

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МЕДИЦИНСКОЙ ПРИМАТОЛОГИИ» РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
МЕДИЦИНСКИХ НАУК**

На правах рукописи

УДК 572

ПАЧУЛИЯ ИРМА ГИВИЕВНА

**ИЗУЧЕНИЕ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПАВИАНОВ ГА-
МАДРИЛОВ В СВЕТЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РАННИХ СТАДИЙ АН-
ТРОПОСОЦИОГЕНЕЗА**

03.03.02. – «антропология» по биологическим наукам

**ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Научный руководитель:
доктор биологических наук
ЧАЛЯН Валерий Гургенович**

Сочи - 2014

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	14
1.1. Краткий обзор этапов в исследовании поведения павианов гамадрилов	14
1.2. Социальная организация павианов гамадрилов	16
1.2.1. Социальная структура павианов гамадрилов	16
1.2.2. Пространственная структура обезьян	22
1.3. Иерархические отношения у обезьян	25
1.3.1. Иерархия, ее роль в организации поведения обезьян	25
1.3.2. Иерархия у павианов гамадрилов	29
1.4. Агрессивное поведение обезьян	32
1.4.1. Основные понятия агрессивного поведения, причины ее возникновения, форм агрессии.....	32
1.4.2. Агрессивное поведение у павианов и других обезьян	35
1.4.3. Влияние различных факторов на частоту и интенсивность агрессивного поведения обезьян	38
1.5. Роль груминга в жизни обезьян	41
1.6. Разведение и демография 45	
1.7. Использование павианов гамадрилов в качестве модели для понимания человеческой эволюции	49
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	53
2.1. Характеристика экспериментальных животных	53
2.2. Регистрация социального поведения павианов гамадрилов	56
2.3. Основные методы наблюдений	60

2.4. Статистическая обработка материала	61
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	62
3.1. Структура социальной организации павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания	62
3.2. Пространственная структура группы павианов гамадрилов	67
3.2.1. Пространственная структура гаремов.....	67
3.2.2. Пространственное положение самцов.....	79
3.3. Иерархические отношения у павианов гамадрилов	85
3.4. Агрессивное поведение павианов гамадрилов	101
3.4.1. Общая характеристика частоты и формы агрессии у павианов гамадрилов	101
3.4.2. Агрессивное поведение самцов	102
3.4.3. Агрессивное поведение самок	109
3.5. Последствия агрессии у павианов гамадрилов	113
3.6. Груминг у павианов гамадрилов	115
3.6.1. Груминг в социальной жизни самцов павианов гамадрилов	115
3.6.2. Груминг в социальной жизни самок павианов гамадрилов	121
3.6.3. Груминг как критерий качества отношений у павианов гамадрилов	131
ОБСУЖДЕНИЕ	133
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	152
ВЫВОДЫ	153
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	155

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Современные исследования в области приматологии – этологические, морфологические, физиологические, биохимические – позволяют сделать конкретный вклад в решение проблем антропогенеза. Приматология, в комплексе с данными палеоантропологии, археологии, палеоэкологии, а также сведениями по этнографии и истории первобытного общества, дает возможность с определенной уверенностью судить не только о морфотипе, но и об особенностях поведения и социальной структуре групп у гоминин на ранних этапах их эволюции [Бутовская, Дерягина, 1989]. Решение таких проблем антропогенеза, как происхождение бипедии, возникновение и формирование коммуникативных отношений, орудийной деятельности, возникновение и становление человеческого общества предполагает использование данных по поведению современных видов обезьян. Актуальность и правомерность таких исследований подтверждена работами ряда авторов, высказавших предположение о возможности существования особенностей поведения ныне живущих приматов, позволяющих моделировать некоторые моменты ранних стадий антропогенеза [Созинов, 1991; Дерягина, Бутовская, 2004; Васильев, 2011; Боруцкая, 2011].

Вопрос о создании гипотетических реконструкций социальной организации групп гоминин на основании данных о структуре сообщества современных обезьян представляет большой интерес [Чалян, Мейшвили, 1989а]. В настоящее время дискуссии среди антропологов относительно того, что послужило толчком к развитию двуногости, эволюции кисти, увеличению головного мозга, становлению орудийной деятельности, речи и сознания не привели к единогласию. Нет окончательной ясности и в понимании пути социальной эволюции человека [Бутовская, 1998]. По представлениям С. Лавджой [Lovejoy, 1981] ключевым событием ранней эволюции гоминин был переход к моногамии. Модель Лавджоя [Lovejoy, 1981] связывает воедино три уникальные особенности гоминин: двуногость, маленькие клыки и скрытую

овуляцию. Представляется, что моногамия сформировались уже у ранних австралопитековых форм [Lovejoy, 1981]. Многие ученые сходятся и во мнении относительно вероятности перехода к формированию устойчивых пар у *Homo erectus*. Считается, что самцовая конкуренция у *Homo erectus* в связи со снижением полового диморфизма не являлась столь значимой как у других ранних гоминин и поэтому могла поспособствовать переходу к моногамии [Plavcan, 1999]. Многочисленные реконструкции социальной эволюции гоминин предполагают, что самки плио-плейстоценных гоминин могли получать выгоду от моногамии. В первую очередь это выражалось в доступе пищевых ресурсов и их репродуктивной деятельности [Fisher, 1983; Isaac, 1978; Kaplan, Hill, Lancaster, Hurtado, 2000; Lovejoy, 1981, 2009]. Считается, что чем меньше самок содержалось в группе, тем больше была вероятность одного самца монополизировать самок [Emlen, Oring, 1977]. По мнению ряда исследователей, самцы предоставляли самкам высококачественную пищу в обмен на их сексуальную верность [Fisher, 1983; Lovejoy, 1981] и сильную, устойчивую связь [Lovejoy, 1981]. Однако существует мнение, что у ранних гоминин могли отмечаться формы сериальной моногамии (существование пары мужчина-женщина в определенное время) или умеренной полигамии [Бутовская, 2004]. В пользу гипотезы о распространении сериальной моногамии свидетельствует тот факт, что она дает ряд преимуществ, как для мужчин, так и для женщин. Женщина, не удовлетворенная помощью и заботой мужчины, может найти себе более подходящего партнера. Мужчина же, вступая в серию парных союзов, получает шанс приобрести более молодых партнерш, способных родить потенциально более здоровых детей [Kinzey, 1987]. Сериальная моногамия встречается у большинства современных обществ, пик разводов которых приходится на четвертый год совместного существования [Fisher, 1989]. Сериальная моногамия со средним периодом существования пары, равная четырем годам, сочетается и в сообществах охотников – сборателей. С другой стороны, особенности строения половой системы современных мужчин свидетельствуют, что человек эволюционировал

как вид, практикующий полигинию [Бутовская, Файнберг, 1993]. Некоторые авторы даже предполагают рассматривать последовательную моногамию как один из вариантов полигинии [Kinzey, 1987]. Ранние гоминины также могли практиковать и стратегию ограниченного промискуитета. Аналогично тому, что наблюдается у шимпанзе, это могли быть быстрые беспорядочные спаривания с частой сменой партнеров, но могли образовываться и сексуальные пары, существующие определенный промежуток времени (от нескольких дней до нескольких месяцев) [Бутовская, Файнберг, 1993].

Согласно одной из точек зрения ранние гоминины существовали в мультисамцовых группах [Бутовская, 1989]. По мнению М.Л. Бутовской и Л.А. Файнберга [Бутовская, Файнберг, 1993] мультисамцовая структура группы является оптимальной для эволюции гоминин. Авторы считают, что мультисамцовые группы соответствуют всем необходимым требованиям и представляют благоприятную базу для развития скоординированной охоты, а также возникновения, сохранения и передачи полезных навыков. Важным положительным моментом мультисамцовой организации, по мнению авторов, являлась возможность поддержки устойчивых социальных связей на основе факторов родства, дружелюбных привязанностей и системы распределения социальных ролей в группе [Бутовская, Файнберг, 1993]. Исходя из другой точки зрения, ранние гоминины имели исключительно гаремную организацию, сходную с таковой у современных павианов гамадрилов. Такие взгляды развивали в своих работах некоторые советские и зарубежные исследователи [Тих, 1970; Zindler, 1972]. По мнению В.П. Алексева гаремная организация ранней формы сообщества гоминин также представляется реальной [Алексеев, 1984]. По мнению М.Л. Бутовской [Бутовская, 1998] вероятность гаремных структур невелика, но допустима в небольшом количестве популяций: когда гоминины начали потреблять мясную пищу, более талантливый охотник мог обеспечить пропитанием нескольких партнерш. Среди современных охотников–собираателей гаремные отношения также не возбра-

няются, но встречаются довольно редко [Бутовская, 1998]. В целом у хадза лидеры бэндв более полигамны, чем другие мужчины [Бутовская, 2011]. По данным М.Л. Бутовской и ее соавторов [Бутовская и др., 2009] именно лидеры бэндв чаще оказываются лучшими охотниками и более привлекательны в качестве брачных партнеров для женщин [Бутовская и др., 2009]. Число жен в гареме охотников–собирателей составляет две-три, редко четыре [Бутовская, 1998]. Число самок в гареме самцов павианов гамадрилов не превышает четырех-пяти. При этом соотношение способных к репродукции полов в стаде павианов гамадрилов $1\text{♂}:1,8\text{♀}$ [Чалян, Мейшвили, 1989б]. По определению В.В. Бунака, такое соотношение свидетельствует об умеренной полигамии [Бунак, 1980].

Все чаще учеными рассматривается гипотеза «бабушек», которая могла служить основой формирования пар в процессе эволюции гоминин. Согласно гипотезе «бабушек» самки *Homo erectus* могли получать помощь в выращивании своего потомства от старых самок уже неспособных к репродукции [Hawkes, O'Connell, Blurton, 1997; Hawkes et al., 2000; Hrdy, 2009]. Исследования, проведенные в современных обществах охотников–собирателей и у ранних земледельцев, как в матрилинейных, так и в патрилинейных группах, подтверждают справедливость этого предположения. Действительно, бабушки со стороны матери обеспечивают значительную долю пропитания для внуков, принося растительную пищу и мелких беспозвоночных (аче Паравая, хадза Танзании, бушмены Намибии). Кроме того бабушки присматривают за старшими детьми. С точки зрения эволюционной психологии менопауза является адаптивным новообразованием. Старшие женщины имеют меньше шансов выкормить собственных детей из-за повышенной смертности, но они могут повышать свою приспособленность, заботясь о внуках [Бутовская, 2004]. Л. Сведел и Т. Пламмер [Swedell, Plummer, 2009, 2012], предложили новую альтернативную модель эволюционного развития плейстоценовых гоминин, а именно *Homo erectus*. Модель авторов основыв-

вается на объединении гипотезы моногамии и гипотезы «бабушек» в единое целое. [Swedell, Plummer, 2009, 2012].

Некоторые виды обезьян могут иметь несколько моделей репродуктивного поведения, встречающихся параллельно в одной и той же популяции [Бутовская, Файнберг, 1993]. Так, например, в стаде павианов чакма можно наблюдать исключительное разнообразие типов репродуктивных отношений, полигамные образования и моногамные пары [Anderson, 1981, 1989]. Модель временного брачного объединения известна и для шимпанзе [Бутовская, Файнберг, 1993]. Однако в отличие от других видов обезьян павианы гамадрилы способны сохранять гаремную организацию в различных экологических условиях (в местах естественного обитания [Kummer, 1968; Sigg et al., 1982; Swedell, Schreier, 2009; Swedell et al., 2011], заказниках черноморского побережья Кавказа [Чалян, Мейшвили, 1989 а; Чалян, Мейшвили, Дате, 1987] и в условиях не воли [Colmenares, Esteban, Zaragoza, 2006]). Более того, социальная организация павианов гамадрилов не имеет аналогов среди представителей церкопитековых обезьян по уровню сложности социальной организации [Colmenares, 2004; Swedell et al., 2011].

Исследование социальной структуры и поведения павианов гамадрилов представляет также общебиологический интерес с точки зрения решения их положения в номенклатуре [Jolly, 1993]. Род павианов, по мнению ряда исследователей, может включать: пять самостоятельных видов (*Papio anubis*, *P. ursinus*, *P. cynocephalus*, *P. hamadryas*, *P. papio*) [Groves, 2001], два вида (*P. hamadryas* и *P. cynocephalus*, последний содержит все остальные виды и подвиды) или рассматриваться как единственный вид *Papio hamadryas* с пятью подвидами (*P.h. hamadryas*, *P.h. anubis*, *P.h. cynocephalus*, *P.h. papio*, *P.h. ursinus*) [Дерягина, Бутовская, 2004; Altmann, Albert, 2003]. Такое объединение объясняется многими исследователями тем, что павианы легко скрещиваются между собой и их гибриды плодовиты [Дерягина, Бутовская, 2004], а также тем, что сложная и многоуровневая структура павианов гамадрилов может

иметь прямые аналогии с социальной структурой других видов (или подви- дов) павианов [Barton, 2000]. Несмотря на эти предположения, выдвинутые рядом исследователей, следует отметить существующие различия между ви- дами (подвидами) рода павианов в поведении и социальной организации, что позволяет рассматривать павианов гамадрилов как самостоятельный вид, ко- торый вместе с четырьмя другими составляет род *Papio* [Чалян, 1997]. Глав- ным аргументом в пользу отличий павианов гамадрилов от других видов ро- да *Papio* является сложная многоуровневая структура и особые образцы по- ведения, связанные с такой структурой [Дерягина, Бутовская, 2004].

Вследствие быстрого сокращения площади лесов в местах естественного обитания обезьян, их количество сокращается с каждым годом. Поэтому единственным надежным способом сохранения достаточных резервов при- годных для лабораторной работы обезьян является их контролируемое разве- дение в питомниках и заказниках [Лапин, Чалян, 1983]. Изучение жизни обезьян в естественной обстановке создало хорошую основу для исследова- ния на качественно новом уровне обезьян, живущих в условиях неволи или полувольного содержания, т.е. в клетках, вольерах, заказниках [Файнберг, 1989]. Установление факторов, определяющих успешное размножение обезьян, при разведении их в питомниках, кроме теоретического, имеет большое прикладное значение [Мейшвили, Бутовская, Чалян, 1991].

Институт медицинской приматологии является практически единст- венным центром по разведению павианов гамадрилов, в клетках и вольерах которого содержится около тысячи голов этих видов. Для разведения павиа- нов гамадрилов в питомнике Института используется система содержания, опирающаяся на многоуровневую социальную структуру этих обезьян и воз- можность сосуществования в пределах одной группы несколько односамцо- вых единиц или гаремов. Содержание павианов гамадрилов «полигаремны- ми» группами позволяют получать психически полноценных животных, при- годных для использования в экспериментах любой степени сложности. Кро-

ме того, применение такой системы содержания обеспечивает более эффективное использование площади вольер и репродуктивного потенциала самок при условии сохранения возможности точного установления отцовства детенышей. Знание поведения павианов гамадрилов дает возможность правильного формирования групп в целях избегания агрессивного поведения особей, приводящего к серьезным травмам, и инбридинга [Чалян, Мейшвили, 2011].

Целью настоящего исследования явилось изучение поведения павианов гамадрилов для:

- использования полученных данных при реконструкции сообществ ранних гоминин,
- разработки наиболее эффективных методов их разведения.

Для выполнения исследования были поставлены следующие задачи:

1. Изучение социальной, пространственной и иерархической структуры группы, исследование влияния социального ранга на поведение и жизненные показатели самцов и самок, и установление межиндивидуальных дистанций.
2. Изучение частоты и формы агрессивного поведения в зависимости от пола и возраста агрессора и жертвы.
3. Исследование социальной функции груминга.
4. Проведение ретроспективного анализа демографических тенденций в группах павианов гамадрилов.

Научная новизна работы

Впервые проведен цельный анализ социального поведения павианов гамадрилов, установлена преобладающая роль дружелюбного поведения по сравнению с агрессией в существовании и целостности группы.

Впервые показано наличие гендерных различий в характере аффилиативных связей в когортах самцов и самок.

Впервые дана оценка роли груминга как важнейшей структурообразующей формы социального поведения павианов гамадрилов, и формы выражения аффилиативных отношений самцов.

Установлено, что структура, форма и направленность агрессии строго организованы в соответствии с иерархическим статусом, гендерной и структурной принадлежностью участников конфликта. Основной формой агрессивных проявлений являются ритуализованные угрозы, выпады и погони, тогда как жесткая контактная агрессия отмечается редко.

Впервые проведено детальное изучение пространственной структуры группы, установлены размеры сердцевинной зоны подвижной территории односамцовых единиц, показано, что пространственное положение самок в односамцовых единицах не связано с рангом самок и зависит, прежде всего, от качества отношений самок с самцом-лидером гарема.

Впервые установлены размеры подвижной территории половозрелых самцов павианов гамадрилов, установлена связь между качеством отношений самцов и их пространственными отношениями.

Теоретическое значение работы

Полученные данные вносят существенный вклад в антропологию, приматологию, этологию и зоопсихологию. В частности, результаты исследования убедительно показывают, что сообщество павианов гамадрилов может быть использовано в качестве модели сообщества ранних гоминин. Ему свойственны такие благоприятные для выживания приматов качества, как сложная социальная структура, упорядочивающая отношения особей и сохраняющаяся независимо от условий окружающей среды, регламентация пространственных отношений, сводящая к минимуму вероятность конфликта интересов особей, а также присущее павианам гамадрилам гендерное распределение социальных ролей.

Практическая значимость работы заключается в детальном изучении поведения павианов гамадрилов и в разработке рекомендаций по их содержанию и разведению в условиях неволи, для получения физически и психически здоровых обезьян. В частности, показана возможность длительного содержания в условиях вольер больших групп павианов гамадрилов, не связанная с опасностью их гибели от травм. Такая возможность обеспечивается преобладанием неконтактных ритуализованных форм агрессии в общем числе агрессивных взаимодействий особей. Обнаруженные данные о пространственных взаимоотношениях особей в группах должны быть использованы в качестве рекомендаций при формировании новых групп, а также при планировании новых конструкций для содержания этих обезьян. Практическая важность работы заключается также и в получении новых данных о поведении этих обезьян, что позволит использовать павианов гамадрилов в качестве модели для проведения медико-биологических исследований.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Основой социальной организации павианов гамадрилов являются аффилиативные отношения между членами группы, прежде всего, между самцами и самками, а также между самцами.
2. В условиях неволи иерархические отношения имеют сравнительно большее значение в социальной жизни самцов, чем самок.
3. Пространственные отношения павианов гамадрилов при содержании в неволе в целом строго регламентированы, что является важнейшим компонентом мирного существования и целостности группы. Периферийность самок не связана с их рангом, а определяется качеством их отношений с самцами.
4. Социальная организация павианов гамадрилов является оптимальной моделью сообщества ранних гоминин.
5. Содержание в неволе больших групп павианов гамадрилов со сложной социальной структурой является оптимальным способом эффективного

разведения этих обезьян, который позволяет получать физически и психически полноценных животных, имеющих известную родословную.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Краткий обзор этапов в исследовании поведения павианов гамадрилов

История исследования поведения павианов гамадрилов берет свое начало с работ российских зоопсихологов, направленных на изучение сложной коммуникации этих животных и механизмов, лежащих в основе их стадного образа жизни. По мнению Н.А. Тих [Тих, 1970], основными факторами устойчивого объединения и высокоразвитой формой стадности павианов гамадрилов являются: наземный образ жизни, особенности физиологии размножения, потребность во взаимном обогревании и длительная биологическая связь матери и детеныша [Тих, 1970].

В конце 1960-х – начале 1970-х годов Х. Куммером [Kummer, 1968; Kummer, 1971] и его учениками в Эфиопии была проведена серия полевых исследований социальной структуры и поведения павианов гамадрилов [Sigg et al., 1982], в результате которых было показано, что социальная организация павианов гамадрилов имеет 3 уровня: стада, группы и односамцовые единицы. Дж. Абеглен, наблюдая за павианами гамадрилами в естественных местах обитания, выделил четвертый уровень социальной организации и назвал их кланами [Abegglen, 1984]. А. Шреир и Л. Сведел показали наличие у павианов гамадрилов пятого уровня социальной организации – так называемый «подклановый уровень» [Schreirer, Swedell, 2012]. Работы Х. Куммера [Kummer, 1968, 1971] и его учеников [Sigg et al., 1982], проводимые в Эфиопии, ограничивались рассмотрением отдельных аспектов поведения павианов гамадрилов и послужили основой для дальнейшего более глубокого изучения этого уникального вида обезьян. Большой вклад в исследование социальной организации и особенностей поведения павианов гамадрилов внесли многолетние работы В.Г. Чаляна и Н.В. Мейшвили, проведенные в заказниках Черноморского побережья Кавказа. Большая ценность работы этих авторов заключается в осуществлении эксперимента по интродукции и контролируемому

мого разведения представителей данного вида в Гумистинском и Туапсинском приматологических заказниках с проведением комплексного многолетнего исследования поведения этих животных. В.Г. Чаляном и Н.В. Мейшвили впервые исследована экология павианов гамадрилов в новых условиях обитания, показаны основные критерии и пути формирования уровней социальной организации этих животных, введены термины «внутригаремный ранг» и «внутристадный ранг» самок, отражающие иерархическое положение самок в системе взаимоотношений соответствующих уровней организации [Чалян, Мейшвили, Дате, 1987; Чалян, Мейшвили, 1989а; Чалян, 1997; Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997]. Исследования, проводимые в приматологических заказниках, а также более поздние работы Л. Сведел за свободноживущими павианами Эфиопии подтверждают способность у представителей этого вида формировать и сохранять характерную им видоспецифическую 4-х уровневую структуру [Swedell, Schreier, 2009]. При этом авторы вслед за Х. Куммером [Kummer, 1968] считают, что среди четырех уровней организации павианов гамадрилов наиболее устойчивым и исходно первичным образованием являются односамцовые единицы, или гаремы [Чалян, Мейшвили, 1989а; Чалян, 1997; Swedell, Schreier, 2009].

