **ФГБУН «Музей антропологии и этнографии
имени Петра Великого (Кунсткамера)» РАН**

Защита состоится « 17 » февраля 2016 г. в 14.30 на заседании диссертационного совета Д501.001.94 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 125009, г. Москва, ул. Моховая, д. 11, НИИ и Музей антропологии МГУ имени М.В. Ломоносова, аудитория 215.

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке (Ломоносовский просп., 27) и в канцелярии НИИ и Музея антропологии МГУ имени М.В. Ломоносова.

Электронная версия автореферата и диссертации размещены в сети Интернет на официальных сайтах: ВАК при Министерстве образования и науки РФ и НИИ и Музея антропологии МГУ имени М.В.Ломоносова. Режим доступа: www.anthropos.msu.ru.

Автореферат разослан « _____ » _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



А.В. Сухова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Одним из важнейших научных направлений, в которых используются сведения о поведении и социальном устройстве групп современных видов приматов, является реконструкция на их основе поведения животных предков человека. Именно приматология, в комплексе с данными палеоантропологии, археологии, палеоэкологии, этнографии и истории первобытного общества, даёт возможность с определённой уверенностью судить об особенностях поведения и взаимоотношениях между особями в группах гоминин на ранних этапах их эволюции [Бутовская, Дерягина, 1989].

Исключительная филогенетическая и физиологическая близость человека и других представителей отряда приматов объясняет популярность «приматных моделей» не только при реконструкции отношений у древних гоминин или при изучении биологических корней поведения современного человека, но и среди экспериментаторов, занимающихся другими отраслями науки – медиков и биологов. В связи с этим очевидно, что установление факторов, определяющих успешное размножение обезьян при разведении их в неволе, имеет большое прикладное значение [Мейшвили, Бутовская, Чалян, 1991], и для этого необходимо знание видоспецифических особенностей их поведения. По мнению многих современных исследователей, именно обезьяны, в силу своей эволюционной близости к человеку и сложности социальных взаимоотношений в группе, могут служить наилучшей, а зачастую и единственной, моделью для изучения различных аспектов индивидуального и социального поведения человека [Бутовская, Файнберг, 1993; Suomi, 1997; Nuhman, 2006; Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011].

В настоящее время значительную актуальность по-прежнему представляет исследование родительского поведения приматов. Одним из важных стимулов к проведению такого рода исследований является отмечающаяся в настоящее время тревожная тенденция увеличения числа случаев плохого обращения с детьми, обнаруженная как у приёмных, так и у родных родителей, как у отцов, так и у матерей в современном обществе.

Степень разработанности темы. Отцовское поведение самцов обезьян (а также отцовское поведение у человека) изучено и описано значительно меньше, чем материнское поведение, что подчёркивается практически в каждой работе по данному вопросу [Bales, 1980; Борисенко, 2007; Kentner, Abizaid, Bielajew, 2010]. Обзор проведённых ранее исследований показывает определённую неравномерность в их направленности: к числу довольно хорошо изученных вопросов относятся негативные последствия отцовской депривации, а также проявления заботы самцов о детёнышах и формы этой заботы у Широконосых обезьян. Достаточно много работ выполнено на различных видах павианов и макаков, как в естественных условиях, так и в условиях неволи, и показано, что

отношения самца с детёнышем влияют на отношения самца с самкой-матерью этого детёныша, и наоборот; что проявления заботы самца обычно направлены на наиболее вероятного родного детёныша; что, в целом, проявления взаимоотношений самец-детёныш в многосамцовых группах менее интенсивны, чем в односамцовых. Но информации по видовому спектру поведения самцов по отношению к детёнышам в группе, а тем более, по сравнению этих спектров у нескольких видов или даже групп одного вида, по-прежнему крайне мало. Также недостаточно изучено влияние возраста самцов на их отношения с детёнышами.

Цели и задачи исследования. Целью настоящего исследования явилось изучение поведения самцов по отношению к детёнышам у нескольких видов низших обезьян для: **1. использования полученных данных при сравнении с данными по исследованию отцовского поведения у современного человека;** 2. использования полученных данных в качестве материала для создания моделей эволюции отцовского поведения у гоминин; 3. разработки и улучшения методов содержания и разведения обезьян в неволе.

Для выполнения исследования были поставлены следующие **задачи**:

1. Определение особенностей взаимоотношений взрослых самцов и детёнышей в группах обезьян разных видов для подтверждения возможности использования данных, полученных при исследовании обезьян, для моделирования процессов антропосоциогенеза.
2. Установление характерных видоспецифичных черт поведения самцов по отношению к детёнышам для рода *Macaca* и рода *Papio*.
3. Установление различий в отношении самцов к детёнышам на уровне родов (*Macaca* и *Papio*).
4. Выявление изменений в поведении по отношению к детёнышам в зависимости от возраста самцов у двух видов макаков (*M. mulatta* и *M. fascicularis*).
5. Подтверждение важности изучения индивидуальных черт поведения самцов при формировании групп обезьян для разведения в неволе.

Научная новизна. Определены варианты проявления поведения самцов по отношению к детёнышам у нескольких видов обезьян. Впервые проведён сравнительный анализ отношения взрослых самцов к детёнышам у нескольких видов низших узконосых обезьян (макаков и павианов). Доказано, что отношение самцов обезьян к детёнышам характеризуется высокой степенью индивидуальности. Показано, что у всех исследованных видов макаков и павианов сопоставимая доля самцов (около двух пятых) характеризуются абсолютно индифферентным отношением к детёнышам. Выявлены филогенетические различия в отношениях самцов к детёнышам на уровне родов (*Macaca* и *Papio*). Найдена зависимость характера поведения по отношению к детёнышам от возраста самцов и условий содержания у макаков.