Изучение социальной структуры и различных аспектов поведения павианов гамадрилов описаны в работах Ф. Колменарес [Colmenares, 1991, 1992; Colmenares, Esteban, Zaragoza, 2006]. Автором выделены два типа образцов пространственной структуры [Colmenares, 1992], установлено влияние приветствия [Colmenares, 1991] и пищевых ресурсов [Colmenares, Esteban, Zaragoza, 2006] на межсамцовую конкуренцию. Встречаются также работы, связанные с изучением механизма формирования односамцовых единиц [Pines, Saunders, Swedell, 2011; Kummer, 1968; Abegglen, 1984; Чалян, Мейшвили, Дате, 1987], влияния взаимоотношений самок и самцов на социальное единство кланов [Schreier, Swedell, 2009], роли инфантицида в сообществах павианов гамадрилов [Rijksen, 1981; Чалян, Мейшвили, 1983; Лапин, Чалян,

Мейшвили, 1983], а также изменения качества отношений в результате постконфликтного поведения [Romero, Castellanos, 2010], агрессии [Swedell, Schreier, 2009] и дружелюбного поведения [Swedell, 2002].

1.2. Социальная организация павианов гамадрилов

1.2.1. Социальная структура павианов гамадрилов

Ранние работы по изучению структур сообществ у приматов показали, что в отличие от других млекопитающих, сообщества обезьян организованы по особому, более сложному типу [Войтонис, 1949].

Представители рода *Papio* характеризуются наличием двух типов социальной организации – односамцовой и мультисамцовой. Мультисамцовые группы, как правило, состоят из нескольких самцов, нескольких самок и их потомства. Такой тип социальной организации характерен для павианов анубисов, павианов чакма, желтых и гвинейских павианов [Дерягина, Бутовская, 2004]. Односамцовые единицы являются образованием, состоящими из одного взрослого самца, одной или нескольких взрослых самок, подростков и детенышей разного возраста и обоего пола [Чалян, 1997].

Исследования социальной структуры павианов гамадрилов представлены работами, выполненными в местах естественного обитания [Kummer, 1968; Sigg et al. 1982; Abegglen, 1984] в Гумистинском и Туапсинском приматологических заказниках [Чалян, 1997; Чалян, Мейшвили, 1989а; Чалян, Мейшвили, Дате, 1987; Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997], а также в неволе [Colmenares, 1992; Colmenares, Esteban, Zaragoza, 2006]. Характерная многоуровневая социальная структура и особенности черт поведения, присущие павианам гамадрилам, способствуют облегчению приспособления этого вида к аридным условиям среды обитания и скудным пищевым ресурсам [Jolly, 1993; Kummer, 1968; Kummer, 1995]. Высокая экологическая пластичность павианов гамадрилов во многом является следствием присущего им сочетания иерархически организованной социальной структуры [Chalyan, Meishvili,

2001] и высокого уровня внутригрупповой кооперации [Chalyan, Meishvili, 2000].

Наиболее устойчивым и исходно первичным образованием у павианов гамадрилов являются односамцовые единицы (one-male unit) [Kummer, 1968]. К числу критериев, позволяющих выделить односамцовые единицы, в качестве базального структурного уровня социальной организации павианов гамадрилов, относятся следующие их характеристики:

1. Неделимость, выражающаяся в невозможности выделения в составе односамцовых единиц более мелких стабильных структурных образований.
2. Пространственная целостность односамцовых единиц, активно поддерживаемая ее взрослыми членами, не зависит от формы активности, которой заняты обезьяны, и времени суток.
3. Временная целостность односамцовых единиц, т.е. стабильность их состава, более строгая для взрослых членов и относительная для детенышей и подростков.
4. Ограниченность сексуальных взаимодействий взрослых особей рамками односамцовых единиц.
5. Ограниченность большинства социальных взаимодействий взрослых особей рамками односамцовых единиц [Чалян, 1997].

Следующим за односамцовыми единицами уровнем организации у павианов гамадрилов являются кланы (clan), или объединения нескольких односамцовых единиц. Критериями для выделения кланов являются совместное передвижение односамцовых единиц в период дневного и ночного отдыха, взаимоподдержка самцов во время стычек с самцами других кланов и групп [Abegglen, 1984]. Предполагается, что возникающие социальные взаимоотношения между самцом-лидером гарема и его самками играют существен-

ную роль в социальном единстве кланов, а также что обмен самками происходит только лишь в пределах клана [Schreier, Swedell, 2009]. Более крупным структурным уровнем организации павианов гамадрилов являются группы или «бэнды» (band). Основными критериями, позволяющими выделить группы, как самостоятельные субъединицы в стаде павианов гамадрилов, являются независимость в их передвижениях и сравнительно более высокий, чем между кланами, уровень агрессивных взаимодействий между ними. Еще более крупный структурный уровень – стадо (herd) [Чалян, 1997].

В односамцовой единице связи между самцом-лидером гарема и его самками выражены сильно, поэтому павианы гамадрилы характеризуются, как вид с устойчивыми связями самец–самка [Чалян, Мейшвили, 1989а] и описаны как «permanent consortship» («супружеская пара») [Swedell, Saunders, 2006]. Такое постоянное «партнерство» обеспечивает самкам и потомству постоянную защиту от неблагоприятных воздействий среды. В момент, когда опасность угрожает детенышу, его защиту на себя, прежде всего, берет отец. С другой стороны, постоянный контакт между самцом и детенышами обеспечивает в будущем более терпимые отношения между ними. Связь между самцом и его взрослыми сыновьями, а также между самцами и его детенышами сохраняется довольно долго и проявляется в виде взаимоподдержки в агонистических взаимодействиях с другими самцами [Чалян, Мейшвили, 1989а].

Большинство видов макаков и павианов характеризуются прочными связями между самками, основанными на родстве и пожизненных дружественных привязанностях [Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997]. По терминологии Р. Ренхема [Wrangham, 1980] такие виды получили названия «видов со связями самок». Ранговое положение самок в этом случае является качественно наследуемым вертикальным признаком, который мало меняется у взрослых особей [Чалян, Мейшвили, Бутовская 1997]. Наблюдения за взрослыми самками бабуинов (*Papio cynocephalus*) в Кении показали, что самки

формировали самые сильные связи с генетически близкими самками по материнской и отцовской линии, с самками-родственницами по отцовской линии и с самками сходных рангов, не являвшимися родственницами по материнской линии. Авторы обращают внимание на то, что качество социальных связей между самками влияет на стабильность группы в целом [Silk, Alberts, Altmann, 2006]. На способность самок формировать и поддерживать социальные связи указывает и тот факт, что у самок павианов гамадрилов, например, была замечена тенденция повторно собираться вместе при формировании нового гарема [Sigg et al., 1982].

Многие исследователи описывают сильные связи между самцом-лидером гарема и его самками как социограмму в виде звезды, в центре которой находится самец-лидер гарема [Kummer, 1968; Abegglen, 1984]. Образец такой социограммы сохраняется и при отсутствии самца в группе. В этом случае одна из самок берет на себя роль лидера – вожака. Такое поведение доказывает, предположение о том, что у самок павианов гамадрилов существует тенденция к формированию социальных связей друг с другом [Coelho, Turner, Bramblett, 1983; Stambach, 1978].

Наблюдения показывают, что межсамцовые связи и собственно аффилиативное поведение играют важную роль в социальной организации павианов гамадрилов [Swedell, 2002; Swedell, Saunders, 2006]. Межсамцовые связи в большей степени выражены между самцами холостяками, а также между самцом-лидером гарема и его посредником [Abegglen, 1984].

Поддержание гарема у павианов гамадрилов происходит самцом через «взятие» и «пастьбу» самок. Однако роль самок павианов гамадрилов в способности участвовать в выборе самца-партнера, а также в функционировании социальной системы собственного гарема и сообщества в целом, по мнению некоторых исследователей, имеет также существенное значение [Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997; Чалян, Мейшвили 1989а].

Гаремы, односамцовые единицы в стаде свободноживущих павианов гамадрилов небольшие. Число самок в таких единицах редко превышает 4-5 особей, при этом более 50% связей продолжаются не менее 4 лет [Чалян, Мейшвили, 1989а]. Продолжительность связей самок с самцами своего гарема в местах естественного обитания в среднем составило 40 месяцев [Swedell et al., 2011]. Соотношение полов у павианов с возрастом изменяется в пользу самок, их становится больше, чем самцов, и соотношение среди половозрелых самцов и самок приближается в среднем к 1:2 [Алексеева, 1977].

Установлено, что число самок в гареме положительно коррелирует с количеством времени, потраченным на сидение самки рядом с самцом-лидером гарема, а также с грумингом самки самца-лидера гарема. Поддержание таких сильных связей между самцом-лидером гарема и его самками может являться главным фактором репродуктивного успеха самцов [Swedell, 2002].

Изучение структуры стада в условиях полуестественного содержания в Адлерском питомнике показало, что в исследованных 7 группах павианов гамадрилов одновременно имеются самцы, имеющие свои односамцовые единицы – гаремы и половозрелые самцы, потерявшие гарем по старости. Возраст самцов-холостяков в вольерных группах варьировал в интервале 4-23 года. Исследования, проводимые в вольерных условиях, показали, что вероятность иметь собственный гарем, а также размеры гарема, очень тесно связаны с возрастом самцов. В возрасте 4-6 лет все самцы в вольерах, несмотря на половозрелость, оставались холостяками. Среди семилетних самцов, только у одного имелся собственный маленький гарем, включавший одну самку. Серьезное право иметь собственный гарем у вольерных самцов появлялось в 9-летнем возрасте и продолжало увеличиваться в течение последующих 3-4 лет. Среди 9-11-летних самцов собственные гаремы имели 50% самцов, а наиболее высокая вероятность иметь собственную односамцовую единицу отмечалась для самцов 12-14-летнего возраста. В частности, 80% 12-

летних самцов имели собственные гаремы. Гаремы 13-14-летних самцов отличались наибольшими размерами по сравнению с гаремами самцов других возрастов. Начиная с 15-летнего возраста, отмечается резкое угасание гаремов. Среди самцов 15 лет и старше, собственных самок сохраняют только единичные животные [Пачулия, Чалян, Мейшвили, 2007]. Эти данные согласуются с результатами наблюдений за свободноживущими павианами в условиях Гумистинского заказника [Чалян, Мейшвили, 1989а], а также с полевыми наблюдениями Х. Сигга и его соавторов [Sigg et al., 1982]. В частности, результаты наблюдений в Гумистинском заказнике показали, что самцы заказника приобретают своих первых самок в возрасте 7 лет 6 месяцев [Чалян, Мейшвили, 1989а]. По данным Х. Сигга возраст самцов, у которых отмечается наиболее развитый гарем, варьирует в интервале от 11 до 14 лет. [Sigg et al. 1982].

Со временем отмечается процесс угасания односамцовых единиц как за счет переходов самок в гаремы других, более молодых самцов, так и вследствие естественной гибели старых самок. Возраст самцов, в котором отмечалось резкое сокращение числа самок в их односамцовых единицах по наблюдениям в заказниках, варьировал от 15 до 17 лет [Чалян, 1997].

Механизмы формирования односамцовых единиц включают три стратегии:

Первая стратегия заключается в «похищении» неполовозрелой самки молодым самцом из натальной односамцовой единицы. При этом молодой самец выполняет функцию материнской заботы, которая выражается аффилиативным поведением. Развитие аффилиативных отношений, а также поддержание пространственной близости между молодым самцом и ювенильной самкой приводят к постепенному выделению самки из ее натальной односамцовой единицы и образованию самцом новой «начальной единицы» [Kummer, 1968; Abegglen, 1984; Plavcan, 1999].

Вторая стратегия (авантюристическая стратегия) формирования гарема отмечается у взрослых самцов, которые бросают вызов самцам-лидерам гаремов за право обладания одной из его самок. Такое поведение среди взрослых самцов может происходить в любое удобное время, но чаще всего происходит при ранении самца-лидера гарема [Pines, Saunders, Swedell, 2011].

Третья стратегия формирования односамцовой единицы основывается на «наследственной» передаче самок самцом-лидером гарема самцу-последователю [Kummer, 1968; Abegglen, 1984; Pines, Saunders, Swedell, 2011]. Существуют предположения, что в подобном формировании односамцовой единицы, самец-лидер гарема и самец-последователь могут являться близкими родственниками [Kummer, 1968; Colmenares, 1992; Pines, Saunders, Swedell, 2011], а также мнение о том, что самцы-последователи чаще участвуют в формировании своего гарема, нежели самцы-холостяки [Swedell, Nailmeskel, Schreier, 2008; Pines, Saunders, Swedell, 2011].

1.2.2. Пространственная структура обезьян

Исследование пространственной структуры дает важную информацию о динамике формирования группы и развитии социальных стратегий у приматов. На пространственную структуру группы могут влиять как внешние, так и внутренние факторы, к примерам которых относят: роль самца в группе, наличие родственных связей, физиологическое состояние самок [Gordon, Tokuda, 1974; Rasmussen, 1983], пищевые ресурсы [Barton, 1993; Suqiura, Shimooka, Tsuji, 2011], время года [Gordon, Tokuda, 1974; Suqiura, Shimooka, Tsuji, 2011]. Исследования показали, что пространственная терпимость особей по отношению друг к другу и устойчивость группы в целом связана с сохранением связи между самцами, а также между самцами и самками у группы обезьян ревунов (*Alouatta palliata*) [Bezanson et al., 2008]. При исследовании пространственной близости у группы японских макаков (*Macaca fuscata*) в природных условиях были отмечены значительные различия пространственной структуры группы в зависимости от времени года и условий питания.

Установлено, что короткая дистанция между особями наблюдалась только в осенний период, промежуточная дистанция отмечалась в зимний период, в свою очередь длинная дистанция между особями отмечалась летом. Кроме этого в ходе исследования было отмечено, что вне зависимости от времени года короткая дистанция между животными наблюдалась во время отдыха и груминга [Suqiuga, Shimooka, Tsuji, 2011] и между самками-родственницами, нежели между самками, генетически несвязанными между собой [Furuichi, 1983]. В свою очередь, средняя дистанция между особями наблюдалась во время поиска пищи, а длинная – во время передвижения группы [Suqiuga, Shimooka, Tsuji, 2011].

У павианов гамадрилов средняя дистанция между самцом-лидером гарема и его самками зависит от результата взаимодействия нескольких переменных, к числу которых относится степень индивидуальной привлекательности самки для самца, как временной (сексуальная рецептивность самки, либо наличие у нее детеныша черной окраски), так и постоянной (индивидуальное предпочтение) [Чалян, 1997].

Считается, что различия в пространственной близости между особями группы может объясняться их ранговым положением [Corradino, 1990]. Наблюдения за группой бабуинов (*Papio cynocephalus*) показали, что во время передвижения группы, молодые и старые животные, а также особи, занимавшие низкие позиции в иерархической системе доминирования, являлись периферийными животными [Collins, 1984]. Исследование пространственной близости у групп японских макаков (*Macaca fuscata*) в условиях неволи показали зависимость дистанции от иерархического статуса животных в период отсутствия сезона размножения [Corradino, 1990]. Результаты данных относительно связи между рангом особи и пространственным положением среди членов группы у капуцинов (*Cebus capucinus*) показали, что высокоранговые особи представляли собой центральную часть группы в отличие от особей с низким иерархическим статусом. Подчиненные особи избегали пространст-

венную близость с доминирующими животными и предпочитали находиться на периферии, что являлось социальной стратегией в целях уменьшения конкуренции между данными особями [Hall, Fedigan, 1997]. Другие исследования показали, что у павианов гамадрилов частота взаимодействий самок с самцом-лидером гарема и дистанция между самцом и самками тесно связана с их рангом. Выявлено, что у самок высокого ранга число взаимодействий с самцом было небольшим, а средняя дистанция являлась минимальной. По мере снижения ранга самок число их взаимодействий с самцом уменьшалось, а средняя дистанция увеличивалась. Установлена достоверная корреляция ($r_s=0,85$) между индивидуальным расстоянием от самца самок с максимальным набуханием половой кожи и их иерархическим положением [Чалян, Мейшвили, 1989б]. Как правило, доминантные особи часто подавляют подчиненных особей при помощи агрессивного поведения [Hanspeter, 1995]. Пространственное положение каждой особи у наблюдаемой группы капуцинов в природных условиях зависело от количества агрессий, полученных от доминирующего самца группы [Charles, 1990]. Наблюдения за самками макаков яванских (*Macaca fascicularis*) показали, что доминантное животное подавляло подчиненных особей только на короткой дистанции [Hanspeter, 1995]. Исследование за группой павианов чакма (*Papio ursinus*) показало избегание пищевой конкуренции за счет сохранения между особями длинной дистанции [Ron, Henzi, Motro, 1996].

Результаты полевой работы по изучению связи возраста и пространственного положения каждого животного среди самцов шимпанзе (*Pan troglodytes*) показали, что пространственная близость особей группы с фокальной особью варьировала в пределах от 3 до 10 метров. Установлено, что взрослые самцы находились в пространственной близости друг с другом чаще других животных. Было также отмечено стремление молодых самцов находиться в пространственной близости с самцами старшими по возрасту [Kawanaka, 1993]. Ф. Колменарес отметил два типа пространственной струк-

туры у самцов павианов гамадрилов: самцы, предпочитавшие держаться друг от друга на расстоянии 1,5 метров, относились к сильной ассоциации пространственных образцов [Colmenares, 1992]. В свою очередь к слабому типу относились образцы пространственной структуры самцов, предпочитавших держаться на более отдаленном расстоянии [Kummer, 1968]. Возможно, такое пространственное поведение самцов имеет важное значение при формировании коалиции [Kawanaka, 1993].

1.3. Иерархические отношения у обезьян

1.3.1. Иерархия, ее роль в организации поведения обезьян

Иерархия доминирования является важным свойством, присущим сообществам животных. Структурированность сообщества — поддержание иерархической организации, обеспечивается, прежде всего, благодаря феномену доминирования и подчинения [Зорина, Полетаева, Резникова, 2002]. Приматы, которые с самого начала своей истории были общественными животными, имеют стабильную организацию сообщества и выраженную иерархию доминирования [Чалян, Мейшвили, 1987]. Иерархия доминирования играет важную роль в установлении статуса животного [Зорина, Полетаева, Резникова, 2002; Drews, 1996]. Основные критерии социального ранга, особенности его проявления, функциональная роль и последствия иерархических отношений подробно описаны для многих видов обезьян, прежде всего для макаков и павианов [Чалян, Мейшвили, 1987]. Предполагается, что ранг особей зависит в большей части от состава группы [Drews, 1993]. Стабильность иерархических отношений может зависеть от ряда факторов: демографических (например, числа взрослых самцов и самок в группе), экологических (например, ресурсов), или социальных факторов (например, формирование самцовых коалиций) [Bulger, Plowman, 1993; Berard, 1999; Alberts, Watts, Altmann, 2003]. Однако в любой иерархически устойчивой социальной группе может произойти изменение ранга, при случае, например, если низкоранговые осо-

би позволяют себе бросить вызов особям, занимающих высокий ранг [Chapais, 1992]. Существуют предположения, что условия содержания могут влиять на иерархические отношения особей. Так, например, у павианов анубисов и павианов гамадрилов иерархические отношения в условиях неволи выражены сильнее, чем у диких форм этих видов [Rowell, 1967].

Считается, что важную роль в функционировании группы как единого целого играют продолжительные родственные связи особей по материнской линии – матрилинейность [Бутовская, 1989]. Принципы матрилинейных отношений, по-видимому, поддерживаются отбором: самки-родственницы, способные обеспечить своей матрилинии более высокий статус, несомненно, получают существенные преимущества в плане пищи и спаривания [Дерягина, Бутовская, 2004].

Наследование ранга по материнской линии характерно для многих видов приматов (мартышек, макаков, павианов, шимпанзе) [Дерягина, Бутовская, 2004; Chapais, Role, 1992; Chapais, Larose, 1988; Uehara et al., 1994]. Ранг по материнской линии наследуется по ассоциации данного детеныша с матерью и ее статусом [Дерягина, Бутовская, 2004]. Повзрослев, детеныши получают ранг, близкий к рангу матери, но обычно несколько ниже [Chikazawa et al., 1979]. У макаков резусов (*Macaca mulatta*) каждая самка повышает свой ранг вместе со старшей сестрой [Hinde, 1983]. При этом младшая сестра со временем доминирует над старшей сестрой, т.е. ранг в пределах матрилинии обратно пропорционален возрасту [Redman, Schneider, 1979]. Социобиологи считают, что с точки зрения генетической приспособленности мать должна быть заинтересована в той из дочерей, которая способна произвести потомство, а так как пик репродуктивной активности у приматов приходится на начальный период половозрелости, то получается что, когда младшая из сестер достигает этого пика, старшая его уже минует [Бутовская, 1989]. У японских макаков (*Macaca fuscata*) установления рангов не требует поддержки со стороны семьи. Однако такая поддержка у представителей данного вида име-

ет место для стабильности ранга среди доминирующих животных, тогда как подчиненные особи участвуют в формировании коалиции [Chapais, Larose, 1988]. Статус самца-доминанта у макаков в значительной степени определяется отношением к нему членов группы, поскольку именно самки играют важную роль в том, будет ли присоединен к их группе самец и насколько высокий ранг он в ней займет [Бутовская, 1989]. Сходные тенденции выявлены и в группах шимпанзе [Riss, Busse, 1977].

Ранг особей не обязательно коррелирует с такими важными биологическими факторами, как частота груминга, покрывания, агрессии, родство, репродуктивный успех, доступ к пище [Бутовская, 1989]. Однако исследования показали, что у самок свинохвостых макаков (*Macaca nemestrina*) такие образцы социального поведения как груминг, угрозы и нападения линейно связаны с иерархией [Messerli, Giacoma, 1986].

У японских макаков (*Macaca fuscata*) отмечалась положительная корреляция между грумингом, близостью и рангом, а также между грумингом, близостью особей и степенью генетической связанности особей по отношению друг другу. В свою очередь агрессивное поведение положительно коррелировало только с рангом особей [Singh, Zoura, Singh, 1992]. Вместе с тем, многими исследователями отмечается, что особи, имеющие высокий ранг, обладают преимущественным доступом к ограниченным ресурсам, таким как пища и вода [Чалян, Мейшвили, 1987; Barton, 1990; Narcourt, 1987; Pusey, Parker, 1997], являются более плодовитыми [Ellis, 1995], привлекательными для обыскивания [Coelho, Turner, Bramblett, 1983], а также способны влиять на уровень напряжения в группе [Narcourt, 1987].

Большой интерес для исследователей представляет выяснение зависимости между рангом и репродуктивным успехом самцов и самок, которая обнаружена у некоторых видов обезьян [Чалян, Мейшвили, 1987]. Сравнительное изучение связи между ранговым положением и размножением у самок макаков резусов (*Macaca mulatta*), яванских макаков (*Macaca fascicularis*) и

бурых макаков (*Macaca arctoides*), содержащихся в условиях неволи, показало, что в различных группах макаков связь между этими параметрами варьирует по направленности и абсолютным величинам, не достигая почти нигде достоверного уровня. Анализ сводных репродуктивных показателей самок высокого, среднего и низкого рангов позволяет авторам сделать вывод, что у всех трех видов макаков низкоранговые самки по количеству выживших детенышей уступают самкам более высокого ранга. При этом отмечается, что у яванских макаков низкоранговые самки имели наиболее высокую рождаемость. Напротив, у резусов с высокой, средней выживаемостью детенышей низкоранговые самки имели меньшую рождаемость и больший процент мертворождений. В свою очередь, у бурых макаков при общих низких показателях рождаемости и выживаемости детенышей, наиболее благополучной группой во всех отношениях являлись самки среднего ранга. Объяснения более низкой плодовитости низкоранговых самок базируется на двух основных предположениях. Согласно первому из них, приобретенный успех в размножении самок высокого ранга объясняется приоритетным обеспечением их жизненными ресурсами, в первую очередь пищей и водой. Предполагается, что, получая больше корма, причем лучшего качества, доминирующие самки способны к сокращению межродового интервала, более успешному внутриутробному развитию плода, рождению более жизнеспособных детенышей и полноценной лактации. Это предположение подкреплено рядом полевых исследований [Мейшвили, Бутовская, Чалян, 1991].

Существует мнение, что на репродуктивный успех самцов опосредованное влияние оказывает ранг самки, с которой они контактируют. Не исключено, что взаимосвязь репродуктивного успеха и ранга носит видоспецифический характер [Бутовская, 1989]. Известны данные, которые показывают достоверную связь между репродуктивным успехом и высоким рангом у самцов макаков резусов. Высокоранговые самцы и/или самцы, присоединившиеся к группам, содержащих братьев, также имеют тенденцию достигать

более высокого ранга и, вероятно, достигать более высоких уровней воспроизводства, чем другие самцы [Stephen, Mекle, 1978].

1.3.2. Иерархия у павианов гамадрилов

Структура стад павианов основана на системе доминирования – подчинения и линейной иерархии между самцами [Chalyan, Meishvili, 2000]. Благодаря системе доминирования – подчинения в стадах павианов, как правило, жизнь протекает организованно и без серьезных столкновений [Алексеева, 1977]. У самцов павианов гамадрилов доминантные отношения изучены не достаточно хорошо [Gil-Burmann, Pelaez, Sanchez, 1998; Romero, Castellanos, 2010]. Причиной скудности данных относительно этого вопроса, по мнению ряда исследователей, объясняется отсутствием у самцов конкуренции за пищу [Бутовская, 1984; Бутовская, 1989]. Тем не менее, известно, что во главе стада находится самец-вожак, остальные половозрелые самцы располагаются в убывающем по рангу порядке, как бы по нисходящим ступеням иерархической лестницы. Считается, что величина степени линейности иерархии тесно связана с размерами стада, количеством взрослых самцов в нем, сложностью социальной структуры, наличием родственных коалиций, взаимоподдерживающих самцов, – кланов [Chalyan, Meishvili, Dathe, 1991]. Установлено, также, что ранг самцов коррелирует с возрастной динамикой изменений в числе самок, состоящих в гаремах самцов, а, следовательно, с величиной репродуктивного вклада самцов [Romero, Castellanos, 2010; Ellis, 1995]. Известно, что аффилиативное поведение, проявляемое у самцов павианов гамадрилов в виде приветствия, чаще всего происходит между самцами сходных рангов [Romero, Castellanos, 2010]. Как правило, самцы павианов гамадрилов достигают высокого статуса в зрелом возрасте, затем в течение жизни отмечается падение ранга [Altmann, Housfater, Altmann, 1988; Albert, Watts, Altmann, 2003].

Анализ связи ранга с репродуктивным успехом самцов изучались у многих видов павианов [Noë, Sluijter, 1990; Alberts, Watts, Altmann, 2003].

Мнение относительно данного аспекта исследования расходятся. Большинство исследователей предполагают, что у самцов с высоким или средним рангом репродуктивные возможности выше, чем у низкоранговых самцов [Ellis, 1995]. Однако результаты наблюдения за группой павианов гамадрилов других исследователей не обнаружили прямой связи между этими параметрами. Предполагается, что ранг взрослых самцов павианов гамадрилов не является надежным показателем репродуктивной деятельности, так как их социальная организация и репродуктивная активность сосредоточена исключительно вокруг гарема и уверенность отцовства у лидеров гарема весьма высока [Silk, Alberts, Altmann, 2003].

Как правило, самки павианов гамадрилов занимают подчиненное положение по отношению ко всем половозрелым самцам [Алексеева, 1977]. Ранний уход самок из родительской единицы, с последующим закреплением в гареме другого самца, в тесном общении с относительно «малознакомыми» самками, определяет необходимость развития самостоятельных стратегий для каждой самки, успешной применение которых обеспечивает ей социальное положение в гареме и соответственный ранг. По этой причине, в отличие от других видов павианов и всех видов макаков, в достижении высокого статуса у самок павианов гамадрилов первостепенное значение приобретает вес, общее физическое состояние, порядок вхождения в гарем, длительность пребывания в гареме и возраст самок [Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997; Чалян, 1997; Чалян, Мейшвили, 1989а].

Динамика социального ранга самок соответствует возрастной динамике их репродуктивного выхода и, по-видимому, отражает влияние самцов-лидеров гаремов на установление индивидуального социального статуса каждой самки. Несмотря на наличие некоторой общей системы социальных отношений самок в пределах каждой группы павианов гамадрилов, приобретаемый взрослыми самками ранг практически не зависит от ранга их матери [Чалян, Мейшвили, 1989а].

Проведенный сравнительный анализ ранга самок павианов гамадрилов с их возрастом показал различия между этими параметрами в зависимости от условий содержания. Было установлено, что в условиях неволи самки имели некоторую тенденцию к снижению ранга, начиная с 10-летнего возраста с последующим его снижением с увеличением возраста. В свою очередь у самок заказника максимальный ранг приходился на возраст 10-15 лет. Сравнение частоты проявлений элементов агрессивного поведения самками павианов гамадрилов с их иерархическим рангом в условиях питомника и в условиях заказника выявило положительную связь между этими показателями. Было установлено, что вне зависимости от условий содержания частота проявления агрессивного поведения у высокоранговых самок примерно в 3 раза превышала частоту таких проявлений у самок среднего ранга. Число агрессивных проявлений самок среднего ранга превышало этот показатель низкоранговых самок в 3 раза и более. Объектами агрессии самок среднего ранга в разных группах являлись от 13 до 37% общего числа самок. Наказанию, производимому низкоранговыми особями, подвергалось очень мало взрослых животных, напротив самки высокого ранга наказывали до 75% самок группы. В заказнике, в условиях свободного содержания, таких случаев практически не наблюдалось [Чалян, Мейшвили, 1987].

Считается, что ранг особи может влиять на динамику плодовитости [Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997]. Исследование ранга самок павианов гамадрилов и их репродуктивных показателей, выполненных в условиях неволи и Гумистинского заказника, также не подтверждают предположение о том, что высокий ранг самок оказывает влияние на более сильное проявление репродуктивной функции [Чалян, Мейшвили, 1987].

Еще более подчиненное положение в стадах павианов занимают подростки обоего пола, которые, как и самцы-холостяки, обычно находятся на периферии [Чалян, Мейшвили, 1989а].

1.4. Агрессивное поведение обезьян

1.4.1. Основные понятия агрессивного поведения, причины ее возникновения, формы агрессии

Отношения между особями, строящиеся на основе агонистических взаимодействий, являются универсальным принципом построения социальной организации и оказывают решающее влияние на все прочие контакты между ними [Carpenter, 1965]. Мотивационный подход к изучению агрессивного поведения был разработан и применен К. Лоренцем, полагающим, что у животных существует врожденное побуждение к агрессии, которое накапливаясь как энергия, высвобождается наружу [Лоренц, 1994]. В настоящее время существует целый ряд определений понятия агрессивного поведения. Агрессию понимают как:

- процесс инициации атаки, приводящие к борьбе;
- поведение, адресованное другой особи, приводящее к ранениям, и часто связанное с установлением определенного уровня иерархии;
- как процесс, объединяющий угрозы, атаки и преследования;
- поведение, включающее не только собственно агрессивные контактные элементы, но и предупредительные элементы;
- как результат борьбы двух противоположных тенденций – стремления приблизиться к противнику и убежать от него;
- как непосредственно контактное поведение особей, в результате которого партнеры получают увечья [Бутовская, 1984].

Более широкое понятие – агонистическое поведение – представляет собой поведение особи в конфликтных ситуациях, включая процесс нападения, угрозы, бегства, защиты особи от атакующего и подчинения [Бутовская, Дерягина, 1985; Хайнд, 1975].

Агрессивные действия происходят исключительно либо между агрессором и жертвой как, например, у зеленых мартышек (*Chlorocebus aetiops*) [Чалян, Мейшвили, 2007], либо при участии нескольких животных. Так, у японских макаков (*Macaca fuscata*) участие нескольких животных в агонистических взаимодействиях составило 85,7% случаев. Инициаторами агрессивных столкновений могут быть особи, вновь прибывшие в группу, самки, ювенильные особи [Clark, 1978], а также особи, занимающие высокий ранг [Чалян, Мейшвили, 2007]. По выбору объекта конкуренции отмечаются половые отличия (у самок – пища, у самцов – самки) [Wrangham, 1980]. Такой расклад объясним в силу различия факторов полового отбора, действующих в направлении самок и самцов [Trivers, 1972].

Агрессивное поведение может возникнуть в различных ситуациях: на отдыхе, на переходах [Бутовская, 1984], при удовлетворении потребностей в пище [Clark, 1978; Johnson, 1987], при охране территории [Ellefson, 1986]. Ведущим пусковым фактором агрессии может являться новизна обстановки и неблагоприятные условия существования [Southwick, 1972; Alexander, Roth, 1971].

Определенное влияние на уровень агрессивного поведения могут оказывать и половые гормоны самцов и самок. Это происходит вследствие изменения порога раздражимости и возбудимости, нарушения эмоциональной стабильности при секреции половых гормонов определенного типа [Nallow, 1980].

Виды обезьян различаются друг от друга по формам и частоте проявления агрессивного поведения [Van Hooff, de Waal, 1975].

Согласно частоте проявления агрессивного поведения выделяют:

1) виды с низкой частотой агрессивного поведения (*Erythrocebus patas*, *Presbytis melalophus*);

2) виды с высокой частотой ритуализованной агрессивной коммуникацией, но низкой частотой «открытого» нападения (роды *Hylobates*, *Callicebus*);

3) виды с высокой частотой «открытого» нападения (*Papio*, *Macaca mulatta*) [Southwick, 1972].

Среди форм агрессивного поведения М.Л. Бутовская [Бутовская, 1984] выделяет: агрессивно-предупредительные, агрессивно-конфликтные, агрессивно-контактные элементы. Такое деление обусловлено функциональной нагрузкой элемента, уровнем активности и связями с другими элементами. В группу агрессивно-предупредительных элементов агрессии, в отличие от агрессивно-конфликтных, входят различного рода угрозы, не сопровождающиеся наступательным движением в направлении жертвы (пристальный взгляд, полуоскал, угроза поднятием бровей и т.д.). В свою очередь, агрессивно-контактная группа включает такие элементы агрессивного поведения, которые непосредственно связаны с прямым контактом жертвы (толкает, кусает, прижимает к субстрату и прочее) [Бутовская, 1984; Бутовская, Дерягина, 1985].

В.Г. Чалян и соавторы [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011] выделили две основные категории агрессивного поведения: «неопасная агрессия» и «опасная агрессия». Такое разделение, по мнению авторов, позволяет провести грань между агрессией, имеющей в целом адаптивный и во многом неизбежный для любых социально живущих животных характер (неопасная агрессия) и жесткой контактной агрессией, по-видимому, представляющей собой проявление неадаптивного поведения (опасная агрессия). К неопасной форме агрессии авторы относят, прежде всего, широкий спектр ритуализованных предупредительных и наступательных действий, таких как угрозы, выпады и погони, не связанных с непосредственным контактом агрессора и жертвы, а также некоторые контактные формы агрессии, проявление которых

в поведении агрессора не соответствует намерениям нанести серьезный вред жертве. Это различные грубые действия, включая толчки, сталкивание, сбрасывание, слабые удары, прикусывания, укусы слабой интенсивности, грубое манипулирование и прочее. Понятие «опасной агрессии», по мнению авторов, включает в себя такие действия агрессора по отношению к жертве, как удары и укусы средней и сильной интенсивности. В результате которой, жертве может быть нанесена серьезная травма – укус, ушиб, иногда даже приводящая к фатальным последствиям [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011]. Изучение агрессии у некоторых видов обезьян, а именно у японских макаков (*Macaca fuscata*), черных макаков (*M. nigra*) и гвинейских павианов (*Papio papio*), показали видовые различия частоты нанесения различных форм агрессивного поведения. Агрессивные контактные элементы агрессии, проявляемые в виде ударов чаще всего, происходили у черных макаков, чем в остальных группах. Частота нанесения укусов жертвам была одинакова у всех наблюдаемых групп, но кровотечения в результате укусов наблюдались только в группе японских макаков Petit, Abegg, Thierry, 1997].

1.4.2. Агрессивное поведение у павианов и других обезьян

Следует отметить, что исследования, посвященные изучению агрессии у павианов гамадрилов, сравнительно немногочисленны [Бутовская, 1984; Дерягина, Бутовская, 1986; Gore, 1994; Judge, Griffaton, Fincke, 2006; Swedell, 2002]. Функциональное значение агрессивного поведения у павианов гамадрилов заключается: 1) в охране от хищников; 2) в защите детенышей; 3) в борьбе за первенство в группе между взрослыми самцами; 4) в формировании пар в период эструса; 5) в борьбе за лучшее место; 6) в конкуренции за пищу; 7) в контактах между разными группами. Подобные функции агрессивного поведения описаны и у других обезьян: шимпанзе, горилл [Hamburg, 1971; Southwick, 1972].

В общей сложности агрессия у павианов гамадрилов проявляется в основном в неопасной форме в виде ритуализованных угроз, выпадов и погонь,

демонстрация которых не связана с реальной опасностью для жертвы. Даже контактные формы агрессивных взаимодействий, отмечающиеся у павианов гамадрилов (драки и укусы), крайне редко завершаются травмами их участников [Kummer, 1968].

Комплекс проявлений агрессивного поведения, демонстрируемого самцами по отношению к самкам, обозначается термином «поведение пастьбы» (herding behavior) и рассматривается как основной механизм поддержания связи между самцом и самкой [Kummer, 1968]. Такое агрессивное управление самцами поведением самок отмечается у многих видов обезьян [Sicotte, 1993; Sinha et al., 2005; Smuts, Smuts, 1993].

Наиболее часто демонстрируемыми формами агрессивного поведения самцов павианов гамадрилов по отношению к самкам являются угрозы, а также формализованные укусы в шею «neck-bite» [Kummer, 1968]. Считается, что большее проявление агрессивных действий самцами павианов гамадрилов по отношению к самкам своего гарема происходят в период набухания половой кожи самок, при попытках отдаления самок от самца-лидера гарема или взаимодействии самок с другими членами группы. Одним из факторов предотвращения агрессивных действий у самцов павианов гамадрилов по отношению к самкам своего гарема является близость самки с самцом-лидером гарема [Swedell, Schreier, 2009]. В свою очередь, фактором предотвращения контактных элементов агрессивного поведения возникающих между самцами павианов гамадрилов, по мнению М.Л. Бутовской [Бутовская, 1984] может служить система «сворачивания» (переходы из контактных элементов в конфликтные, за которыми следуют предупредительные элементы). По мнению автора, при отсутствии такой системы «сворачивания» особи, очевидно, могли бы продолжать агрессивные контактные действия [Бутовская, 1984].

По мнению С. Цукермана [Zuckermann, 1932] направленность агрессивных действий самцов павианов гамадрилов к самкам своего гарема определяется в пределах сексуального принуждения, и описываются автором как

«сексуальные» бои [Zuckermann, 1932]. Ряд приматологов подвергли критике условия и выводы, к которым пришел С. Цукерман [Алексеева, 1977; Тих, 1970]. Отсутствие конфликтов из-за самок отмечались многими исследователями [Дерягина, Бутовская, 2004].

Считается, что направленность агрессии самцов к самкам в большей части используется для управления самками в целях увеличения репродуктивного успеха [Smuts, 1991], при попытках присоединения самок к своему гарему [Swedell, Schreier, 2009] и к самкам своего гарема для установления и поддержания единства односамцовых единиц [Kummer, 1971]. Такое узкое и целенаправленное использование агрессивного поведения у павианов гамадрилов в целях установления и поддержания единства односамцовых единиц отличает представителей этого вида от других видов павиан [Swedell, Schreier, 2009].

Работы по изучению гендерных различий в агрессивности обезьян показали некоторые различия в зависимости от вида животного. У макаков яванских (*Macaca fascicularis*) были отмечены достоверные различия между самцами и самками по общей частоте случаев агрессивного поведения, по частоте случаев неопасной и опасной агрессии, рассмотренных как в целом, так и по отношению к разным половозрастным категориям жертв. В свою очередь у павианов анубисов (*Papio anubis*) самцы производили достоверно больше агрессивных действий, чем самки, однако не отличались от самок по частоте проявления опасной агрессии [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011]. В ходе исследования было отмечено, что агрессивность зеленых мартышек (*Chlorocebus aetiops*) [Чалян, Мейшвили, 2007] и макаков яванских (*Macaca fascicularis*) [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011] тесно связана с их рангом. При этом у высокоранговых самцов и самок, яванских макаков отмечалась достоверно большая частота неопасной и опасной агрессии.

Высокоранговые особи зеленых мартышек показали относительно большую долю агрессивных взаимодействий, ограничивавшихся угрозами,

выпадами и погонями, чем животные низкого ранга [Чалян, Мейшвили, 2007]. Высокоранговые павианы анубисы обоего пола показывали бóльшую частоту неопасной агрессии по сравнению с низкоранговыми животными, но не отличались от них по частоте опасной агрессии [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011].

Результаты наблюдений ряда исследователей показали, что вне зависимости от ранговой принадлежности самки павианов гамадрилов [Swedell, Schreier, 2009], а также самки других павианов, макаков и шимпанзе [Smuts, Smuts, 1993] получают меньше всего агрессивных действий на стадии лактации. Меньшее количество агрессивных проявлений получали также самки, находившиеся рядом с самцом-лидером гарема и производившие большее количество груминга самцу-лидеру гарема [Swedell, Schreier, 2009].

1.4.3. Влияние различных факторов на частоту и интенсивность агрессивного поведения у обезьян

Ряд исследователей показали заметные различия в частоте и в проявлениях агрессии приматов в различных популяциях и в различных условиях окружающей среды. Наблюдения, проводимые за лангурами, павианами, мартышками и макаками показали, что высокая плотность и / или ухудшения условий существования могут значительно увеличить агрессивное поведение. У лангуров (*Presbytis entellus*), например, популяции с низкой плотностью жили миролюбиво и хорошо координированно. В свою очередь у популяции с высокой плотностью наблюдали высокий уровень прямой агрессии, социальную неустойчивость и смертность детенышей [Southwick, 1972].