Теоретическое значение работы

Установление особенностей родительского поведения обезьян даёт возможность глубже и полнее понять особенности поведения людей по отношению к детям (его биологические, инстинктивные истоки), а также строить гипотезы о взаимоотношении особей в группе древних гоминин, то есть о социальных отношениях, на основе предположения о наличии сходства поведения, в том числе и отцовского, у современных обезьян и у древних предковых форм человека. Полученные данные вносят существенный вклад в приматологию, антропологию, этологию, зоопсихологию, эволюционную психологию.

Практическая значимость работы

Получены более углублённые знания о поведении нескольких видов обезьян, внесён вклад в разработку и улучшение рекомендаций по их содержанию и разведению в условиях неволи для получения физически и психически здоровых обезьян для лабораторных исследований. Данные по особенностям отцовского поведения обезьян, с учётом его высокой индивидуальности, позволяют эффективнее проводить зоотехнические мероприятия по содержанию и, особенно, разведению приматов в неволе.

Методология и методы исследования

Объектом исследования являлись социально стабильные группы макаков резусов (*Macaca mulatta*), макаков яванских (*Macaca fascicularis*), макаков лапундеров (*Macaca nemestrina*), павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*), павианов анубисов (*Papio anubis*), в которых на момент наблюдения имелся хотя бы один взрослый, половозрелый самец, находившийся в этой группе не менее 1 года, и хотя бы один детёныш, независимо от пола, возрастом от 2 недель до 1 года.

Характеристика исследованных животных

Проведены наблюдения с 2006 по 2012 год за поведением самцов макаков резусов, макаков яванских, макаков лапундеров, павианов гамадрилов и павианов анубисов, содержащихся в Адлерском приматологическом центре при ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицинской приматологии». Всего были исследованы 164 самца, содержащиеся как в односамцовых (вольеры и групповые клетки), так и в многосамцовых группах (вольеры). Односамцовыми считались группы, в состав которых входил только один половозрелый самец. Соответственно, многосамцовыми считались группы с более чем одним половозрелым самцом.

В таблице 1 приведена характеристика проведённых исследований. Наблюдения за группами проводились без вмешательства исследователя.

Каждый самец имел индивидуальный номер, и по возрасту на время наблюдения был отнесён к одной из трёх возрастных категорий. Самцы 1-й

возрастной категории (младше 7 лет) – это молодые особи, только начинающие репродуктивную активность, не имеющие социального статуса взрослого самца и, предположительно, не имеющие опыта отцовства, 2-я категория (7-12 лет) – это физически и социально зрелые самцы, имеющие определённый опыт взаимоотношений с самками и детёнышами, 3-я категория (старше 12 лет) – взрослые социально зрелые, а также пожилые и старые самцы, в силу своего возраста, имеющие большой опыт отцовства и общения с детёнышами

Таблица 1 - Характеристика проведённых исследований

Исследования	Географически й регион / годы наблюдения	Возрастной интервал, лет, min- тах	Объекты исследова- ния	Авторство материала
Иерархичес- кой структуры	г. Сочи-Адлер / 2006-2012	0-1, 5-старше 12	87 групп / 164 самца	Я.Ю. Липина
Социальных отношений	г. Сочи-Адлер / 2006-2012	0-1, 5-старше 12	87 групп / 164 самца	Я.Ю. Липина/ Н.В. Мейшвили/ И.Г. Пачулия
Агрессивного поведения	г. Сочи-Адлер / 2006-2012	0-1, 5-старше 12	287 дет., 164 самца	Я.Ю. Липина
Последствий агрессии	г. Сочи-Адлер / 2006-2012	0-1	1603 дет.	Я.Ю. Липина

Методы наблюдения

Этологические наблюдения выполнялись согласно общепринятым методам наблюдений [Altmann, 1974] и в соответствии со специально разработанными методиками [Дерягина, Чалян, Мейшвили, Артамонов, Созинов, Бутовская, 1984].

Регистрация поведения самцов

В собранном материале были выделены элементы поведения каждого взрослого самца по отношению к детёнышам. Подсчитывалось абсолютное число случаев встречаемости элементов N, частота встречаемости элементов N/t, и процентное соотношение встречаемости. Отмеченные элементы для удобства анализа были сведены в 11 групп взаимодействий: **игнорирование** (самец вёл себя так же, как до приближения детёныша), **избегание** (при приближении детёныша самец уходил или отсаживался), **терпимость** (самец позволял детёнышу сидеть тесно рядом с собой, сидеть на голове или спине, не проявляя в ответ ни аффилиативного, ни агрессивного поведения), **аффилиативное поведение** (самец обнимал детёныша, переносил, производил или получал груминг детёныша, издавал дружелюбные звуки), **иерархические отношения** (самец вытеснял детёныша, детёныш выражал подчинение самцу

позой и/или гримасой, звуками), **защита** (самец отвечал агрессией на агрессивные действия других особей, направленные на детёныша), **присваивание** (самец брал и удерживал детёныша, который пытался уйти, самец отбирал детёныша у самки-матери), **грубое обращение** (самец грубо держал детёныша поперёк туловища или за хвост, бросал его, наступал, садился на него и т.п.), **угрозы** (самец выражал угрозу детёнышу мимикой, жестами и/или звуками), **мягкая агрессия** (самец отталкивал детёныша, прикусывал (слабый укус), сюда же отнесены все виды погонь), **жёсткая агрессия** (одиночные сильные укусы или укусы в ходе драки).

Самцы, у которых какие-либо взаимодействия с детёнышами за время наблюдения отсутствовали, представляли собой отдельный предмет анализа. Также были проанализированы данные по случаям гибели обезьян в питомнике НИИ МП с 1990 по 2012 год. Данные были собраны в архиве зоотехнической лаборатории Института, а также во время присутствия автора работы на аутопсиях, проводимых лабораторией патологической анатомии Института.

Материалы исследования собраны и проанализированы автором работы.

Положения, выносимые на защиту:

1. Отношение взрослых самцов к детёнышам в социально стабильных группах обезьян является в высокой степени индивидуальным;
2. Поведение самцов по отношению к детёнышам сходно внутри родов *Macaca* и *Paria* и отличается между этими родами;
3. Отношение взрослого самца к детёнышам в социально стабильной группе макаков может при некоторых условиях предсказуемо изменяться с возрастом;
4. При формировании групп макаков и павианов в неволе необходимо учитывать индивидуальное поведение самцов-лидеров (или потенциальных лидеров) по отношению к детёнышам.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов обеспечивается достаточной общей численностью исследованных животных (164 самца), длительностью наблюдений (681 час), обоснованным выбором методик наблюдений, использованием нескольких непараметрических статистических критериев (биномиального критерия, критерия согласия χ^2 , критерия ранговой корреляции Спирмена r_s), что подтверждается как уровнем значимости полученных статистических критериев, так и возможностью содержательной интерпретации полученных результатов.

Материалы работы были доложены и обсуждены на Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы медицины и биологии в опытах на обезьянах», Сочи-А. (2007); Международной научно-практической конференции «Проблемы комплексного изучения древних и современных популяций человека», Минск, Республика Беларусь (2010);

Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биомедицинской, исторической и социокультурной антропологии», Минск, Республика Беларусь (2011); Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии», Сочи-А. (2011); V Всероссийской конференции по поведению животных, Москва (2012); Международной научно-практической конференции «Современная антропология: новые данные, перспективы развития и методологические принципы», Минск, Республика Беларусь (2014); на заседании научно-методического совета НИИ и Музея антропологии МГУ (2014).

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, результатов, заключения, выводов, списка сокращений и списка использованных источников. Материалы диссертации изложены на 172 страницах и содержат 21 таблицу и 18 рисунков. Список литературы включает 244 наименования (46 на русском и 198 на иностранных языках).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1 Обзор литературы

В главе представлен обзор научных исследований, посвящённых изучению взаимоотношений взрослых самцов и детёнышей у обезьян в целом, влияния гормонов на отцовское поведение, взаимоотношений самцов и детёнышей у приматов секции *Platyrrhini*, отношений между самцом и детёнышем у приматов секции *Catarrhini*, инфантицида как частного случая отношения взрослых самцов к детёнышам, инфантицида и родительского поведения у человека, а также гипотез эволюции социальных отношений у предковых форм человека.

Глава 2 Результаты

2.1. Межродовое и межвидовое сравнение

Полное отсутствие каких-либо взаимодействий с детёнышами было отмечено у 71 самца в 20 группах, то есть у 41,42% всех наблюдавшихся самцов павианов и макаков. Полученные данные позволяют предположить, что у макаков резусов процент невзаимодействующих с детёнышами самцов с возрастом уменьшается, а у павианов гамадрилов, наоборот, увеличивается.

Анализ средней частоты взаимодействий самцов с детёнышами показывает, что с наиболее высокой частотой (3,73 случая в час) взаимодействовали самцы макаков яванских, с наиболее низкой частотой – самцы макаков лапундеров (0,28 случаев в час). Как и предполагалось, в клетках частота взаимодействий самцов с детёнышами была в 2-5 раз выше, чем в вольерах, но у макаков яванских разница между этими частотами была обратной и минимальной (3,75 и 3,67 случаев в час), то есть самцы макаков

яванских немного чаще взаимодействовали с детёнышами в вольерах, чем в клетках.

У макаков резусов наиболее часто отмечающимся типом отношения самца к детёнышу было игнорирование, которое отмечалось почти в 28% случаев взаимодействий (Рисунок 1). Самцы макаков резусов достоверно чаще реагировали на детёныша игнорированием, чем какой-либо другой формой реакции (критерий $\chi^2=43,70$, d.f.=1, $P<0,001$). Кроме того, у макаков резусов с высокой частотой отмечалось терпимое отношение самцов к детёнышам (22,40% случаев). Самцы макаков резусов в достоверно большем числе случаев реагировали терпимым отношением на приближение детёныша, чем избегали его (критерий $\chi^2=14,30$, d.f.=1, $P<0,001$). Наконец, у самцов этого вида с высокой частотой отмечались аффилиативные действия по отношению к детёнышу, такие как груминг детёныша, обнимание и т.д. (12,40% случаев). Отсутствуют достоверные различия между числом случаев, когда самцы демонстрировали дружелюбное отношение к детёнышу и числом случаев, когда они демонстрировали направленную на детёныша агрессию (критерий $\chi^2=0,04$, d.f.=1, $P>0,05$).