Примером влияния размера группы на проявление агрессивных действий могут служить и наблюдения Х. Куммера [Kummer, 1968]. Автор отметил высокую агрессию у павианов гамадрилов в Восточной Эфиопии, где отмечались большие размеры группы, чем в Западной ее части [Kummer, 1968].

Социальная неустойчивость часто ассоциируется с жесткой агрессией у

обезьян и является либо ее причиной, либо ее следствием. При помещении групп макаков и павианов в условие неволи или при искусственном изменении их социальной структуры, между членами группы возникает жесткая контактная агрессия [Southwick, 1972]. Исследования показали, что высокая агрессивность отмечается не только в среде с малой площадью (небольшие вольеры и клетки), но и в очень однородной среде с очень малым количеством деревьев и конструкций или полным ее отсутствием [Ванчатова, 2000].

В. Александер и Е. Рос [Alexander, Roth, 1971] сообщили о всплеске жесткой агрессии, с летальным исходом в группе японских макаков (*Macaca fuscata*) после того, как они были переведены в вольер, превосходящий по площади исходный в 73 раза [Alexander, Roth, 1971]. Причиной насилия являлись не реальные стесненные условия обитания, а незнакомая окружающая среда. Всплеск агрессии при смене условий обитания – явление временное. Когда популяция обезьян достаточно долго живет в конкретных условиях, интенсивность агрессии стабилизируется на видотипичном уровне и варьирует при различной плотности незначительно [Бутовская, 1999]. Агрессивные столкновения с летальным исходом отмечались также и у групп шимпанзе (*Pan troglodytes*) и составили 20% всех случаев. При этом жертвами смертельных нападений были детеныши, а также взрослые особи обоих полов [Williams et al., 2008]. Подобные смертельные нападения были отмечены и среди капуцинов (*Cebus capucinus*). Инициаторами таких коалиционных нападений были взрослые и молодые половозрелые самцы, которые направляли агрессивное поведение на одиноких самцов группы [Gros-Louis, Perry, Manson, 2003]. Случаи смертельных нападений наблюдались также у групп шимпанзе, горных горилл и красных колобусов [Shimada et al., 2009]. Следствием жесткой контактной агрессии у самцов и самок макаков резусов содержащихся в колонии на острове Кайо-Сантьяго являлись рваные раны, в результате которых отмечали гибель животных. Такие агрессивные взаимодействия с летальным исходом в большей части были обнаружены в период

размножения особей. При этом гибель самцов в этот период превышала гибель самок [Wilson, Voelkins, 1970].

Сравнительный анализ проявления агрессии у самцов павианов гамадрилов в условиях неволи показал, что у самцов, содержащихся в клетке, частота агрессивного поведения была максимальна и большей части выражалась в форме драк и конфликтов, оканчивающихся серьезными повреждениями. В ходе таких межсамцовых драк наблюдались раны на шее, морде, ягодицах, конечностях. В условиях вольер клеточного и природного типов таких травм не отмечали [Бутовская, 1984]. Исследование агрессивного поведения у представителей рода *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*) показало частое проявление агрессивных взаимодействий между особями, генетически не связанных между собой [Debyser, 1995].

Качественный и количественный анализ структуры агрессивного поведения в условиях неволи некоторых представителей низших узконосых обезьян: зеленая мартышка (*Cercopithecus aethiops*), макак резус (*Macaca mulatta*), макак лапундер (*Macaca nemestrina*), макак яванский (*Macaca fascicularis*), мандрил (*Mandrillus sphinx*), павиан анубис (*Papio anubis*), павиан гамадрил (*Papio hamadryas*), павиан бабуин (*Papio cynocephalus*) рода мангабеев (*Cercocebus*), показал, что агрессивные эпизоды, возникающие между особями, никогда не заканчивались видимым ущербом по отношению к жертве и состояли главным образом из различных угроз предупредительного характера [Бутовская, Дерягина, 1985]. Несмотря на это, в литературе все же представляются факты травмирования обезьянами друг друга при их групповом содержании в неволе. Так, в результате высокой частоты межсамцовых агрессивных действий у трех видов макаков (*Macaca mulatta*, *Macaca nemestrina*, *Macaca arctoides*) были отмечены множественные раны, что являлось следствием жесткой контактной агрессии [Ruehlmann, et al., 1988]. Подобные раны и ушибы отмечались также у макаков резусов и яванских [Аникаева, Чалян, Мейшвили, 2011]. Грубое обращение иногда с угрозой жизни отмечались и в

образцах поведения категории самец – детеныш у павианов анубисов. Примерами такого поведения являлось грубое переворачивание детеныша, хватание за хвост (при этом самец ходит или бежит), отмечались случаи, когда самец опирался на детеныша, прижимал его к субстрату и при этом пытался ходить [Пачулия, Чалян, Мейшвили, 2010]. Наблюдения показали, что вероятность получения травмы в результате контактной агрессии может быть связана с возрастом, полом, социальным статусом обезьян [Drews, 1996; Аникаева, Чалян, Мейшвили, 2011], а также скученности животных. Так, наблюдения за японскими макаками (*Macaca fuscata*) показали увеличение агрессивных действий при скученности животных. При этом самцы японских макаков являлись агрессорами и жертвами чаще, чем самки [Alexander, Roth, 1971]. Скученность влияла на форму и частоту агрессивных действий и у макаков резусов [Southwick, 1969]. В свою очередь анализ исследования влияния скученности на частоту агрессивных действий у павианов гамадрилов в условиях неволи не показал существенных изменений. Во время скученности отмечалось лишь увеличение обыскивания самцов- лидеров гарема самками. Авторы приходят к выводу, что у павианов гамадрилов обыскивание является стратегией «сокращения напряженности», и поэтому способствует уменьшению агрессии во время скученности животных [Judge, Griffaton, Fincke, 2006].

1.5. Роль груминга в жизни обезьян

Груминг является неотъемлемой составляющей поведения приматов и имеет большое функциональное значение. Испытываемые при груминге приятные ощущения способствуют сокращению частоты сердечных сокращений [Aureli, Preston, de Wall, 1999] выделению эндорфинов [Keverne, Martensz, Tuite, 1968] и благоприятствует оптимизации психического состояния особей [Aureli, Preston, de Wall, 1999].

Относительно функциональной значимости груминга, существует много мнений. Некоторые авторы отдают предпочтение биологической функции

груминга [Saunders, 1988; Swedell, Saunders, 2006] другие объясняют через альтруизм [Tanaka, Takefushi, 1993; Hamilton, 1964; Kummer, 1990] и взаимный альтруизм [Packer, 1977; Barrett, et al., 1999]. По мнению других авторов груминг может служить для поддержания коалиции [Stammach, Kummer, 1982], способствовать снижению напряженности в группе [Leinfelder et al., 2001; Terry, 1970; Judge, Griffaton, Fincke, 2006], устанавливать, усиливать и поддерживать аффилиативные связи [Sade, 1965; Seyfarth, 1980], социальное единство [Dunbar, 1988]. Функциональное значение груминга некоторые авторы находят и в сексуальных контекстах [Saauman, 1971].

Считается, что частота и продолжительность груминга может являться индикатором иерархического положения особей, отражать качество отношений особей друг с другом [Kaplan, Manning, Zucker, 1980] и может являться первым шагом в формировании односамцовой единицы [Kummer, 1968].

Груминг, являясь дружелюбным контактным поведением, может быть взаимным или же может возникать в результате инициативы только одной из сторон [Тих, 1970]. Длина волосяного покрова животного, в частности, как было обнаружено при исследовании груминга у мангабеев (*Cercocebus sp.*), красного колобуса (*Colobus badius*) и голубой мартышки (*Cercocebus mitis*) имеет значение и может влиять на количество получаемого груминга в разных частях тела [Freeland, 1981]. Предпочтения груминга к некоторым участкам тела были обнаружены у групп шимпанзе бонобо (*Pan paniscus*) с учетом ранга особей. В ходе исследования было отмечено, что подчиненные особи и самцы избегали груминг в лицевой части, предпочитая спину и аногенитальную область, в свою очередь, высокоранговые особи и самки направляли большинство груминга на лицевую и головную части тела [Franz, 1999].

Стабильность и сплоченность социальных структур в группах приматов поддерживаются длительными партнерскими отношениями. Такие межиндивидуальные отношения поддерживаются системой основанной на модели «биологического рынка» заключающейся в активном обмене, прежде

всего в обмене дружелюбного поведения. Согласно биологической теории «рынков», привлекательность индивидуумов как партнеров в различных образцах социального поведения зависит от уровня «спроса» и «предложения» [Barrett et al., 1999]. Исследования Ф. Колменарес и его соавторов [Colmenares et al., 2002] провели проверку значимости теории «биологических рынков» у павианов гамадрилов содержащихся в условиях неволи. Результаты данных не подтвердили прогнозы значимости данной теории для представителей данного вида. Авторы предложили альтернативную модель – модель ограничения, согласно которой поведение самцов относительно самок в односамцовых единицах ограничивается обменом [Colmenares et al., 2002].

Согласно модели Р. Сейфарта, наиболее привлекательными партнерами по грумингу являются высокоранговые особи [Seyfarth, 1977]. Преимущественное обыскивание более высокоранговых особей низкоранговыми отмечалось у макаков резусов (*Macaca mulatta*) [Sade, 1972], павианов чакма (*Papio ursinus*) [Seyfarth, 1977], павианов анубисов (*P. anubis*) [Buirski et al., 1973], гелад (*Theropithecus gelada*) [Kummer, 1975], павианов гамадрилов (*P. hamadryas*) [Stammbach, 1978], львинохвостых макаков (*M. silenus*) [Singh, Krishna, Singh, 2006], шимпанзе бонобо (*Pan paniscus*) [Franz, 1999]. Однако исследования связи груминга и социального статуса у самок павианов гамадрилов проводимые А. Коелхо с соавторами [Coelho, Turner, Bramblett, 1983] с целью проверки модели предложенной Р. Сейфарта [Seyfarth, 1977] показали противоречивый результат [Coelho, Turner, Bramblett, 1983].

Исследования, посвященные изучению груминга у павианов гамадрилов, немногочисленны [Kummer, 1968; Тих, 1970; Stammbach, Kummer, 1982; Coelho, Turner, Bramblett, 1983; Colmenares, 2002]. У павианов гамадрилов самки, в отличие от самцов, являются более активными по производству груминга [Kummer, 1968].

Результаты исследований показали, что самки павианов гамадрилов участвуют в обыскивании самца-лидера гарема чаще в период набухания по-

ловой кожи. В свою очередь, самцы чаще всего обыскивали самок на стадии фолликулярной фазы менструального цикла. В парах самка – самка груминг чаще всего производился лактирующими самками и в меньшей степени беременными [Rowell, 1968].

Наблюдения за группой павианов гамадрилов показали различия в продолжительности груминга между взрослыми самцами и самками в различных условиях обитания. Было выявлено, что продолжительность и направление груминга между самцами и самками в заказнике отличается от проявлений этого образца поведения в клетке и вольере. В заказнике обыскивание самцами самок происходило во все фазы полового цикла самок, в условиях лесного заказника и в вольерах питомника наибольшая продолжительность груминга как самок самцами, так и самками самцов наблюдалась в период максимального набухания половой кожи самок [Чалян, Мейшвили, 1989б].

Наличие родственных отношений между самками разных гаремов благоприятствуют аффилиативному взаимодействию между гаремами [Maestri-pieri et al., 2007]. Исследования груминга у пар самок павианов гамадрилов также показал, что частота обыскивания среди взрослых самок выше, чем частота груминга между матерями и их потомством [Swedell, Saunders, 2006]. Более высокая частота груминга у генетически связанных индивидуумов отмечалась и в работах других исследователей [Seyfarth, 1977; Smith, Alberts, Altmann, 2003; Silk, Seyfarth, Cheney, 1999].

Груминг между самцами павианов гамадрилов является редким и нетипичным поведением. В естественных условиях груминг среди самцов встречается редко [Easley, Coelho, Taylor, 1989]. Было отмечено, что самцы-лидеры гаремов, в отличие от самцов, не имевших собственных односамцовых единиц, не вступали в груминг друг с другом [Kummer, 1968]. Случаи груминга у самцов родственников (между родными братьями) отмечались у макаков резусов (*Macaca mulatta*). Такие связи сохранялись в течение всей взрослой жизни особей [Sade, 1967].

Исследования показали, что у самцов павианов, в частности, у павианов анубисов (*Papio anubis*), частота груминга между самцами не связана с рангом особей. Было установлено, что высокоранговые самцы не отличались от низкоранговых самцов большим количеством партнеров по грумингу. Было также замечено отсутствие конкуренции в обыскивании высокоранговых животных среди подчиненных особей [Easley, Coelho, Taylor, 1989].

Исследования связи груминга и ранга у павианов гамадрилов показали, что, несмотря на линейную иерархию подчинения, и довольно строгих отношений господства, груминг у самок, не связаны с рангом [Leinfelder, 2001]. Количество получаемого груминга у самок может меняться с менструальным циклом [Rowell, 1968], в период рецептивности [Kummer, 1968], лактации самки и в присутствии детёныша [Vicki, Bentley-Condit, Smith, 1999].

Груминг может быть связан и с такими переменными, как пол, размер, состав группы, возраст [Vervaecke, Vries, Elsacker, 2000; Van Hooff, Van Shaik, Carel, 1994] и коррелировать с полученной поддержкой [Vervaecke, Vries, Elsacker, 2000].

1.6. Разведение и демография

В последние годы, в связи с заметным сокращением обезьян в природе, наметилась тенденция к ограничению вылова и экспорта животных для использования их в экспериментах. В связи с этим возникла необходимость изыскания наиболее рациональных методов размножения разных видов обезьян в неволе, в новых экологических условиях [Чалян, Асанов, 1977].

Разведение павианов гамадрилов в условиях неволи в настоящее время осуществляется в трех научных организациях – НИИ медицинской приматологии РАМН [Чалян, Мейшвили, 2011], Германском [Zinner, 1999] и Австралийском приматологических центрах [Sunderland et al., 2008]. Знание особенностей поведения не только вида в целом, но и особенностей поведения каждой группы, и даже каждого животного является обязательным условием для

создания наиболее благоприятных условий для выживания обезьян и их успешного размножения. Необходимость разведения обезьян в неволе явилась предпосылкой для всестороннего изучения биологии обезьян, имея в виду исследования в области питания обезьян, репродуктивной биологии, поведения и психологии, экологии, популяционно-генетических аспектов разведения и т.д. В качестве основного метода содержания, обеспечивающего условия для регулярного размножения обезьян и использования их в экспериментах, является групповое содержание в клетках с летними выгулами. Для этой же цели используются небольшие вольеры с утепленными домиками. Биологически оптимальным и эффективным для воспроизводства обезьян может считаться и метод контролируемого полувольного содержания на специально отведенных лесных участках [Асанов, Лапин, Чалян, 1977].

При разведении обезьян в неволе, в условиях далеких от естественных, чрезвычайно важным является качество условий содержания, которое непосредственным образом связано с заболеваемостью и смертностью животных [Боброва, и др., 2011]. Так, наблюдения за группой свинохвостых макаков (*Macaca nemestrina*) в условиях неволи показали прирост числа особей за последние несколько лет, что объяснялось улучшением качества условий содержания и ветеринарной службы этих животных [Ha, Robinette, Sackett, 2000]. Анализ литературных данных показывает, что смертность от заболеваний в питомниках может быть различной [Боброва, и др., 2011].

Одним из факторов, резко снижающих репродуктивные показатели стада приматов, является умерщвление детенышей самцами [Лапин, Чалян, Мейшвили, 1983], а также в случаях драк [Kaplan, Manning, Zucker, 1980] и травм, полученных результате жесткой контактной агрессии [Аникаева, Чалян, Мейшвили, 2011].

Смертность от заболеваний сильно варьирует в зависимости от условий содержания животных. Результаты исследования показали некоторую тенденцию снижения гибели от заболеваемости у макаков резусов (*Macaca*

mulatta) и макаков яванских (*M. fascicularis*) содержащихся в клетках, нежели при вольерных условиях содержания и напротив увеличение смертности от заболеваний павианов гамадрилов, содержащихся в вольерах. У павианов гамадрилов среди причин гибели преобладают заболевания желудочно-кишечного тракта, 36,2% случаев, что больше, чем у макаков резусов и макаков яванских. Увеличение смертности у павианов гамадрилов по-видимому, связано и с повышением числа поголовья в вольерах, то есть, «скученность» [Боброва, и др., 2011]. Статистический анализ выживаемости и смертности у содержащихся в неволе групп макаков резусов и групп, живущих в естественных условиях, показали большую выживаемость обезьян содержащихся в условиях неволи более чем на 50% [Smith, 1982]. Анализ демографических данных японских макаков (*Macaca fuscata*) содержащихся в естественных местах обитания показал, что у 13-летних самок количество нормальных родов составляло 66,67%. Относительно высокие показатели отмечались и у самок, относящихся к возрастной категории от 16 до 19 лет. Далее, с увеличением возраста отмечался спад репродуктивных показателей до полного прекращения родов у самок. В наблюдаемой группе подсчет смертности детенышей, не доживших до года, составило 10,2% [Itoigawa et al., 1992]. Больше число смертности детенышей в первый год жизни отмечались также у макаков резусов, японских макаков и павианов [Dyke et al., 1986; Smith, 1982; Tigges et al., 1988].

Изучение репродуктивной функции самок павианов гамадрилов, свободноживущих в Гумистинском приматологическом заказнике, показало, что у самок, родившихся и живущих в заказнике, первые набухания половой кожи происходят в среднем в возрасте $40,5 \pm 0,9$ месяцев. Возраст, в котором происходило первое зачатие, колебался от 43 до 66 месяцев. Первые роды у молодых самок наступали в возрасте 49-72 месяцев. Наблюдения, проводимые в Сухумском питомнике, показали, что у самок павианов гамадрилов, родившихся в вольерах и клетках, половое созревание наступает раньше, чем

у обезьян, обитающих в заказнике. Причиной отставания в развитии половой функции у самок, живущих в заказнике, по сравнению с самками, содержащимися в клетках и вольерах питомника, по мнению авторов, являются более суровые условия среды обитания в заказнике. Вместе с тем установлено, что у животных, обитающих в заказнике и в вольерах питомника, преобладает число зачатий в теплый период года [Чалян, Мейшвили, 1986].

Исследование демографических показателей павианов гамадрилов в Австралийском приматологическом центре показало успешное размножение данного вида животных. Были выявлены высокие показатели беременностей самок, выживаемости детенышей и отсутствие материнской смертности. Было отмечено, что в условиях неволи беременность самок наступала в возрасте 4,2 года и могла иметь место в возрасте 18,6 лет. Установлена корреляция между возрастом самок-матерей и интервалом рождаемости, возрастом самок-матерей и преждевременных родов, возрастом самок-матерей и мертворождением, а также между возрастом самок-матерей и абортom [Sunderland et al., 2008].

Анализ демографических характеристик обезьян Адлерского приматологического центра, показывает, что ежегодно в питомнике рождается около 300 детенышей макаков резусов, 180 макаков яванских и 150 павианов гамадрилов. Прирост численности в среднем в год за период 1996–2008 гг. составил у макаков резусов 6%, у макаков яванских 3,6%, у павианов гамадрилов 9,2%. Выявленные различия в демографических показателях макаков резусов, яванских и павианов гамадрилов свидетельствуют об их различной приспособленности к условиям Адлерского питомника. Наилучшие результаты по соотношению показателей – «процент успешных родов», «удельная смертность» и «прирост численности» обнаруживаются у павианов гамадрилов, наихудшие – у макаков яванских. Павианы гамадрилы в условиях питомника в течение многих лет демонстрировали стабильный прирост численности, являющийся следствием сравнительно высокой рождаемости и низкой

смертности. Павианы гамадрилы, демонстрируют способность к успешному выживанию и размножению и в условиях других питомников и зоопарков [Birrell et al., 1996].

Предполагается, что нарушение связей между особями отрицательно влияет на социальное единство группы и выживаемость детенышей [Southwick, 1969]. Многими исследователями подтверждается предположение о том, что аффилиативное поведение в большей степени оказывает положительное влияние на репродуктивные показатели самок павианов гамадрилов, а также играет важную роль в выращивании и социализации их потомства [Williams et al., 2008]. Существует также мнение о влиянии на рождаемость и выживаемость потомства таких факторов, как контакт с родителями, контакт с другими беременными самками и возраст [Ha, Robinette, Sackett, 1999]. Положительное влияние самок-матерей на демографические показатели наблюдались и у макаков резусов (*Macaca mulatta*) [Chikazawa et al., 1979]. Наблюдения показали, что набухание половой кожи у самок павианов гамадрилов является стратегией уменьшения риска детоубийства после вторжения в группу самцов и приводит к увеличению вероятности выживания детенышей [Zinner, Deschner, 2000].

1.7. Использование павианов гамадрилов в качестве модели для понимания человеческой эволюции

Поведение, адаптация и социоэкология павианов уже давно используются в качестве сравнительного образца для выяснения процессов эволюции человека [Swedell, Plummer, 2009, 2012; Jolly, 2001; Bettridge, Dunbar, 2012], при этом павианы гамадрилы в отличие от других видов павианов являются наиболее удобной моделью для понимания человеческой эволюции [Swedell, Plummer, 2009, 2012]. Проведенный митохондриальный анализ показал, что филогенетически павианы гамадрилы более близки с павианами анубисами, нежели с павианами чакма [Newman, Jolly, Rogers, 2004; Zinner et al., 2009]. В свою очередь у павианов гамадрилов отмечается большая эколо-

гическая пластичность, чем у павианов анубисов [Zinner, Pelaez, Torkler, 2001]. Павианы гамадрилы отличаются от других представителей рода *Papio* по поведению и морфологии [Jolly, 2001; Kummer, 1968]. Представляется, что социальные и сексуальные связи в рамках многоуровневой системы павианов гамадрилов могут быть использованы для создания модели социальных отношений плио-плейстоценовых гоминин [Swedell, Plummer, 2012]. Известно, что многоуровневая система часто возникает в экстремальных условиях обитания, когда доступ к пищевым ресурсам зависит от сезонности [Grutes, Zinner, 2004]. Многоуровневая система организации в такой среде обитания позволяет группе разбиваться на более мелкие ячейки, что повышает эффективность поиска пищи и наоборот, сходиться в более крупные уровни организации для защиты группы от хищников [Kummer, 1968; Swedell, Plummer, 2012]. С точки зрения М. Гамильтона [Hamilton, 1984] преимущества фрагментаризации стада могли сыграть решающую роль в эволюции социальной организации гоминин. А малые группы – семейные единицы стали основным звеном в структуре стада при появлении простейшего оружия, например заостренной палки, служащего эффективным индивидуальным средством защиты от хищников. Фрагментаризация стада, таким образом, снизила конкуренцию самцов за доступ к самкам и дала относительно равные возможности оставить потомство особям разного социального статуса, а усиление заботы обоих родителей о детях повышало вероятность выживания последних [Hamilton, 1984]. По мнению исследователей в основе основных социальных черт рода *Homo* лежат: непостоянство, текучесть первичных групп в рамках единого сообщества (*fission-fusion system*); большие субструктурные группы с мультисамцовыми, мультисамковыми общинами; прочные устойчивые отношения между самцом и самкой; высокий уровень отцовского вклада; большие размеры групп [Foley, Gambler, 2009].

Согласно одному из возможных сценариев реконструкции эволюции человека предполагается, что *Homo erectus*, жили в сложных условиях, и их

структура организации была сходной с таковой у павианов гамадрилов [Swedell, Plummer, 2009, 2012]. Представляется, что развитие гоминин шло по сложному пути своего становления, а социальная система отличалась гибкостью, выраженной коалицией самцов и повышенной ролью взаимоотношений особей друг с другом [Malone, Fuentes, White, 2012]. По мнению исследователей именно аридные условия среды привели к формированию сложной социальной структуры. По представлениям авторов, сотрудничество самцов друг с другом играло важную роль в их социальной жизни, так как именно благодаря сплоченности обеспечивается защита группы от других самцов и хищников. Представляется, что самцы *Homo erectus* также как и самцы павианов гамадрилов могли сохранять между собой родственные связи, а объединение самцов – родственников *Homo erectus* могло напоминать клановую систему павианов гамадрилов. Кроме того предполагается, что у *Homo erectus* обмен самками мог происходить также как и у павианов гамадрилов. Возможно, что самцы *Homo erectus*, оставляли в группе одного самца родственника в целях обеспечения дополнительной защиты самкам и их детенышам (к примеру, у павианов гамадрилов в гареме имеется самец последователь [Swedell, Plummer, 2009, 2012]. Представленная близкая по типу модель на основе изучения поведения павианов чакма предполагает, что ранние гоминины обладали группами с жесткой линейной организацией, в которых самец-доминант исключал из размножения остальных взрослых самцов и имел преимущественный доступ к пищевым ресурсам [Tiger, Fox, 1972]. Система доминирования у ранних гоминин, несомненно, должна была сочетаться с высокой пластичностью индивидуального поведения [Файнберг, 1980].

Согласно другому гипотетическому сценарию начальным этапом эволюционного развития человеческого общества являлись мультисамцовые-мультисамковые группы с последующим образованием полигинийных единиц и перехода, последних в моногамные единицы. Моногамия с точки зрения эволюции служила адаптацией в ответ на высокую значимость материн-

ства, отцовской заботы и разделения труда [Charpais, 2011]. В свою очередь совместное существование нескольких ядерных семей играла важную роль в сообществах гоминин, облегчая тем самым оборону против других групп и совместную охоту [Rodseth, 2012].

За последний период времени интерес к изучению социального поведения павианов гамадрилов неизбежно возникает при попытках изучения процессов эволюции человека в целом. В общей сложности исследования, посвященные изучению поведения павианов гамадрилов в свете реконструкции ранних стадий антропосоциогенеза редки [Тих, 1970; Zindler, 1972; Swedell, Plummer, 2009, 2012]. Для решения ряд вопросов возникающих относительно данного аспекта исследования необходимы дополнительные исследования социального поведения павианов гамадрилов. В частности, исследования посвященные изучению агрессии [Бутовская, 1984; Дерягина, Бутовская, 1986; Gore, 1994; Judge, Griffaton, Fincke, 2006; Swedell, 2002] и груминга [Kummer, 1968; Тих, 1970; Stambach, Kummer, 1982; Coelho, Turner, Bramblett, 1983; Colmenares, 2002] требуют продолжения исследования в данном направлении в целях неясности некоторых моментов поведения животных. В частности практически отсутствуют данные по изучению гендерных различий в агрессивности павианов гамадрилов. Недостаточно хорошо изучен груминг у пар самцов [Easley, Coelho, Taylor, 1989], а также доминантные отношения у самцов павианов гамадрилов [Gil-Burmann, Pelaez, Sanchez, 1998; Romero, Castellanos, 2010]. Самостоятельного исследования пространственной структуры группы у павианов гамадрилов ранее не проводилось. В литературе встречаются лишь общие сведения [Colmenares, 1992; Kummer, 1968; Чалян, Мейшвили, 1989б; Чалян, 1997]. о пространственной структуре павианов гамадрилов, что требует детального изучения. В общей сложности исследование поведения павианов гамадрилов в настоящее время остается актуальным. Получение новых данных о поведении этих животных может пролить свет на понимание эволюции человеческой уникальности.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Характеристика экспериментальных животных

Объектом нашего исследования являлись павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*; Linnaeus, 1758) которые рассматривались нами как самостоятельный вид, образующий вместе с четырьмя другими видами павианов род *Papio* [Чалян, 1997].

Наблюдаемая группа павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*), содержалась в стандартной вольере площадью 600 кв. м в питомнике обезьян Института медицинской приматологии РАМН.

Предыстория этих животных связана с Туапсинским заказником, на территории которого в 1980 г. была выпущена партия обезьян, привезенных из мест естественного обитания. В 1991–1992 гг. по причинам небиологического характера программа разведения обезьян в окрестностях г. Туапсе была свернута и все обезьяны были перевезены в вольеры Адлерского питомника. Изучаемая нами группа животных представляла собой результат естественного развития одной из частей Туапсинского стада павианов гамадрилов.

Наблюдения проводились в 2007–2011 гг. К началу этого периода в группе было около 70 животных, в том числе 24 половозрелые самки старше 4-х лет, 5 полновозрастных самцов 12-13 лет, 6 старых самцов старше 14 лет и 6 почти взрослых самца 4-7 лет (табл. 1, 2), а также ювенильные особи и детеныши.

Все животные в группе были строго идентифицированы.

*Таблица 1**Состав самцов в наблюдаемой группе павианов гамадрилов*

n	Инвентарный номер самца	Возраст обезьяны
1	♂30705-37	>14 лет
2	♂30723-110	>14 лет
3	♂30720-112	>14 лет
4	♂30730-255	>14 лет
5	♂30715-113	>14 лет
6	♂32182	>14 лет
7	♂31946	13 лет
8	♂31989	13лет
9	♂32105	13лет
10	♂32216	12 лет
11	♂32543	12 лет
12	♂32512	7 лет
13	♂34604	6 лет
14	♂35295	5 лет
15	♂35328	5 лет
16	♂35848	4 года
17	♂35912	4 года

Состав самок в наблюдаемой группе павианов гамадрилов

n	Инвентарный номер самки	Возраст самки
1	♀30718-170	>14 лет
2	♀30729-246	>14 лет
3	♀30737-326	>14 лет
4	♀30707-348	>14 лет
5	♀31679	14 лет
6	♀32118	13лет
7	♀32184	12 лет
8	♀32616	12 лет
9	♀32658	11 лет
10	♀32891	11 лет
11	♀32982	11 лет
12	♀33126	11лет
13	♀33546	9 лет
14	♀33870	9 лет
15	♀33963	8 лет
16	♀34288	7 лет
17	♀34406	7 лет
18	♀34413	7 лет
19	♀34603	6 лет
20	♀35043	5 лет
21	♀35084	5 лет
22	♀35410	5 лет
23	♀35900	4 года
24	♀35914	4 года

2.2. Регистрация социального поведения павианов гамадрилов

При изучении социального поведения павианов гамадрилов проводилась регистрация основных паттернов социального поведения, а именно агрессивного поведения и груминга. Агрессивное поведение играет очень важную роль в существовании сообщества павианов гамадрилов. Уровень и форма агрессивных взаимодействий между самцами и самками определяют видоспецифический характер взаимоотношений между полами, и, следовательно, регистрация этих взаимодействий очень важна, в качестве оценки роли самцов и самок в социальной жизни животных. Нарушение связей между особями отрицательно влияет на социальное единство группы и выживаемость детенышей, поэтому изучение груминга как одной из форм аффилиативного поведения имеет большое функциональное значение, связанное с сохранением и поддержанием эффекта единства группы.

Были выделены следующие основные формы агрессивного поведения обезьян: угрозы, выпады, погони, толчки, удары, укусы и драки.

1. Угрозы. Термин «угрозы» объединяет разнообразные агрессивные действия наиболее низкой интенсивности, представляющие собой мимическое, жестовое или звуковое (либо их сочетание) предупреждение об агрессивных намерениях агрессора.

2. Выпады – сочетание угроз с характерным рывком агрессора в направлении жертвы, представляющее собой более интенсивно выраженную демонстрацию агрессивных намерений агрессора.

3. Погони как категория агрессивного поведения может варьировать от короткой пробежки, носящей скорее демонстративный характер до длительного преследования высокой интенсивности.

4. Толчки обозначены как действия слабой и средней интенсивности, представляющие собой мягкую форму контактной агрессии: отталкивание,

сталкивание, грубое хватание, таскание, любое другое грубое манипулирование телом жертвы.

5. Удары, которым соответствуют такие действия агрессора как удары руками и удары всем телом. Эта форма жесткой контактной агрессии высокой интенсивности может служить элементом драки между противниками.

6. Укусы. В результате укусов жертве может быть нанесена серьезная травма, хотя, зачастую, укусы у павианов гамадрилов могут носить демонстративный характер и служить элементом управления агрессором поведения жертвы.

7. Драки. Термину «драки» соответствуют жесткие формы контактного агрессивного поведения двух противников, включающие прямую и обратную агрессию и состоящие из совокупности направленных друг на друга агрессивных действий, прежде всего, ударов и укусов, перемежающихся угрозами, погонями и выпадами.

Также были выделены две основные категории агрессивного поведения, к которым, по нашим представлениям, можно отнести все отмечавшиеся случаи агрессии: «неопасная агрессия – non-severe aggression» и «опасная агрессия – severe aggression». Потребность в выделении этих двух категорий вытекает из самого определения понятия «агрессия» как действия, которое направлено на причинение вреда другой особи. К неопасной агрессии необходимо отнести, прежде всего, широкий спектр в значительной степени ритуализованных предупредительных и наступательных действий, таких как угрозы, выпады и погони, не связанных с непосредственным контактом агрессора и жертвы. Кроме того, к категории неопасной агрессии необходимо отнести некоторые контактные формы агрессии, проявление которых в поведении агрессора не соответствует намерениям нанести серьезный вред жертве. Это различные грубые действия, включая толчки, сталкивание, сбрасывание, слабые удары, прикусывания, укусы слабой интенсивности, грубое ма-

нипулирование и прочее. Понятие «опасной агрессии» включает в себя такие действия агрессора по отношению к жертве как удары и укусы средней и сильной интенсивности. В результате опасной агрессии, жертве может быть нанесена серьезная травма – укус, ушиб, в отдельных случаях требующая ветеринарного вмешательства, либо даже приводящая к гибели жертвы.

При изучении груминга у гомо и гетеросексуальных пар отмечали частоту и продолжительность обыскивания как внутри, так и вне гарема. Груминг или обыскивание является дружелюбным поведением и представляет собой процесс перебирания, выдергивания волосяного покрова, а также соскребывания кожи ногтями. Перебирание волос производится одной или обеими руками. По продолжительности груминг может быть кратковременным или продолжаться в течение 20 минут и более. Груминг это, прежде всего контакт между двумя особями, который может быть взаимным или может возникать в результате инициативы одной особи. Груминг обычно сопровождается специфическими звуками обыскивающей особью, в свою очередь, обыскиваемая особь принимает различные позы.

Для удобства регистрации агрессивного и дружелюбного поведения, особи группы были разделены на 5 половозрастных категорий:

- 1) самцы-лидеры гаремов
- 2) старые самцы (самцы, утратившие гарем)
- 3) молодые самцы (почти взрослые 5-7-летние самцы)
- 4) половозрелые самки
- 5) неполовозрелые подростки и детеныши обоего пола.

Относительный ранг обезьян устанавливался на основании анализа поведения «вытеснения» и «избегания» и вычислялся по формуле n/N , где n – количество вытесняемых животных, а N – общее число особей группы [Соел-хо, 1981]. Для удобства определения влияния ранга самок на некоторые ас-

пекты социального поведения все самки группы были разделены на: высоко-ранговых и низкоранговых самок.

Пространственная структура группы павианов гамадрилов оценивалась величиной дистанции между фокальной особью и другим членам группы, включая:

1. Дистанцию между самцом-лидером гарема и его самками;
2. Дистанцию между самцами-лидерами гаремов;
3. Дистанцию между самцами-лидерами гаремов и самцами, не имеющими собственного гарема;
4. Дистанцию между самцами, не имеющими гаремы.

У изучаемых самок были определены репродуктивные показатели – коэффициент нормальных родов (число нормальных родов, приходящее на самку в год (КНР)) и коэффициент выживших детенышей до годовалого возраста, приходящееся на самку в год (КВД). Репродуктивные показатели самок вычислялись по формулам:

1. $\text{КНР} \times 12 / \text{репродуктивный период}$.
2. $\text{КВД} \times 12 / \text{репродуктивный период}$.

Материалы исследования собраны и проанализированы автором работы.

В табл. 3 приведена численная характеристика экспериментальных животных. Наблюдения проводились без вмешательства экспериментатора.

Характеристика экспериментальных животных

Исследования	Географический регион / годы наблюдения	Возрастной интервал (min-max)	Количество наблюдаемых животных	Авторство материала
Структуры социальной организации	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	17самцов 24самки	И.Г.Пачулия
Пространственной структуры	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	7гаремов 12самцов 21самка	И.Г.Пачулия
Иерархических отношений	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	15самцов 24самки	И.Г.Пачулия
Агрессивного поведения	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	15самцов 24самки	И.Г.Пачулия
Последствия агрессии	г. Сочи-Адлер, / 2001-2010	Детеныши до года-3года и старше	51самцов 45самок	Н.В. Мейшвили, В.Г. Чалян, И.Г.Пачулия
Грумминга	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	14самцов 20самок 7гаремов	И.Г.Пачулия

2.3. Основные методы наблюдений

Этологические наблюдения выполнялись согласно общепринятым методам наблюдений [Altmann, 1974] и в соответствии со специально разработанными методиками [Дерягина и др., 1984; Дерягина, Бутовская, 2004].

1. Сплошное протоколирование. Все формы общей активности группы заносили в протокол, представляющий собой запись «фоновой» активности группы или особи. В протоколе отмечали время начала и окончания каждой формы активности. Этот метод использовался для регистрации взаимодействий между всеми членами группы по мере их встречаемости.

2. Метод временного учета элементов поведения. Этот метод использо-

вался для выяснения рисунка поведения одной особи на индивидуальном уровне, установления продолжительности и последовательности поведенческих актов, характера их взаимосвязи. Такие наблюдения проводили за самцом и самками из его гарема. На специальной матрице, рассчитанной на 30 мин. наблюдения. Каждые 5 с. отмечали поведение особи с помощью сокращенной записи. Этот метод позволяет определить взаимосвязанность определенных элементов, вероятность перехода от одного элемента к другому.

3. Метод регистрации дистанции между особями заключался в одномоментной регистрации дистанции между двумя наблюдаемыми особями с фиксированным интервалом в 5 минут. Этот метод использовался для определения близости между особями группы как внутри гарема, так и вне гарема.

4. Метод фотографирования. Производилась серия фотосъемок основных паттернов поведения особей с последующим описанием каждой фотографии.

2.4. Статистическая обработка материала

Статистическая обработка материала была произведена с помощью непараметрических критериев [Siegel, 1988]. Были использованы следующие показатели: критерий χ^2 , критерий Вилкоксона, критерий Манн-Уитни, коэффициент корреляции Спирмена.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Структура социальной организации павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания

Изучаемая нами в качестве типичной вольерной группы, группа павианов гамадрилов с точки зрения социальной структуры соответствовала понятию «band», то есть, «группа». На протяжении всего периода наблюдений она включала в себя 7 четко ограниченных односамцовых единиц или гаремов, поддерживающих свою целостность во времени и в пространстве. Вместе с другими самцами односамцовые единицы объединялись в клан (рис. 1).

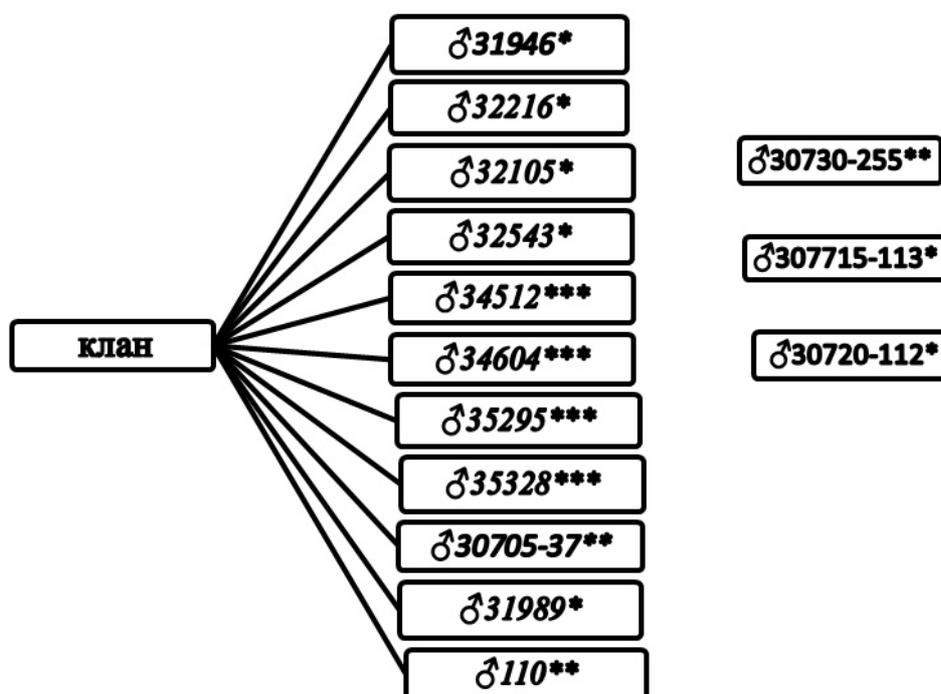


Рис. 1. Состав кланов группы павианов гамадрилов

* – самцы-лидеры гаремов; ** – старые самцы, потерявшие гарем по старости; *** – молодые самцы-холостяки, не имевшие гаремов

Клан представлял собой объединение 5 односамцовых единиц с молодыми самцами холостяками (♂34512; ♂34604; ♂35296; ♂35328) и двумя старыми самцами (♂30723-110; ♂30705-37), утратившими свой гарем. В состав

клана не входил один старый самец потерявший гарем по старости (♂30730-255) и два самца, имевшие по одной самке в гареме (♂307715-113; ♂30720-112, Рис. 1).

Клановая принадлежность самцов наблюдаемой группы четко проявлялась в таких паттернах поведения, как близость между генетически связанными самцами в пространственной структуре и взаимоподдержка при агрессивных взаимодействиях самцов.

Среди трех выделенных нами уровней организации (группа, кланы и гарем) наиболее устойчивой и неделимой структурой социальной организации являлась односамцовая единица или гарем. Односамцовая единица у павианов гамадрилов включает в себя самца-лидера гарема одну или нескольких самок и их потомство. Модель типичной односамцовой единицы павианов гамадрилов при вольерных условиях содержания представлена на рисунке 2. Центральную часть единицы занимает самец-лидер гарема, связанный сильными социальными связями с самками своего гарема. На периферии рядом с односамцовыми единицами на определенной дистанции могут находиться молодые самцы-холостяки и старые самцы, утратившие свой гарем.

Наблюдаемая группа павианов гамадрилов включала в себя 7 таких односамцовых единиц ($n=7$). При этом лидерами гаремов были 5 самцов 12-13 лет, в гаремах которых было от 3 до 6 самок и два старых шестнадцатилетних самца имевших по одной самке в своих гаремах (табл. 4). Остальные 7 половозрелых самцов либо утратили гарем по старости ($n=3$), либо были молодыми холостяками, еще не сформировавшими свой гарем ($n=4$, табл. 5). Состав гаремов самцов оставался неизменным на протяжении всех лет наблюдения группы.