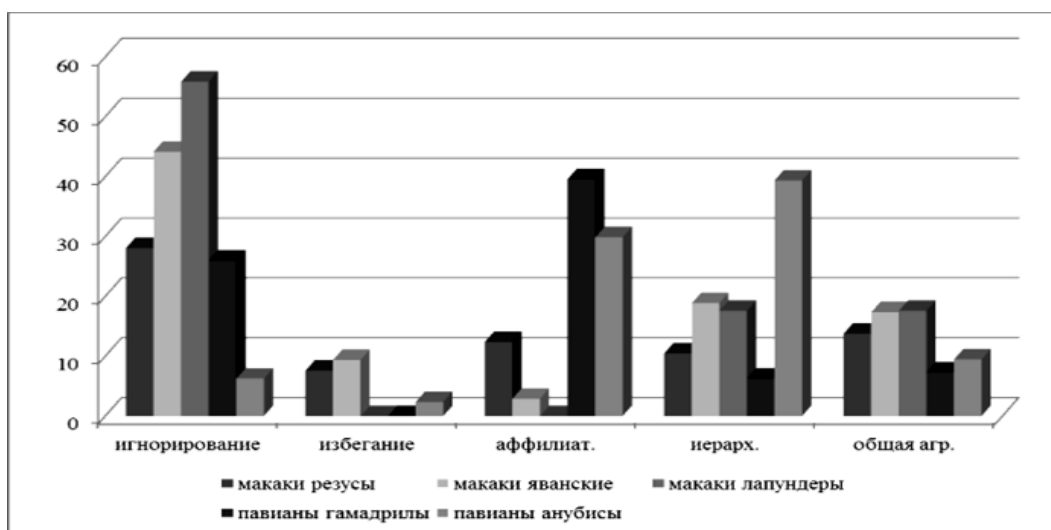


Рисунок 1- Структура взаимоотношений самцов и детёнышей, в %

Самцы макаков яванских, на фоне очень высокой общей частоты взаимодействий, чаще всего демонстрировали по отношению к детёнышу игнорирование (44,20% случаев, Рисунок 1), то есть во многих группах детёныши не боялись приближаться к самцам, но самцы никак не реагировали на их приближение. Также у этого вида отмечалась довольно большая доля (18,90%) демонстраций самцами своего более высокого ранга (то есть, вытеснения), на что детёныши отвечали избеганием самцов. Число случаев агрессивных действий было достоверно больше, чем число случаев аффилиативного поведения (биномиальный критерий, $P<0,01$). Тем не менее, агрессивные действия по отношению к детёнышам выражались в предупредительных неконтактных формах, то есть, в угрозах (17,40% всех

случаев взаимодействий). Контактная агрессия в действиях самцов не отмечалась, также как присваивание и грубое обращение с детёнышем.

У макаков лапундеров, на фоне самой низкой общей частоты взаимодействий, отмечалась самая высокая доля игнорирования близости детёныша (55,90% случаев, Рисунок 1). Детёныши избегали самцов (17,60% случаев), а самцы столь же часто проявляли агрессивность к детёнышам (17,60% случаев). Самцы макаков лапундеров не были замечены в аффилиативных взаимодействиях с детёнышем, но у них был обнаружен самый высокий процент защиты детёнышей при внутригрупповых конфликтах (8,80% случаев).

У павианов общая частота взаимодействий самцов и детёнышей была примерно равна средней частоте по всем видам. Однако структура взаимодействий отличалась от таковой у макаков. Наиболее часто отмечающимся типом поведения самцов павианов гамадрилов являлось аффилиативное поведение (39,60% случаев, Рисунок 1). Более того, аффилиативное поведение отмечалось в достоверно большем числе случаев, чем агрессивное (биномиальный критерий, $P < 0,01$). Также обычными были игнорирование (26,00% случаев) и терпимость (19,80% случаев). Самцы павианов гамадрилов могли присваивать детёнышей (3,10% случаев) и грубо обращаться с ними (3,10% случаев).

Павианы анубисы, так же, как и гамадрилы, во взаимодействиях с детёнышами чаще всего демонстрировали дружелюбное отношение (29,90%, Рисунок 1), что достоверно больше, чем число агрессивных проявлений (биномиальный критерий, $P < 0,01$). Самцы этого вида демонстрировали терпимость в 12,60% случаев, а также с очень высокой частотой присваивали детёнышей (22% случаев) и грубо обращались с ними (17,30% случаев). Детёныши обоих видов павианов никогда не избегали приближающихся самцов.

Были найдены достоверные межвидовые различия в структуре взаимодействий с детёнышами у самцов разных видов – макаки резусы и макаки яванские: $\chi^2=76,11$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки резусы и макаки лапундеры: $\chi^2=38,55$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки резусы и павианы гамадрилы: $\chi^2=46,55$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки резусы и павианы анубисы: $\chi^2=110,58$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки яванские и макаки лапундеры: $\chi^2=24,33$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки яванские и павианы гамадрилы: $\chi^2=100,54$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки яванские и павианы анубисы: $\chi^2=168,95$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки лапундеры и павианы гамадрилы: $\chi^2=51,39$, d.f.=10, $P < 0,001$; макаки лапундеры и павианы анубисы: $\chi^2=319,87$, d.f.=10, $P < 0,001$; павианы гамадрилы и павианы анубисы: $\chi^2=47,64$, d.f.=10, $P < 0,001$.

Анализ частот отмеченных взаимодействий показал достоверную корреляцию в поведении по отношению к детёнышам у самцов павианов гамадрилов и павианов анубисов (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $r_s=0,71$, $P < 0,05$), а для остальных видов корреляции оказались недостоверными

(r_s от -0,36 (макаки лапундеры и павианы анубисы) до 0,53 (макаки резусы и макаки яванские), $P > 0,05$).

2.2. Влияние возраста самцов и условий содержания

Было рассмотрено влияние возраста и условий содержания самцов на взаимодействия с детёнышами у двух видов макаков (резусов и яванских), как у видов, наиболее близких по социальной структуре в природе. По полученным результатам, в многосамцовых вольерах самцы макаков резусов с возрастом демонстрируют чёткую тенденцию к увеличению числа взаимодействий с детёнышами, а в односамцовых вольерах и клетках такая тенденция не очень явная. Тогда как у макаков яванских самцы при всех условиях содержания показывают тенденцию к увеличению с возрастом числа взаимодействий с детёнышами.

Самцы макаков резусов и макаков яванских всех трёх возрастных категорий (младше 7 лет, 7-12 лет и старше 12 лет) в многосамцовых вольерах ведут себя сходным образом ($r_s=0,63$, $r_s=0,76$ и $r_s=0,73$, $P < 0,05$), тогда как в односамцовых вольерах и групповых клетках поведение самцов резусов и яванских отличается во всех возрастных категориях.

По всем группам поведенческих проявлений в многосамцовых вольерах у макаков резусов и макаков яванских старше 12 лет различия в частоте были недостоверны. По отдельным группам поведенческих проявлений в многосамцовых вольерах у макаков резусов и макаков яванских 7-12 лет различия в частоте были достоверны только для игнорирования ($\chi^2=5,30$, d.f.=1, $P < 0,05$), по остальным – недостоверны. По всем группам поведенческих проявлений в многосамцовых вольерах у макаков резусов и макаков яванских младше 7 лет различия в частоте были достоверны.

По отдельным группам поведенческих проявлений в односамцовых группах (клетки и односамцовые вольеры) макаки резусы и макаки яванские старше 12 лет достоверно отличались в частоте игнорирования ($\chi^2=6,56$, d.f.=1, $P < 0,01$), терпимости ($\chi^2=15,87$, d.f.=1, $P < 0,01$), иерархических взаимодействий ($\chi^2=14,53$, d.f.=1, $P < 0,01$), угроз ($\chi^2=15,64$, d.f.=1, $P < 0,001$) и мягкой агрессии ($\chi^2=15,49$, d.f.=1, $P < 0,001$), по остальным группам взаимодействий – отличия были недостоверны.

По отдельным группам поведенческих проявлений в односамцовых группах макаки резусы и макаки яванские 7-12 лет достоверно отличались в частоте игнорирования ($\chi^2=9,83$, d.f.=1, $P < 0,01$), избегания ($\chi^2=20,90$, d.f.=1, $P < 0,001$), терпимости ($\chi^2=4,27$, d.f.=1, $0,05 > P > 0,02$), аффилиативных ($\chi^2=5,16$, d.f.=1, $0,05 > P > 0,02$) и иерархических отношений ($\chi^2=8,77$, d.f.=1, $P < 0,01$), в остальных – отличались недостоверно.

Поскольку самцов макаков яванских третьей возрастной группы (младше 7 лет) в односамцовых вольерах и клетках не было, сравнение с макаками резусами этой возрастной группы не производилось.

2.3. Последствия агрессии самцов, направленной на детёнышей

Были проанализированы данные по числу случаев гибели обезьян от травм в питомнике НИИ МП с 1990 по 2012 год. Гибель детёнышей от травм фиксировалась у всех рассматриваемых видов, как вольтерного, так и клеточного содержания. Наибольшее число детёнышей (73,62 %) погибало от травм в возрасте до 6 месяцев. При сравнении числа случаев гибели от травм по полу, различия по каждому виду найдены недостоверными, то есть, от травм гибнет почти поровну детёнышей-самцов и детёнышей-самок у каждого вида.

С 2000 по 2012 год доля случаев гибели детёнышей в возрасте до 1 года от травм составила 9,80% от числа всех случаев гибели детёнышей до 1 года. Доля случаев гибели от травм среди детёнышей до 1 года у лапундеров, гамадрилов и анубисов (11,77%, 16,38% и 13,64%, соответственно) была почти вдвое выше, чем у резусов и яванских (5,80% и 6,92%).

По поводу характера нанесённых детёнышу травм, послуживших причиной гибели, в случаях наиболее вероятного инфантицида, следует отметить, что: 1) эти травмы не бывают множественными, а чаще всего представляют собой одну рану, при этом внешне на теле детёныша может даже не быть видимых повреждений; 2) если «убийцей» является «чужой» самец, не отец детёныша, то рана чаще всего происходит от одиночного прокуса клыками черепа, грудной клетки или живота, то есть, имеет место направленное убийство детёныша; 3) если «убийцей» является отец детёныша, чаще всего смертельная травма состоит не в укусе, а в сдавлении головы детёныша или его грудной клетки, хотя при такой травме нельзя исключить и случайный её характер, вследствие слишком грубого обращения отца с детёнышем.

2.4. Общая характеристика отношения самцов к детёнышам у исследованных видов обезьян

У макаков резусов взаимоотношения самцов с детёнышами отличаются наибольшим, из всех рассмотренных видов, разнообразием. Наиболее частой формой реакции самцов макаков резусов на приближение детёныша было игнорирование. Кроме того, самцы макаков резусов чаще реагировали терпимым отношением на приближение детёныша, чем избегали его. Наконец, у самцов этого вида с высокой частотой отмечались аффилиативные действия, но частота проявления дружелюбия почти соответствовала частоте проявления различных форм агрессии.