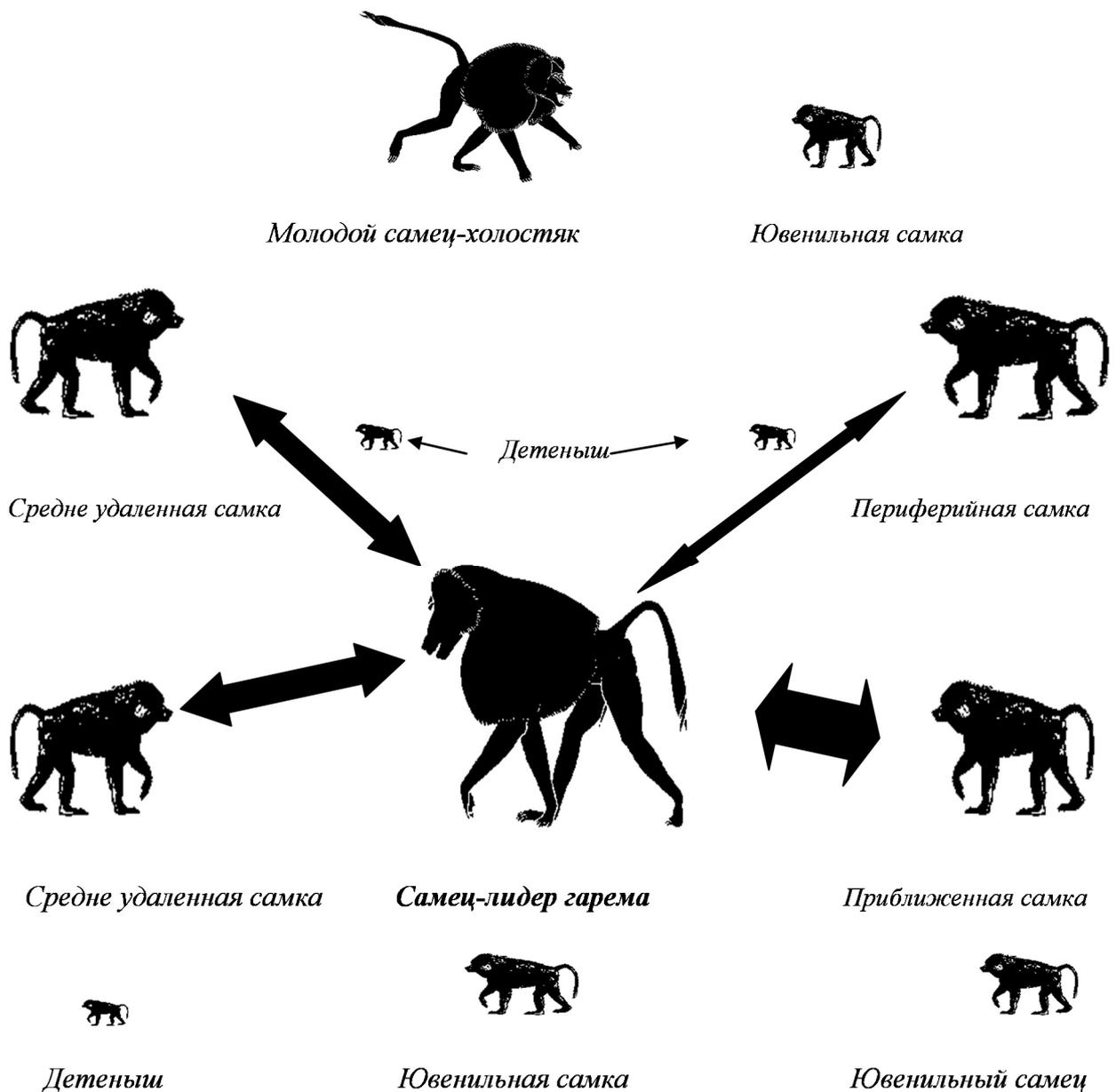


Рис. 2. Социальная структура средней односамцовой единицы павианов гамадрилов

Примечание:

Толщина черных стрелок показывает частоту обыскивания самки самца - лидера гарема.

Длина черной стрелки показывает среднее значение дистанции между самцом-лидером гарема и его самками.

Таблица 4

Состав гаремов и возраст самцов – лидеров гаремов

№	Самцы-лидеры гаремов	Возраст самцов	Самки гарема	
1	♂32105	13	3	♀30718-170, ♀30737-326, ♀30707-348
2	♂32216	12	3	♀33126, ♀34603, ♀33546
3	♂32543	12	3	♀34043, ♀34413, ♀34406
4	♂30715-113	16	1	♀30729-246
5	♂30720-112	16	1	♀32892
6	♂31989	13	4	♀32658*, ♀35084*, ♀32184, ♀32891
7	♂31946	13	6	♀34288*, ♀33963*, ♀33870, ♀31679, ♀32118, ♀32616

* Сестра по матери

Таблица 5

Самцы, не имевшие гарема

Молодые самцы-холостяки	Старые самцы, утратившие гарем по старости
♂32512	♂30705-37
♂34604	♂30723-110
♂35295	♂30730-255
♂35328	

Для установления факторов, определяющих размеры односамцовых единиц в условиях вольерного содержания, мы проанализировали структуру социальной организации группы павианов гамадрилов с учетом возраста самцов.

Наблюдения показали, что в вольерных условиях в группах со многими самцами, вероятность иметь собственный гарем, также как его размеры, очень тесно связаны с возрастом самцов. В условиях присутствия в группе других взрослых самцов, начало формирования собственных гаремов в вольерных условиях происходит у молодых самцов в 7-летнем возрасте. В наблюдаемой группе все самцы, не достигшие 7 лет, несмотря на половозрелость, оставались «холостяками» по причине конкуренции с имеющимися в группе самцами, находившимися на пике своей репродуктивной активности. В течение периода наблюдений были замечены две попытки формирования гарема молодыми 7-летними самцами. Один из молодых самцов (♂32512) пытался сформировать свой гарем за счет установления связи с самкой, входившей в состав гарема взрослого самца (♂31946). Тактика поведения молодого самца, при этом, была направлена на установление близости с ее годовалым детенышем. Молодой самец проявлял дружелюбное поведение к детенышу и направлял свою активность на укрепление связи с матерью детеныша. Такое поведение молодого самца было недолгим по времени, и не успешным. Самка – мать детеныша осталась в гареме своего самца.

Попытки формирования гарема другим молодым самцом (♂34604) выражались в его взаимодействиях с молодыми самками, которые отделялись, время от времени от старой единицы. Однако образование стабильной начальной односамцовой единицы не произошло вследствие естественной гибели молодого самца.

Наблюдения показывают, что самцы в условиях вольерного содержания способны серьезно претендовать на существование собственного гарема, начиная с 7-летнего возраста. После успешного начала формирования гарема, размеры односамцовой единицы молодого самца со временем увеличиваются. Пик репродуктивной активности самцов павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания приходится на 12-13 лет. У самцов этого возраста число самок в гаремах достигает своего максимума (от 4-6 самок). В после-

дующем происходит угасание гарема, которое становится очевидным к 16-летнему возрасту самцов. В наблюдавшейся нами группе только у двух старых самцов имелся собственный маленький гарем, включавший одну самку (табл. 4). Наши наблюдения, показывают, что в условиях вольерного содержания 16-летний возраст самцов является возрастом резкого угасания односамцовых единиц. Старые самцы, утратившие своих самок в результате их переходов в гаремы более молодых самцов, пополняют категорию одиноких самцов.

Анализ состава односамцовых единиц группы показывает, что в наблюдавшейся группе, также как и в других вольерных группах павианов гамадрилов, самки не входили в гаремы самцов, являвшимися их родителями или сыновьями. Таким образом, в условиях неволи при вольерном содержании отмечалось полное отсутствие связей между родителями и их половозрелым потомством, и, тем самым исключалась возможность тесного инбридинга. Между тем было замечено некоторое тяготение близкородственных самок к вхождению в одни и те же гаремы. Так к началу нашего исследования в гарем самца 31946 входили две сестры – ♀34288, ♀33963. Далее в ходе дальнейших наблюдений группы был отмечен переход молодой самки ♀35084 в гарем другого самца (♂31989), в котором находилась ее сестра ♀32658 по материнской линии (табл. 4).

3.2. Пространственная структура группы павианов гамадрилов

3.2.1. Пространственная структура гаремов

Наблюдения показали, что пространственная структура группы павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания зависит от ее социальной структуры. Ключевую роль в характере пространственных отношений обезьян группы играет количество односамцовых единиц, каждая из которых с пространственной точки зрения представляет собой сгущение самок и детенышей вокруг самца-лидера гарема. Как показали наблюдения, в содержа-

щихся в неволе группах павианов гамадрилов со сложной полигаремной структурой односамцовые единицы сохраняют свою пространственную целостность. В таблице 6 показана пространственная структура имеющихся в группе гаремов, выраженная в виде: 1) процента числа случаев наблюдения всех самок каждого гарема, когда они находились на определенном расстоянии от своего самца-лидера, 2) средней дистанции между самцом-лидером гарема и его самками.

Таблица 6

Пространственная структура гаремов разных самцов

Дистанция между самцом и его самками	30720	30715	32216	32543	32105	31989	31946	По всем гаремам
	-112 (1 ♀)	-113 (1 ♀)	(3 ♀)	(3 ♀)	(3 ♀)	(4 ♀)	(6 ♀)	
0	55,0	50,0	39,4	35,5	8,0	44,9	8,1	23,2
1	29,4	37,5	44,5	43,8	46,5	32,2	45,6	42,7
2	8,0	8,3	13,1	14,0	10,5	9,5	16,4	12,9
3	4,9	4,2	0,7	5,0	8,1	6,3	7,2	6,1
4			2,0	0,8	12,0	5,0	7,6	6,3
5				0,8	3,5	1,9	4,5	2,6
6	1,6				1,6		3,8	1,8
7					3,2		1,7	1,2
8					1,6		2,4	1,0
9					1,9			0,4
10					2,3		1,7	1,1
11					0,4		0,2	0,2
12					0,4		1,0	0,4
Средняя дистанция	0,72	0,67	0,81	0,94	2,50	1,00	2,31	1,74

Как видно из таблицы, несмотря на большой объем доступного жилого пространства (площадь вольеры составляет около 600 кв. м) самки павианов гамадрилов основную часть своего времени находятся в относительной близости от своего самца - лидера, что обеспечивает пространственную целостность и ограниченность каждой односамцовой единицы. В течение всего времени наблюдений самки находились тесно рядом со своим самцом в 23% случаев, в радиусе 0,5 м – в 50% случаев. В целом, самки проводили в пределах двухметровой зоны от самца-лидера гарема бóльшую часть своего времени (78,8% случаев). Исходя из этого, зона с радиусом в два метра от самца - лидера гарема, по-видимому, может рассматриваться в качестве сердцевинной зоны подвижной территории каждой односамцовой единицы. Предельное расстояние, на которое самки удалялись от своего самца - лидера гарема, составило 12 м.

Вместе с тем, как видно из таблицы 6, пространственная структура разных односамцовых единиц отличается степенью рыхлости и компактности, определяющихся величиной максимальной дистанции, на которую могут удаляться принадлежащие к гарему самки, и временем, которое они проводят на разном расстоянии от самца. Рыхлость и компактность гаремов является непосредственным проявлением когезии, свойственной особям одного гарема. С точки зрения уровня когезии между особями, 7 односамцовых единиц группы можно разделить на две категории: «компактные» и «рыхлые». К категории компактных односамцовых единиц необходимо отнести 5 из 7 имеющихся в группе односамцовых единиц. Таковыми являются, прежде всего, односамцовые единицы самцов 112 и 113, в состав которых ко времени наблюдений входила только одна самка. Отсутствуют достоверные различия в пространственной структуре этих двух гаремов, то есть в частоте пребывания самок на определенном расстоянии от своего самца-лидера (критерий $\chi^2 = 3,29$, d.f.= 7, $P > 0,05$). В гаремах, состоящих только из одной самки, величина средней дистанции между самцом и самкой была минимальной по сравне-

нию с остальными гаремами – в среднем 0,70 м. Самки в этих гаремах крайне редко удалялись за пределы двухметровой зоны от своего самца (5% случаев) и проводили почти все свое время либо тесно рядом с самцом-лидером (52,8% случаев) либо на расстоянии 1 м от самца (33% случаев). Предельная дистанция, зафиксированная между самцами и самками в этих двух маленьких гаремах, составила соответственно, 3 м и 6 м.

Кроме гаремов, включающих только одну самку, к категории «компактных» односамцовых единиц также можно отнести две односамцовые единицы с тремя самками (гаремы самцов 32216 и 32543) и одну односамцовую единицу с четырьмя самками (гарем самца 31989). Отсутствуют достоверные различия между тремя указанными гаремами в частоте пребывания самок на определенном расстоянии от своего самца-лидера (гарем самца 32216 – гарем самца 32543: критерий $\chi^2 = 6,43$, d.f.=6, $P > 0,05$; гарем самца 32216 – гарем самца 31989: критерий $\chi^2 = 14,69$, d.f.=6, $P > 0,05$; гарем самца 32543 – гарем самца 31989: критерий $\chi^2 = 9,45$, d.f.=6, $P > 0,05$). Кроме того, отсутствуют достоверные различия в частоте пребывания самок на определенном расстоянии от своего самца-лидера между гаремами с одной самкой и компактными гаремами с 3-4 самками (гарем самца 112 – гарем самца 32216: критерий $\chi^2 = 12,9$, d.f.=7, $P > 0,05$; гарем самца 112 – гарем самца 32543: критерий $\chi^2 = 9,7$, d.f.=7, $P > 0,05$; гарем самца 112 – гарем самца 31989: критерий $\chi^2 = 9,00$, d.f.=7, $P > 0,05$; гарем самца 113 – гарем самца 32216: критерий $\chi^2 = 5,7$, d.f.=6, $P > 0,05$; гарем самца 113 – гарем самца 32543: критерий $\chi^2 = 3,9$, d.f.=6, $P > 0,05$; гарем самца 113 – гарем самца 31989: критерий $\chi^2 = 4,19$, d.f.=6, $P > 0,05$). В среднем самки в компактных гаремах с 3-4 самками проводили 40% времени рядом с самцом, 39,6% времени – на расстоянии одного метра от самца, 92% времени – в пределах двухметровой зоны от самца. Самки этих трех гаремов не удалялись от своих самцов на расстояние большее, чем 5 м. Средняя дистанция между самцами и самками в этих трех гаремах составила 0,92 м.

Сравнение частоты пребывания самок на определенной дистанции в компактных гаремах с таковыми в рыхлых гаремах показывает, что имеются достоверные различия в пространственной структуре этих двух типов гаремов (критерий $\chi^2 = 254,92$, d.f.=13, $P < 0,001$). Рыхлыми односамцовыми единицами можно считать два гарема – самый большой из имеющихся в группе гарем самца 31946 с 6 самками в своем составе и сравнительно небольшой гарем самца 32105, в котором было 3 самки. Достоверные различия между этими двумя гаремами в частоте пребывания самок на определенной дистанции от своего самца-лидера не обнаружены (критерий $\chi^2 = 22,09$, d.f.=13, $P > 0,05$). В среднем самки рыхлых гаремов проводили в тесном контакте со своим самцом лидером только 8% времени наблюдений, на расстоянии одного метра от своего самца они находились в 46% случаев наблюдений, в пределах двухметровой зоны от самца – в 68% случаев наблюдения. Предельное расстояние, на которое самки этих двух гаремов удалялись от своего самца-лидера, составило 12 м. Средняя дистанция между самками и их самцами-лидерами в двух рыхлых гаремах равнялась 2,43 м.

Анализ различий между самцами-лидерами компактных и рыхлых гаремов показывает, что ни возраст самцов, ни другие их характеристики не являются в полной мере предикторами характера их пространственных отношений с самками своего гарема. Из 5 самцов-лидеров компактных гаремов, 2 самца (112, 113) – это стареющие 16-летние самцы, единичные самки которых являются остатками их прошлых гаремов. Три других самца-лидера компактных гаремов, также как и два лидера рыхлых гаремов представляют собой полновозрастных самцов 12-14 лет, находящихся на пике репродуктивной и социальной карьеры. Следует отметить также, что за исключением стареющих самцов, демонстрирующих высокий уровень агрессивной «пастьбы» и когезии со своими единственными самками, у остальных самцов не обнаружено различий в средних значениях направленной на самок своего гарема агрессии (рис. 3) и частоте груминга со своими самками (рис. 4), кото-

рые могли бы свидетельствовать о высоком уровне заботы лидеров компактных гаремов или низком уровне заботы лидеров рыхлых гаремов о пространственной целостности своего гарема

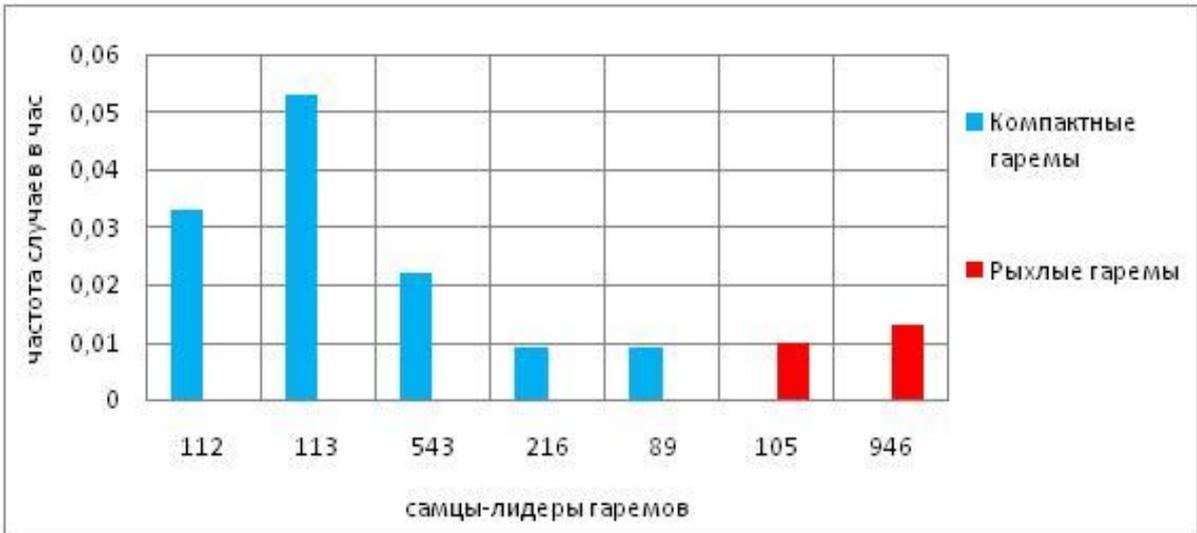


Рис. 3. Средняя частота направленной на самок своего гарема агрессии самцов-лидеров гарема (на одну самку в час)

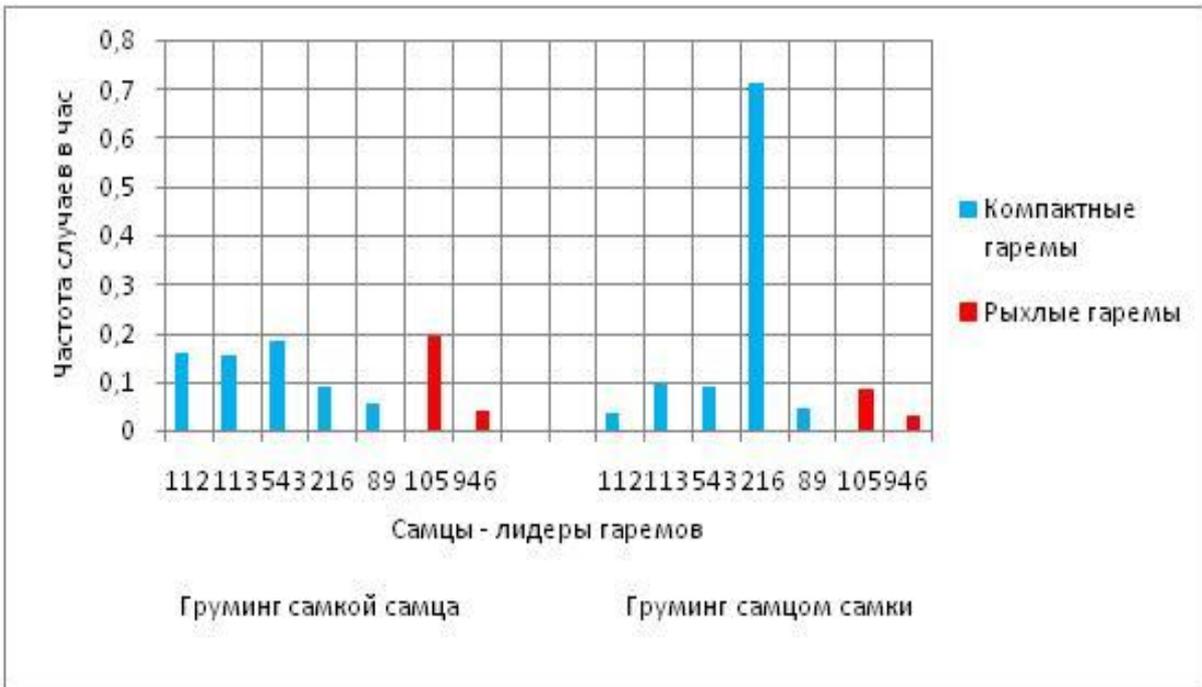


Рис. 4. Средняя частота груминга между самцом-лидером гарема и самками его гарема (на одну самку в час)

И самкам, состоящим в компактных гаремах, и самкам, состоящим в рыхлых гаремах, свойственно индивидуальное разнообразие в пространственном положении в гареме, то есть в их положении относительно самца-лидера, являющегося пространственным центром гарема. В таблице 7 показана частота пребывания самок группы на определенном расстоянии от своего самца-лидера (%).