У макаков яванских наиболее частой формой реакции самцов на приближение детёныша также было игнорирование. Самцы этого вида предпочитали избегать детёнышей или демонстрировать им свой более высокий ранг, вынуждая выражать подчинение. Число случаев агрессивных действий было достоверно больше, чем число случаев аффилиативного поведения, но проявлялись они преимущественно в форме угроз.

Самцы макаков лапундеров реже, чем самцы других видов взаимодействовали с детёнышами, а преобладающей формой было также игнорирование. Детёныши избегали самцов, а самцы часто угрожали

детёнышам. За весь период наблюдений у самцов макаков лапундеров не было отмечено проявления дружелюбия к детёнышам, но у них была обнаружена самая высокая частота защиты детёнышей в конфликтных ситуациях.

У павианов структура взаимодействий самцов и детёнышей отличалась от таковой у макаков. Дружелюбное поведение по отношению к детёнышам отмечалось достоверно чаще, чем агрессивное. Однако, самцы павианов гамадрилов могли присваивать детёнышей и грубо манипулировать ими.

Самцы павианов анубисов демонстрировали терпимость во взаимоотношениях с детёнышами, но с самой высокой, из всех наблюдаемых видов, частотой присваивали детёнышей и грубо манипулировали ими.

2.5. Сравнение поведения самцов макаков резусов и макаков яванских

В многосамцовых группах, то есть при неуверенности в отцовстве, самцы обоих видов макаков сходным образом ведут себя по отношению к детёнышам: наиболее вероятной реакцией самца является игнорирование детёныша; отсутствует защитное поведение, хотя отсутствуют также грубое обращение и опасная контактная (жёсткая) агрессия. В односамцовых же группах, где уверенность в отцовстве высокая, стиль поведения немного различается: самцы макаков яванских чаще показывают детёнышам свой более высокий ранг, а самцы макаков резусов более терпимы к нахождению детёныша рядом, больше проявляют дружелюбия, но вместе с тем и больше неопасной агрессии.

При сравнении частот отдельных групп поведенческих проявлений у макаков резусов и макаков яванских соответствующих возрастных категорий и условий содержания, было обнаружено: что самцы макаков яванских старше 12 лет в односамцовых вольерах и 7-12 лет в клетках достоверно чаще игнорировали детёнышей (несмотря на высокую уверенность в отцовстве); что самцы макаков резусов старше 12 лет в односамцовых вольерах и клетках достоверно чаще терпели детёнышей рядом с собой (возможно, сказывается влияние высокой уверенности в отцовстве и возрастного спокойствия). Также, самцы макаков резусов старше 12 лет в клетках и 7-12 лет в односамцовых группах достоверно чаще проявляли дружелюбие по отношению к детёнышам; самцы макаков яванских 7-12 лет и старше 12 лет в односамцовых группах достоверно чаще вытесняли детёнышей; самцы макаков яванских старше 12 лет в односамцовых вольерах достоверно чаще угрожали детёнышам (несмотря на высокую уверенность в отцовстве); самцы макаков резусов старше 12 лет в односамцовых вольерах достоверно чаще проявляли мягкие формы агрессии по отношению к детёнышам (несмотря на высокую уверенность в отцовстве).

2.6. Обсуждение результатов

По результатам работы становится ясно, что взаимоотношения с детёнышами у самцов павианов и макаков являются объективно существующей реальностью, имеющей, по-видимому, большое биологическое и эволюционное значение. У приматов, с их сложными, «персонафицированными»,

взаимоотношениями между особями в каждой группе, взаимодействия с детёнышами обеспечивают самцам создание комфортной для своего существования системы отношений с нынешними активными членами группы (самки-матери детёнышей) и новыми их членами (детёныши). Значение, ценность детёнышей для группы в целом, взаимоотношений с ними в системе отношений взрослых членов группы является, по-видимому, ключевым фактором, определяющим вероятность возникновения такого явления, как инфантицид. В НИИ МП случаи инфантицида отмечены в группах павианов гамадрилов, макаков яванских, макаков лапундеров, и все они связаны с ситуацией нестабильности в группе, возникающей либо спонтанно, либо в результате смены самца-производителя в группе. Наиболее склонными к инфантициду являются самцы павианов гамадрилов, для которых стать отцом детёнышей-самцов, установить и поддерживать в будущем с ним связь, является жизненно важной стратегией, позволяющей обеспечить им высокий статус в сообществе. С этой точки зрения инфантицид является не просто репродуктивной стратегией, направленной, в основном, на устранение потомства других самцов, как это предполагается с наиболее распространённой точки зрения, а биологически адаптивной формой поведения самцов, создающих вокруг себя собственную, комфортную для себя, социальную систему, включающую самок и собственное потомство.

Очевидно, что прямое сопоставление отношения к детёнышам у самцов современных обезьян и отношения мужчин к детям у человека проводить достаточно некорректно. Тем не менее, ясно, что биологические корни отношения к потомству у человека кроются в соответствующем поведении узконосых обезьян, от которых мужчины в человеческом обществе унаследовали, прежде всего, широкую лабильность в отношении к детям, высокую индивидуальную изменчивость отцовского поведения, отсутствие сравнительно жёсткой детерминированности отношения к своему ребёнку, характерной для материнского поведения.

Изучение биологических корней отношения к потомству у современного человека неизбежно предполагает создание гипотетических реконструкций такого поведения у предковых форм человека. Представители древних гоминин должны были в своём поведении и в социальном устройстве совмещать свойства более древних и более прогрессивных форм. Не вызывает никакого сомнения, что у древних гоминин поведение мужских особей в отношении своих детёнышей было таким же индивидуально разнообразным, как у современных людей и обезьян. Полученные данные по поведению современных обезьян, подтверждающие разнообразие и индивидуальность отношения самцов к детёнышам, также как мужчин к детям у современного человека, позволяют предполагать, что самцы древних гоминин относились к детёнышам в группе сходным образом. Представляется также логичным, что отношение к детёнышам у них было сходным с поведением тех из видов современных обезьян, чьё социальное устройство и организация в наибольшей

степени соответствовали гипотетическим реконструкциям. Наибольший интерес в этом отношении вызывают павианы гамадрилы. Исходя из «гамадрильной» модели сообщества ранних гоминин, следует предположить, что отношения с детёнышами должны были занимать важное место в жизни сообществ, основывающихся на патрилокальных принципах. Живущие в таком сообществе самцы ранних гоминин, безусловно, распознавали своих детёнышей. Хотя взаимодействия, в которые они с ними вступали, были всё ещё редкими, палитра этих взаимодействий была разнообразной и включала в себя как положительные действия (терпимость, игру с детёнышем), так и грубое обращение и агрессивность, но, подобно тому, как это имеет место у современных павианов гамадрилов, взаимодействия между потенциальными отцами и их детёнышами должны были быть преимущественно аффилиативными по своему характеру. Только такого рода взаимодействия могли обеспечить связь и терпимость между взрослыми самцами-родственниками, то есть, те необходимые условия, при которых обеспечивается целостность группы, эффективность её защиты, обеспечивается возможность передачи приобретённых знаний и навыков, а также возникает биологическая основа для тех проявлений истинной отеческой заботы, которую мы наблюдаем у большинства современных мужчин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования социального поведения обезьян в последнее время становятся всё более важными для моделирования, изучения основ, истоков социального поведения человека, как современного *Homo sapiens sapiens*, так и предковых его форм. Совместные усилия исследователей поведения человека и обезьян позволяют подходить более комплексно к изучению индивидуальных различий в родительском поведении, а также понять причины и последствия такого, например, феномена, как насилие над детьми.

С помощью проверенных, надёжных этологических методик был собран большой массив данных, в ходе анализа которого были не только определены варианты поведения самцов по отношению к детёнышам в социально стабильных группах пяти видов обезьян, но и впервые найдены черты сходства и различия, как внутривидовые, так и межвидовые. Результаты исследования показывают, что общим свойством исследованных видов обезьян является широкий размах индивидуальной изменчивости характера и частоты взаимодействий самцов с детёнышами, и это, по-видимому, следует рассматривать в качестве самостоятельной характеристики отряда *Primates*. Обнаружение полностью индифферентного отношения к детёнышам у двух из каждых пяти исследованных самцов макаков и павианов является наглядной иллюстрацией того, что в целом важная для выживания детёнышей роль, которую потенциальные отцы выполняют в своих группах, на самом деле у *Catarrhini* не обязательна.

У остальных 60% взрослых самцов пяти видов также обнаруживается большое разнообразие во взаимоотношениях с детёнышами, которое проявляется как в частоте, так и в характере этих отношений. Вместе с тем, выявлены некоторые видовые различия.

Поведение самцов макаков резусов, по их отношению к детёнышам в группе, можно охарактеризовать как неоднозначное, высоко-индивидуальное и очень пластичное, которое может меняться под воздействием самых разных факторов, как у каждого индивидуального самца, так и по отношению к каждому индивидуальному детёнышу. Самцы макаков яванских, из всех наблюдавшихся видов, наименее индифферентные по отношению к детёнышам и наиболее полярные, то есть, большинство индивидуальных самцов этого вида показывало, помимо демонстрации своего более высокого ранга, либо дружелюбное отношение к детёнышам, либо агрессивное. У макаков лапундеров обнаруживается самый строгий стиль отношений самцов и детёнышей: наиболее вероятной реакцией самца на приближение детёныша было игнорирование. Вместе с тем, самцы этого вида довольно часто выступали на защиту детёныша в тех ситуациях, когда это требовалось, а также крайне редко демонстрировали по отношению к детёнышам контактную агрессию.

Взаимоотношения взрослых самцов и детёнышей у двух наблюдавшихся видов павианов довольно сильно отличаются от взаимоотношений у макаков. Различие выражается, прежде всего, в том, что самцы павианов сравнительно редко вступали во взаимодействия с детёнышами, но эти взаимодействия происходили преимущественно в аффилиативной форме. Вместе с тем, присваивание детёныша, грубое манипулирование, а также случаи инфантицида у павианов гамадрилов являются, по-видимому, демонстрацией того, что отношение самцов к детёнышам у павианов включает также использование детёнышей для достижения социальных целей.

Материалы работы были доложены и обсуждены на пяти международных приматологических и антропологических конференциях и на Всероссийской конференции по поведению животных. Результаты исследования были внедрены в практику в ФГБНУ «НИИ медицинской приматологии» (что подтверждается соответствующим Актом внедрения) в форме рекомендаций при формировании новых групп, а также при содержании уже имеющихся групп макаков и павианов. Использованный при исследовании метод изучения самцового поведения по отношению к детёнышам позволяет более систематизировано изучать поведение одних категорий особей по отношению к другим категориям, что необходимо при проведении медико-биологических исследований. Полученные в ходе исследования данные используются при отборе самцов для формирования размножающихся групп обезьян.