Таблица 7

Пространственное положение самок в своих односамцовых единицах (%)

Самки	Дистанции между самкой и самцом-лидером (м)												
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
892	49,1	29,3	15,1	6,5									
246	34,1	43,3	13,2	6,3	3,1								
170	17,8	60,0	7,8	6,7	3,3	1,1	1,1		1,1			1,1	
891	47,0	28,8	12,1	6,1	6,1								
88	9,9	54,9	18,7		5,5	3,3	2,2	1,1	2,2		1,1		1,1
963	12,0	49,4	15,7	6,0	7,3	3,6							
126	65,3	28,6	4,1		2,0								
546	16,0	64,0	16,0		4,0								
043	28,9	48,9	20,0	2,2									
413	18,9	56,8	18,9	2,7	2,7								
348	2,4	26,2	11,9	15,5	21,4	7,1	2,4	1,2	3,6	4,8	3,6		
658	69,0	26,2	2,4	2,4									
870	8,2	44,9	26,5	2,0	10,2		2,0	2,0	2,0		2,0		
79	7,1	42,8	16,3	10,2	8,2	4,1	4,1	2,0	3,1		1,0	1,0	
118		17,2		17,2	20,7	13,8	24,1	6,9					
184	29,0	51,6	6,4	9,7		3,2							
084	16,7	29,2	20,8	8,3	16,6	8,3							

616	6,0	48,5	15,2	9,1	3,0	6,0		1,5	3,0		7,8		
603	35,3	56,9	3,9	2,0	2,0								
326	3,6	52,4	11,9	2,4	11,9	2,4	1,2	8,3		1,2	3,6		1,2
406	54,8	23,8	9,5	9,5		2,4							

В зависимости от характера пространственных отношений с самцом-лидером гарема всех самок необходимо разделить на три категории: приближенные ($n=8$), средне удаленные ($n=6$) и периферийные ($n=7$). К категории приближенных самок отнесены самки, у которых средняя дистанция между ними и самцом-лидером не превышала 1 м. В целом, средняя дистанция между приближенными самками и их самцами равнялась 0,73 м. Средняя дистанция между самцом и средне удаленными самками варьировала в пределах 1-2 м, и в среднем для всей категории составила 1,60 м. К периферийным самкам были отнесены самки, у которых средняя дистанция между ними и самцом-лидером была больше двух метров. В целом, по периферийным самкам средняя дистанция равнялась 2,78 м. Приближенные, средне удаленные и периферийные самки проводили в зоне с радиусом в 2 м от самца лидера, соответственно, 94%, 85% и 60% времени наблюдения (рис. 5).

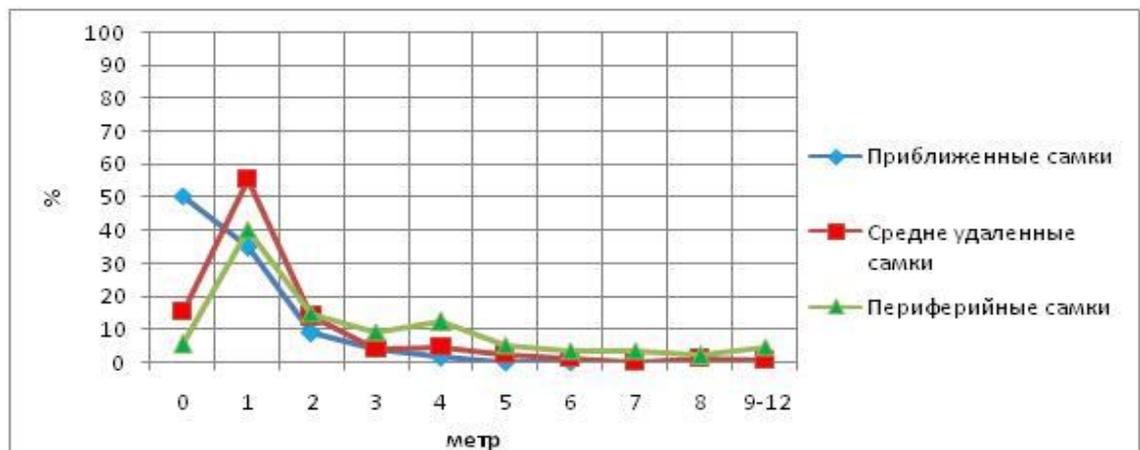


Рис. 5. Пространственное положение приближенных, средне удаленных и периферийных самок (% случаев по всем самкам)

Имеются достоверные различия в частоте расположения самок, принадлежащих к категориям приближенных, средне удаленных и периферийных самок, на определенном расстоянии от своего самца лидера (самки приближенные – самки средне удаленные, критерий $\chi^2 = 75,98$, d.f.=12, $P < 0,001$; самки приближенные – самки периферийные, критерий $\chi^2 = 232,88$, d.f.=12, $P < 0,001$; самки средне удаленные – самки периферийные, критерий $\chi^2 = 76,1$, d.f.=12, $P < 0,001$).

Следует отметить, что пространственное положение самок в гаремах не имеет прямой связи с рангом самок. В частности, из 6 самок, состоящих в гаремах с тремя и более самками, приближенных к своим самцам и практически не отходивших от них, 3 самки имели высокий гаремный ранг, а остальные 3 самки были низкоранговыми. Среди средне удаленных самок, характеризовавшихся относительной свободой в своих перемещениях, 5 – было высокоранговых и 1 – низкоранговая. Наконец, в составе 7 максимально свободных периферийных самок 1 была высокоранговая, а 6 – низкоранговых.

Анализ других социальных характеристик самок с разным пространственным положением показывает, что принадлежность самок к приближенным, средне удаленным и периферийным самкам связана с частотой груминга с самцом-лидером, с частотой груминга этих самок с другими половозрелыми неродственными самцами группы, не имеющими собственных гаремов, а также с частотой груминга самок с самками группы (рис. 6).

У периферийных самок самая низкая частота груминга с самцом-лидером по сравнению с приближенными и средне удаленными самками, а также самая низкая частота, получаемого от самца-лидера груминга. Напротив, периферийные самки обнаруживают самую высокую частоту груминга с другими самцами, а также груминга с самками, по сравнению с средне удаленными и периферийными самками. Достоверно установлено, что периферийные самки обыскивали своего самца-лидера гарема в меньшем числе слу-

чаев, чем это делали приближенные и средне удаленные самки вместе взятые (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=12$, $W=86$, $z=2,11$, $P<0,05$).

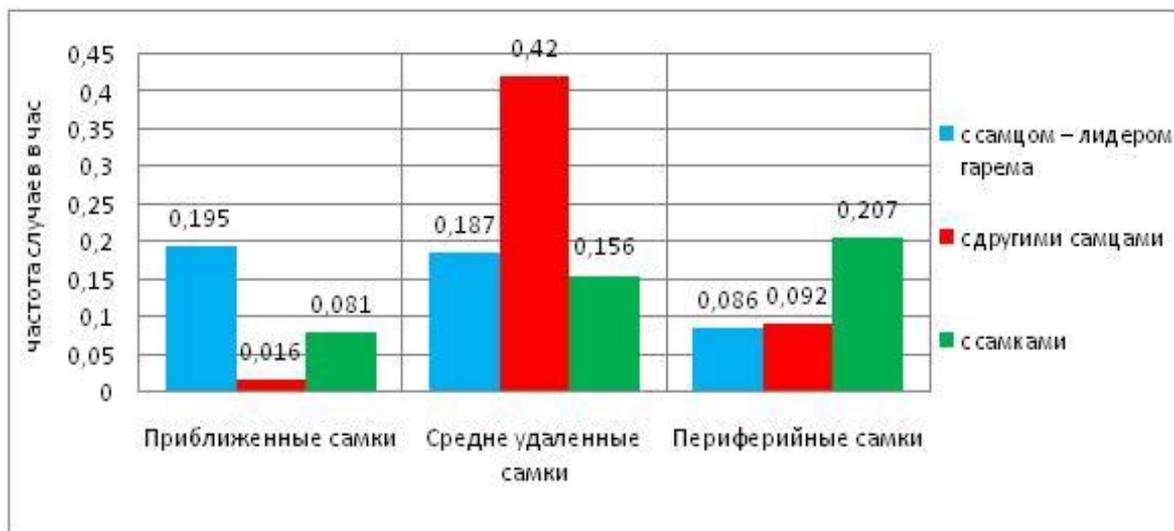


Рис. 6. Частота груминга между самцами и самками с разным пространственным положением (на одну самку в час)

Периферийные самки в достоверно большем числе случаев обыскивали чужих самцов, чем это делали средне удаленные и приближенные самки, рассмотренные вместе (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=12$, $W=39$, $z=2,59$, $P<0,01$), и в отдельности (приближенные – периферийные: критерий Манн-Уитни, $m=6$, $n=7$, $W=32$, $z=2,78$, $P<0,01$; средне удаленные – периферийные: критерий Манн-Уитни, $m=6$, $n=7$, $W=33$, $z=2,07$, $P<0,05$). Периферийные самки в достоверно меньшем числе случаев принимали участие в груминге с самцом-лидером, а не с другими членами группы (критерий Вилкоксона, $N=7$, $T=28$, $P<0,05$).

Обнаруженные различия в пространственном положении самок позволяют объяснить различия в пространственной структуре компактных и рыхлых гаремов различным составом гаремов (рис. 7). Из 12 самок входящих в составы компактных гаремов 8 самок являются приближенными, 3 – средне удаленные и только 1 – периферийная. Компактность этих гаремов являлась следствием тесных связей большинства входящих в них самок со своим самцом-лидером. Напротив, оба рыхлых гарема состояли только из средне уда-

ленных ($n=3$) и периферийных самок ($n=6$). В этих гаремах сравнительно более слабые связи периферийных самок с самцом-лидером определяли их рыхлую пространственную структуру.

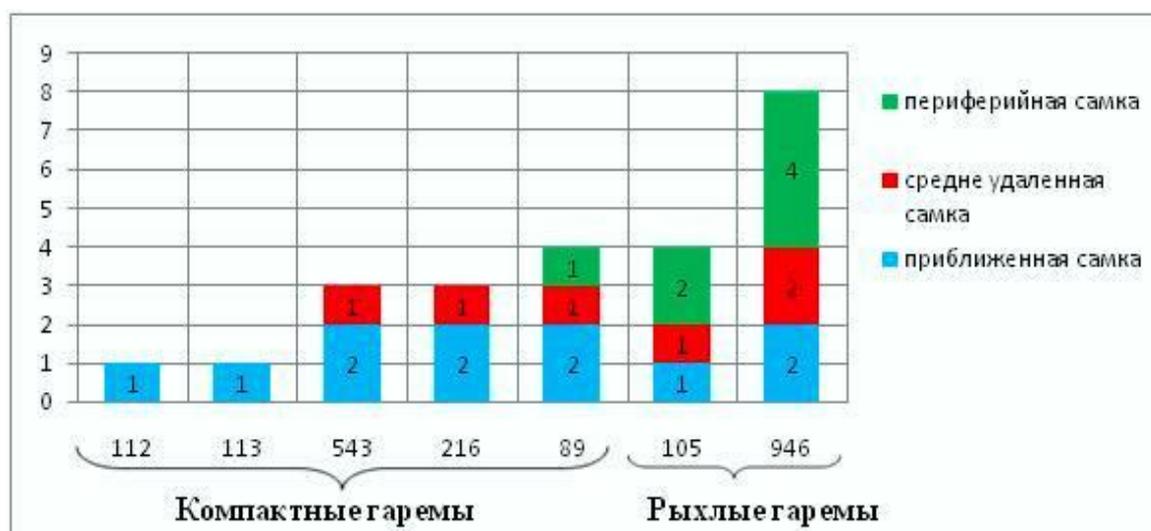


Рис. 7. Пространственная структура гаремов группы

Пространственное положение самок в гаремах, тесно связанное с качеством отношений самок с самцом-лидером гарема и другими членами группы, может определять приоритетный доступ самок к корму и, следовательно, их физическое состояние и способность к успешной репродукции. Анализ связи между пространственным положением самок и их репродуктивными показателями (рис. 8) показал, что у периферийных самок коэффициент нормальных родов (к.н.р.) – 0,277 в среднем намного меньше, чем у приближенных самок (0,488) и средне удаленных самок (0,570). Тем не менее, различия в величине коэффициента нормальных родов у периферийных самок и всех остальных самок (приближенных и средне удаленных, рассмотренных вместе), не достигают достоверного уровня (критерий Манн-Уитни, $m=6$, $n=15$, $W=46$, $P>0,05$).

Обнаруженные различия могут рассматриваться двояко. С одной стороны низкие значения коэффициента нормальных родов у периферийных самок могут действительно являться следствием сравнительно более низкого качества пищи, получаемой этими самками, по сравнению с теми самками,

которые кормятся рядом с самцом. С другой стороны, периферийность этих самок может быть следствием и проявлением низкого интереса к ним самца-лидера гарема, обусловленного потенциально низкой фертильностью этой категории самок.

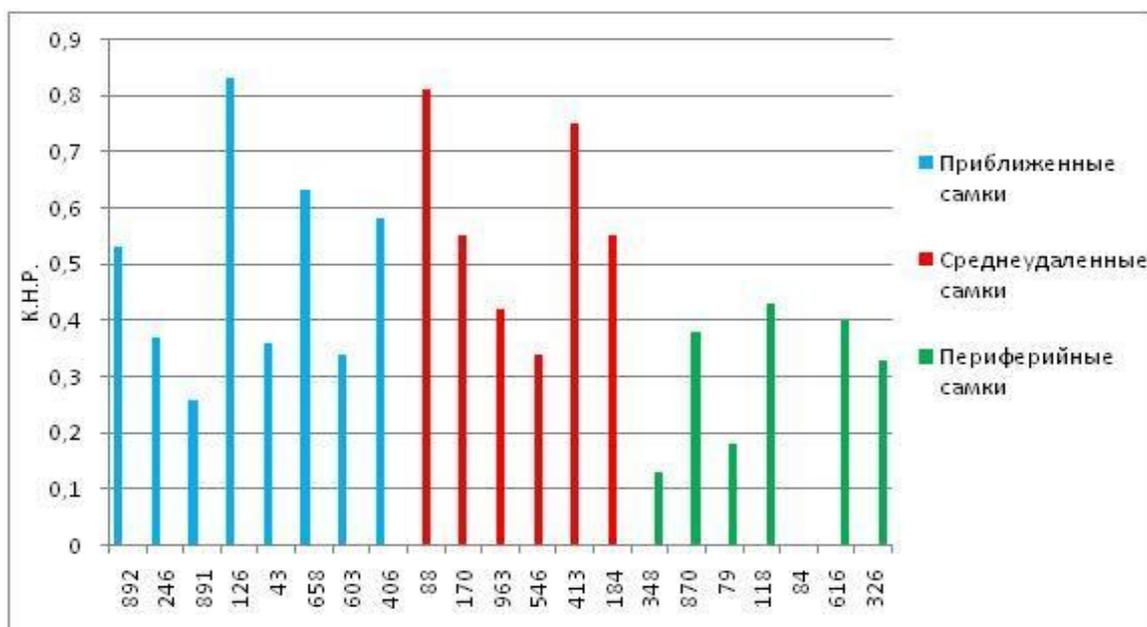


Рис. 8. Коэффициент нормальных родов у самок с различным пространственным положением

Сравнительно низкая фертильность периферийных самок может быть обусловлена как возрастом самок, так и их индивидуальными особенностями. Так, из 7 самок группы, выделенных в качестве периферийных, только две самки – № 870 и 616 были репродуктивно наиболее перспективного среднего возраста. Остальные 5 самок были либо очень молодыми, либо стареющими самками.

В отличие от коэффициента нормальных родов, связь пространственного положения самок и выживаемости их детенышей намного менее очевидна. Как видно из рисунка различия между приближенными, средне удаленными и периферийными самками в выживаемости их детенышей почти не выражены. В среднем выживаемость детенышей приближенных самок соста-

вила 77,3%, средне удаленных самок – 67,7%, периферийных самок – 71,7% (рис. 9).

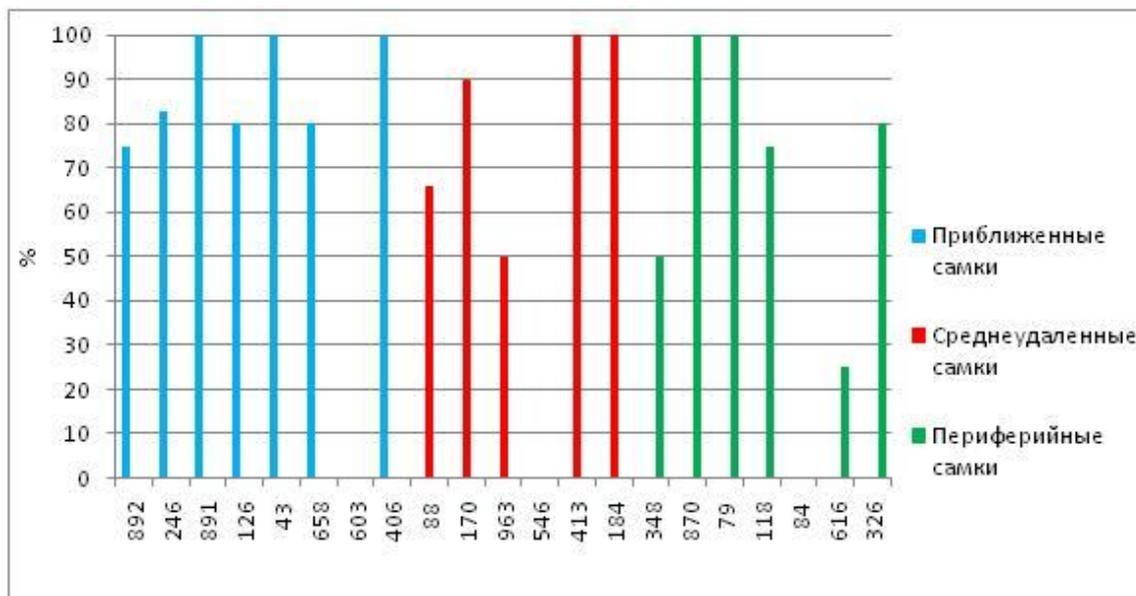


Рис. 9. Выживаемость детенышей у самок с различным пространственным положением

3.2.2. Пространственное положение самцов

Анализ дистанции между половозрелыми самцами группы показывает, что в условиях вольеры пространственное поведение самцов организовано не случайным образом. В таблице 8 показана дистанция между самцами разных пар, выраженная в виде процента случаев пребывания самцов на соответствующем расстоянии друг от друга, а также в виде средней дистанции между самцами.

Как видно из таблицы 8, самцы разного возраста и разного гаремного статуса в большинстве случаев (в 94% случаев в целом по группе) находились на расстоянии друг от друга в 5 метров и более. В целом по группе самцы достоверно в большем числе случаев находились на расстоянии друг от друга 5-8 м, чем на расстоянии 0-4 м (критерий $\chi^2 = 431,2$, d.f.=1, $P < 0,001$), достоверно в большем числе случаев находились на расстоянии 9-12 м, чем на расстоянии 0-4 м (критерий $\chi^2 = 477,8$, d.f.=1, $P < 0,001$), достоверно в боль-

шем числе случаев находились на расстоянии 13-16 м, чем на расстоянии 0-4 м (критерий $\chi^2=284,6$, d.f.=1, $P<0,001$) и достоверно в большем числе случаев находились на расстоянии 17-20 м, чем на расстоянии 0-4 м (критерий $\chi^2=470,0$, d.f.=1, $P<0,001$).

Таблица 8

Дистанция между половозрелыми самцами группы

Состав пар самцов	Дистанция между самцами (% случаев пребывания самцов на определенном расстоянии друг от друга)					Средняя дистанция (м)
	0-4 м	5-8 м	9-12 м	13-16 м	17-20 м	
Два самца-лидера гарема (n=21)	6,9	21,9	23,5	18,7	29,0	12,24
Самец-лидер гарема и молодой холостяк (n=9)	1,7	42,9	27,2	17,1	11,2	10,01
Самец-лидер гарема и старый самец (n=21)	7,4	23,4	25,0	19,8	22,5	11,52
Два старых самца (n=3)	0,7	12,9	32,3	29,1	26,0	13,15
Старый самец и молодой холостяк (n=6)	9,3	18,0	28,2	19,5	24,5	11,64
Два молодых самца (n=3)	-	62,8	22,8	14,3	-	9,27
В целом по самцам группы (n=59)	6,4	24,0	25,4	19,6	25,1	11,79

Во время наблюдений не было отмечено случаев пребывания самцов на расстоянии меньше одного метра друг от друга. Крайне редко самцы сближа-

лись до расстояния в 1 м (1,7% случаев), 2 м (0,9% случаев), 3 м (1,8% случаев) и 4 м (1,9% случаев). Исходя из этого, дистанцию в 4 м следует, по видимому, считать минимальным допустимым расстоянием между половозрелыми самцами павианов гамадрилов, которое они при возможности в большинстве случаев активно поддерживают. Начиная с 5 м частота случаев пребывания самцов на любом другом расстоянии резко увеличивается. Так, на дистанции в 5 м самцы отмечались в 5,5% случаев, в 6 м – в 5,6% случаев, в 7 м – в 6,6% случаев, в 8 м – в 6,4% случаев. В целом по группе чаще всего расстояние между самцами варьировало в пределах 9-12 м (25,4% случаев), что соответствует установленной средней дистанции между самцами группы в 11,79 м. Отсутствуют достоверные различия между числом случаев пребывания самцов группы на расстоянии 5-8 м друг от друга и 9-12 м друг от друга ($\chi^2=1,52$, d.f.=1, $P>0,05$), достоверные различия в числе случаев пребывания самцов группы на расстоянии 5-8 м друг от друга и 17-20 м друг от друга ($\chi^2=0,90$, d.f.=1, $P>0,05$), а также достоверные различия в частоте пребывания самцов группы на расстоянии 9-12 м друг от друга и на расстоянии 17-20 м друг от друга ($\chi^2=0,08$, d.f.=1, $P>0,05$). Другими словами, в целом по группе (за исключением зоны с радиусом 5 м, являющейся подвижной территорией каждого самца) вероятность нахождения самцов на любом другом расстоянии друг от друга примерно одинакова.