Перспективы дальнейшей разработки темы: продолжение изучения поведения по отношению к детёнышам уже исследованных самцов с целью выявления возрастных изменений (у самцов и у детёнышей); выявление

наличия (или отсутствия) сходства в отношении самцов к детёнышам-самцам и детёнышам-самкам; выявление наличия (или отсутствия) сходства в поведении по отношению к детёнышам у родственных самцов (отец и сын, братья по отцу, братья по отцу и матери).

ВЫВОДЫ

1. Поведение самцов обезьян семейства *Cercopithecidae* по отношению к детёнышам характеризуется значительно бóльшим разнообразием, чем считалось ранее. Это поведение отличается высокой степенью индивидуальности в проявлении и межвидовыми различиями, что позволяет использовать полученные данные по различным аспектам взаимоотношений самцов и детёнышей в группах обезьян для моделирования социальных взаимоотношений в процессе антропосоциогенеза.

2. Наиболее характерной чертой поведения самцов рода *Macaca* по отношению к детёнышам может быть названо игнорирование, в то же время отмечается как терпимое отношение самца к нахождению рядом детёныша, так и агрессивность, выражаемая неопасным способом, то есть угрозами. Наиболее характерными чертами поведения самцов рода *Papio* по отношению к детёнышу являются дружелюбие, а также терпимость к нахождению детёныша рядом.

3. Основными чертами отличия поведения самцов рода *Macaca* и рода *Papio* по отношению к детёнышам является частота взаимодействий (больше у макаков) и характер этих отношений, более безразличный у первых и более дружелюбный у вторых. Также межродовым отличием может считаться то, что детёныши павианов менее склонны избегать взрослых самцов, чем детёныши макаков.

4. Самцы макаков резусов с увеличением возраста показывают повышение терпимости к нахождению детёныша рядом и дружелюбия, особенно при наличии уверенности в собственном отцовстве. Самцы макаков яванских при наличии уверенности в собственном отцовстве показывают повышение частоты демонстрация своего более высокого ранга.

5. При формировании групп макаков и павианов в неволе необходимо учитывать индивидуальные особенности поведения самцов-лидеров (или потенциальных лидеров) по отношению к детёнышам, чтобы впоследствии при разведении получать не только физически, но и психически полноценных животных с присущими виду чертами поведения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК для защиты диссертаций:

1. Липина, Я.Ю. Сравнительное исследование взаимоотношений самцов с детёнышами у макаков и павианов / Я.Ю. Липина, Н.В. Мейшвили,

В.Г. Чалян // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. – 2014. – № 2. – С. 99–108.

2. Chalyan, V.G., Pachuliya, I.G., Meishvili, N.V., **Rozhkova, Y.Y.** The Structure - Forming Function of Grooming in Hamadryas Baboons / V.G. Chalyan, I.G. Pachuliya, N.V. Meishvili, **Y.Y. Rozhkova** // Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2012. – V. 42. – N. 2. – P. 200–204.

3. Чалян, В.Г., Пачулия, И.Г., Мейшвили, Н.В., **Рожкова, Я.Ю.** Структурообразующая функция груминга у павианов гамадрилов / В.Г. Чалян, И.Г. Пачулия, Н.В. Мейшвили, **Я.Ю. Рожкова** // Российский физиологический журнал им. Сеченова. – 2010. – Вып. 96. – № 9. – С. 936–942.

4. Meishvili, N.V., Chalyan, V.G., **Rozhkova, Y.Y.** The causes of intragroup aggression in rhesus macaques / N.V. Meishvili, V.G. Chalyan, **Y.Y. Rozhkova** // Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2009. – V. 32. – N. 9. – P. 147–151.

Статьи, опубликованные в рецензируемых научных журналах, продолжающихся изданиях и сборниках:

5. **Липина, Я.Ю.** Изучение взаимоотношений взрослых самцов с детёнышами у низших обезьян / **Я.Ю. Липина** // Сб. научных трудов «Актуальные вопросы антропологии». Минск: Беларуская навука. – 2015. – Вып.10. – С. 114–123.

6. **Рожкова, Я.Ю.** Самцовый инфантицид в подотряде *Anthropoidea* / **Я.Ю. Рожкова** // Сб. научных трудов «Актуальные вопросы антропологии». Минск: Беларуская навука. – 2012. – Вып.7. – С. 318–327.

7. **Рожкова, Я.Ю.** Родительское поведение самцов рода *Macaca* / **Я.Ю. Рожкова, В.Г. Чалян, Н.В. Мейшвили** // Сб. научных трудов «Актуальные вопросы антропологии». Минск: Беларуская навука. – 2011. – Вып. 6. – С. 494–503.

8. **Рожкова, Я.Ю.** Отцовское поведение, его типы и влияние на выживаемость детёнышей у низших обезьян / **Я.Ю. Рожкова, Н.В. Мейшвили, И.Г. Пачулия, В.Г. Чалян** // М-лы второй международной научной конф-ции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии». Сочи-А. – 2011. – Т. 2. – С. 262–268.

9. Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В., **Рожкова, Я.Ю.** Исследование причин спонтанного агрессивного поведения обезьян / В.Г. Чалян, Н.В. Мейшвили, **Я.Ю. Рожкова** // М-лы международной научной конф-ции «Фундаментальные и прикладные проблемы медицины и биологии в опытах на обезьянах». Сочи-А. – 2007. – С. 382–390.

10. **Рожкова, Я.Ю.** Инфантицид у обезьян Адлерского питомника / **Я.Ю. Рожкова, В.Г. Чалян, Н.В. Мейшвили** // Там же. – С. 404–412.