Сравнение расстояний между самцами возрастных и социальных категорий (табл. 8) показывает, что у всех категорий самцов зона с радиусом в 4 м является нежелательной для посещения другим самцом любого возраста и социальной категории. Имеются достоверные различия между числом случаев нахождения самцов на расстоянии 0-4 м друг от друга и 5-8 м друг от друга (самцы-лидеры гаремов друг с другом: критерий $\chi^2=187,6$, d.f.=1, $P<0,001$; самцы-лидеры гаремов с молодыми самцами: критерий $\chi^2=135,9$, d.f.=1, $P<0,001$; самцы-лидеры гаремов со старыми самцами: критерий $\chi^2=83,7$, d.f.=1, $P<0,001$; старые самцы друг с другом: критерий $\chi^2=31,4$, d.f.=1,

$P < 0,001$; старые самцы и молодые самцы: критерий $\chi^2 = 22,3$, d.f.=1, $P < 0,001$; молодые самцы друг с другом: критерий $\chi^2 = 44,0$, d.f.=1, $P < 0,001$). Вместе с тем установлено, что наименьшую среднюю дистанцию (9,27 м) поддерживают друг с другом молодые самцы-холостяки. Молодые самцы находились друг от друга на расстоянии 5-8 м в достоверно большем числе случаев, чем на любом другом расстоянии (на расстоянии 0-4 м – $\chi^2 = 44$, d.f.=1, $P < 0,001$; на расстоянии 9-12 м – $\chi^2 = 13,06$, d.f.=1, $P < 0,001$; на расстоянии 13-16 м – $\chi^2 = 21,4$, d.f.=1, $P < 0,001$; на расстоянии 17-20 м – $\chi^2 = 44$, d.f.=1, $P < 0,001$). Молодые холостяки также держались на относительно короткой средней дистанции (10,01 м) с взрослыми самцами-лидерами гаремов. Наиболее часто отмечаемой дистанцией во взаимоотношениях молодых холостяков и взрослых самцов-лидеров гаремов также была дистанция 5-8 м (достоверно более часто по сравнению с числом случаев, когда дистанция между ними была 0-4 м – критерий $\chi^2 = 135,9$, d.f.=1, $P < 0,001$; достоверно более часто по сравнению с числом случаев, когда дистанция была 9-16 м – критерий $\chi^2 = 12,54$, d.f.=1, $P < 0,001$; достоверно более часто по сравнению с числом случаев, когда дистанция была 13-16 м – критерий $\chi^2 = 39,6$, d.f.=1, $P < 0,001$; достоверно более часто по сравнению с числом случаев, когда дистанция была 17-20 м – критерий $\chi^2 = 66,2$, d.f.=1, $P < 0,001$). Наибольшее взаимное расстояние среди самцов поддерживали друг с другом старые одинокие самцы (13,15 м). Они достоверно в большем числе случаев находились на расстоянии друг от друга 9-12 м, чем на расстоянии 0-4 м (критерий $\chi^2 = 86,17$, d.f.=1, $P < 0,001$), на расстоянии 9-12 м, чем на расстоянии 5-8 м (критерий $\chi^2 = 23,4$, d.f.=1, $P < 0,001$). Отсутствуют достоверные различия между числом случаев пребывания старых самцов на расстоянии 9-12 м друг от друга или на расстоянии 13-16 м (критерий $\chi^2 = 0,46$, d.f.=1, $P > 0,05$) на расстоянии 9-12 м или на расстоянии 17-20 м (критерий $\chi^2 = 1,95$, d.f.=1, $P > 0,05$), на расстоянии 13-16 м или на расстоянии 17-20 м (критерий $\chi^2 = 0,52$, d.f.=1, $P > 0,05$). Сравнительно большой была также межиндивидуальная дистанция у категории самцов-лидеров гаремов (12,24 м – в среднем). Хотя дистанция между самцами этой категории сильно

варьировала, с наибольшей частотой они отмечались на расстоянии 17-20 м друг от друга (29% случаев). Число случаев пребывания самцов-лидеров гаремов на таком расстоянии друг от друга достоверно превышает число случаев пребывания их на расстоянии 5-8 м ($\chi^2 = 21,2$, d.f.=1, $P < 0,001$), число случаев пребывания на расстоянии 9-12 м друг от друга ($\chi^2 = 12,34$, d.f.=1, $P < 0,001$) и число случаев пребывания самцов на расстоянии 13-16 м друг от друга ($\chi^2 = 46,2$, d.f.=1, $P < 0,001$).

Для выявления индивидуальных особенностей пространственного поведения самцов павианов гамадрилов, а также выявления их пространственных отношений друг с другом были проанализированы межиндивидуальные дистанции 58 имеющихся в группе пар самцов. При этом, все пары самцов были разделены на следующие категории: 1) очень близкие самцы, которые проводили не менее 20% времени наблюдений на расстоянии 0-4 м друг от друга и, по крайней мере, в течение 60% времени наблюдений находились на расстоянии менее 9 м друг от друга; 2) близкие самцы, проводившие в пределах 8 метровой зоны друг от друга не менее 50% времени наблюдений; 3) умеренно удаленные самцы, которые, по крайней мере, в 60% случаев находились на расстоянии 5-12 м друг от друга; 4) удаленные самцы, которые проводили большую часть времени наблюдений (не менее 50% случаев) на расстоянии 13-20 м друг от друга; 5) очень удаленные самцы, проводившие не менее 40% времени наблюдения на максимально возможной в условиях вольеры дистанции в 17-20 м.

Результаты анализа пространственных отношений самцов показаны на рисунке 10.

Как видно из рисунка, 9 из 12 показанных на схеме самцов могли поддерживать между собой отношения разного качества – от очень близких до очень удаленных. У каждого из этих 9 самцов имелось от одного до 4-х самцов – «приятелей» или близких родственников, с которыми у них имелись более тесные пространственные отношения. Эти отношения предполагали

возможность периодического сближения самцов до расстояния меньшего, чем критические 4 м, а также пребывания в течение большей части времени на сравнительно близком расстоянии друг от друга – до 9 м.

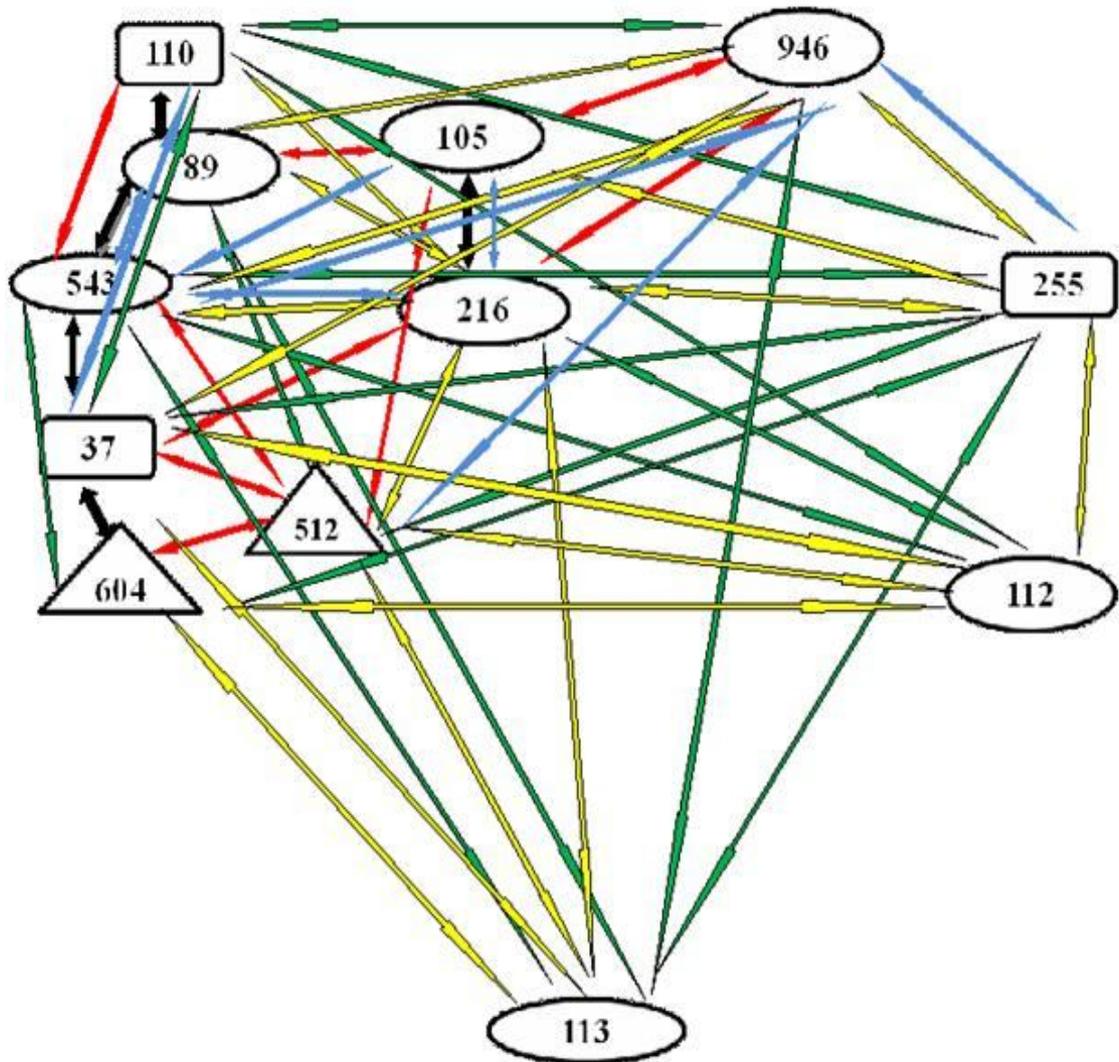


Рис.10. Схема пространственных отношений самцов группы

Примечание:

Черная стрелка – очень близкие пространственные отношения; Красная стрелка – близкие пространственные отношения; Желтая стрелка – умерено удаленные пространственные отношения; Зеленая стрелка – удаленные пространственные отношения; Отсутствие стрелок – отсутствие пространственных отношений; Голубая стрелка – высокий уровень агрессии

В целом, указанная совокупность, состоящая из этих 9 самцов, соответствует имеющемуся в группе клану, то есть объединению самцов, выделяемому на основании анализа агонистических взаимоотношений. В состав кла-

на не входили три старых самца, которые не поддерживали близкие пространственные отношения ни с одним самцом группы, и держались каждый особняком со своей самкой (если она имелась) на периферии группы.

3.3. Иерархические отношения у павианов гамадрилов

Сообщество павианов гамадрилов характеризуется ярко выраженной иерархией, тесно связанной, прежде всего, с полом и возрастом особей. Анализ иерархических отношений самцов и самок павианов гамадрилов в условиях неволи показал, что взаимоотношения особей разного пола и возраста крайне асимметричны. В наблюдаемой нами группе на вершине иерархической пирамиды находились взрослые самцы, которые однозначно доминировали над всеми остальными половозрастными категориями животных (рис. 11).



Рис. 11. Иерархическая система группы павианов гамадрилов

Самки занимали подчиненное положение по отношению ко всем взрослым самцам, достигшим, по крайней мере, 7-летнего возраста. 5-7-летние самцы холостяки также имели более высокий статус, чем самки, хотя характер их взаимоотношений с самками был не столь однозначным, как у самцов старше 7-летнего возраста. Социальный статус 4-5-летних самцов, находящихся на стадии полового и социального созревания, был сопоставим с социальным статусом самок. Иерархические отношения с самками самцов подростков в возрастном интервале 1-4 года были, в значительной степени, индивидуализированы, и определялись социальным статусом каждой самки, иерархическим положением родственников подростка и его поведением.

В таблице 9 показана структура иерархических отношений всех половозрелых самцов группы друг с другом, установленных исходя из взаимоотношений вытеснения / избегания.

Таблица 9

Иерархические отношения самцов группы

Кто доминирует	Над кем доминирует														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
543(1)	0	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+
113(2)	-	0	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
89 (3)	-	-	0	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
112(4)	+	-	-	0	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+
946(5)	-	-	+	+	0	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
216(6)	+	-	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
105(7)	-	-	+	-	+	-	0	+	+	-	+	+	+	+	+
182(8)	-	+	-	-	-	-	-	0	-	+	+	-	-	-	-
110(9)	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	+	+	-
255(10)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	+	+
37 (11)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	0	+	-	+	+
346(12)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	0	+	-	-
295(13)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	+
328(14)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	+
512(15)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	0

Иерархические отношения половозрелых самцов друг с другом тяготе

ли к линейности и испытывали сильное влияние возраста.

В таблице 10 показан линейный и относительный ранги самцов разного возраста и с разным гаремным статусом. Относительный ранг устанавливался по формуле n/N , где n - число самцов, над которыми доминирует каждый самец, а N – общее число самцов группы [Coelho, Bramblett, 1981]

Таблица 10

Связь ранга самцов с возрастом и гаремным статусом

Инв.№	Линейный ранг	Относительный ранг	Возраст к началу наблюдений (гг)	Гаремный статус	Число самок в гареме
31989	I	0,47	13	лидер гарема	4
31946	II	0,67	13	лидер гарема	6
32216	III	0,87	12	лидер гарема	3
32543	IV	0,60	12	лидер гарема	3
32105	IV	0,60	13	лидер гарема	3
30720-112	V	0,40	14	лидер гарема	1
30715-113	V	0,73	14	лидер гарема	1
35512	VI	0,20	7	холостяк	-
30730-255	VI	0,20	14	утратил гарем	-
32182	VI	0,20	14	утратил гарем	-
30723-110	VII	0,13	14	утратил гарем	-
30703-37	VII	0,27	14	утратил гарем	-
34604	VIII	0,13	6	холостяк	-
35295	VIII	0,07	5	холостяк	-
35328	VIII	0,07	5	холостяк	-

Как видно из таблицы, иерархическая система самцов группы имеет

линейный характер. Линейные ранги самцов тесно коррелируют с их относительными рангами ($r_s=0,88$, $P<0,01$). Наиболее низкие ранги, по сравнению с двумя другими категориями самцов, имели молодые 5-7-летние холостяки. Только у одного из 4-х холостяков, социальный статус был сопоставим со статусом старых самцов, утративших собственные гаремы. Старые самцы, уже не имевшие самок, занимали промежуточное положение в иерархии самцов. Все они были относительно выше рангом, чем молодые холостяки, но ниже рангом, чем самцы-лидеры гаремов. Наконец, наивысшее положение в иерархии самцов, также как и в иерархии группы в целом, занимали полновозрастные самцы-лидеры гаремов. Имеется не достигающая достоверного уровня связь между линейным рангом самцов лидеров гарема и их возрастом ($r_s=-0,49$, $P>0,05$), относительным рангом самцов-лидеров гарема и их возрастом ($r_s=-0,25$, $P>0,05$). Другими словами, после прохождения некоторого плато, отмечающегося в 12-13-летнем возрасте, старение самцов, имеющих собственные гаремы, сопровождается постепенным снижением их ранга.

С рангом и возрастом самцов тесно связан их гаремный статус и размеры гаремов (табл. 10). Молодые половозрелые 5-7-летние самцы с самым низким социальным статусом не имели гаремов, также как и среднеранговые старые самцы. Собственными гаремами обладали только полновозрастные самцы с наивысшим социальным статусом в группе.

Анализ данных в пределах иерархии самцов-лидеров односамцовых единиц показал взаимосвязь размера гарема с ранговой принадлежностью самцов. Обнаружена высокая корреляция между линейным рангом самцов-лидеров гаремов и числом самок в их гаремах ($r_s=0,94$, $P<0,01$).

Наибольшими гаремами обладали самцы-лидеры гаремов с максимальным рангом ($\text{♂}31989$ и $\text{♂}31946$). Самцы с промежуточным рангом имели среднее количество самок в гаремах. Наконец, самцы, занимавшие последние места в иерархии самцов-лидеров гаремов, имели по одной самке в своих единицах.

Для установления влияния иерархического статуса самцов на их социальное поведение, нами была проанализирована связь между относительным рангом самцов и некоторыми характеристиками их поведения.

В результате анализа установлено, что общее количество агрессивных действий самцов, направленных на других членов группы, рассмотренных независимо от их пола и возраста, тесно коррелирует с относительным рангом каждого из самцов ($r_s=0,87$, $P<0,01$). Высокоранговые самцы производили достоверно больше агрессивных проявлений, чем низкоранговые самцы (критерий Манн-Уитни, $N=15$, $W=28$, $z=3,19$, $P<0,001$). В 60% всех зафиксированных в группе агрессивных взаимодействий агрессорами были 7 высококоранговых самцов-лидеров собственного гарема. Остальные 8 самцов были агрессорами в 19% случаев агрессивных взаимодействий, отмеченных в группе. Высокоранговые самцы были ответственны за большую часть агрессивных действий самцов, направленных на особей различных половозрастных категорий – самцов (критерий Манн-Уитни, $N=15$, $W=28$, $z=3,19$, $P<0,001$), самок (критерий Манн-Уитни, $N=15$, $W=28$, $z=3,19$, $P<0,001$), подростков и детенышей (критерий Манн-Уитни, $N=15$, $W=42$, $z=1,56$, $P>0,05$). В среднем частота агрессивных действий высококоранговых самцов, направленных на других самцов, составила 0,10 случаев в час, частота действий низкоранговых самцов – 0,03 случая в час. Частота агрессии, направленной на самок, у высококоранговых самцов составила 0,07 случая в час, у низкоранговых самцов – 0,015 случаев в час. Частота агрессивных проявлений, адресованных детенышам и подросткам, у высококоранговых самцов составила 0,014 случаев в час, у низкоранговых самцов – 0,075 случаев в час.

Высокоранговые самцы относительно редко становились объектом агрессии низкоранговых самцов. Частота агрессии низкоранговых самцов, адресованной высококоранговым самцам, составила 0,011 случаев в час, частота противоположно направленной агрессии – от высококоранговых самцов к низкоранговым, в четыре раза выше – 0,048 случаев в час. Частота агрессивных

проявлений самок, адресованных высокоранговым самцам незначительна – 0,00022 случаев в час. Фактически, за все время наблюдения, было отмечено только три случая, когда имела место агрессия самок, направленная на самца с высоким социальным статусом. Частота агрессивных действий самок, адресованных низкоранговым самцам, в 10 раз выше – 0,002 случая в час.

Структура иерархических взаимоотношений самок группы показаны в таблице 11.

Таблица 11

Иерархические отношения самок группы

Кто доминирует	Над кем доминирует																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
32658	0	+	-	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0
32891	-	0	+	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	0	+	0	+	+
32184	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	+	0	-	0	0	0	0	0
35084	-	+	0	0	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	0	+	+	0	0	-	0	+	0	0
34288	0	0	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	0	-	0	-	0	0	0	0	-	+	0	0
33963	0	0	+	0	-	0	+	-	-	-	0	0	+	+	0	0	0	0	0	+	0	0	+	0
33870	0	0	0	+	-	-	0	+	+	-	0	0	0	0	0	-	+	0	0	0	+	0	0	0
32616	0	0	0	0	0	+	-	0	-	0	0	+	0	0	0	-	+	0	0	+	0	0	+	0
31679	0	+	0	+	-	+	-	+	0	+	0	0	0	+	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
32118	0	0	0	+	-	+	-	0	-	0	0	0	-	0	+	+	+	0	+	0	+	+	+	0
33126	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	+	-	+	0	+	0	0	0	0	-	0	0	0
34603	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0
33546	0	0	0	0	0	-	0	0	0	+	+	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	0	0

30718 -170	0	0	-	0	+	-	0	0	-	0	+	0	0	0	+	0	0	-	+	0	-	0	+	0
30737 -326	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0
30707 -348	+	0	0	+	+	0	+	+	+	-	+	0	0	0	+	0	0	-	+	-	0	+	+	+
34043	0	0	-	-	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	+	+	-	-	+	+	0	
34413	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	-	0	+	+	-	+	0	0
34406	0	0	+	0	0	0	0	0	0	-	0	+	-	-	0	-	-	-	0	-	0	+	0	0
32892	0	0	0	+	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	+	+	-	+	0	+	0	0	0
30729 -246	0	0	0	0	+	0	0	0	0	-	+	0	-	+	0	0	+	+	0	+	0	+	+	0
35410	+	0	0	-	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	+	-	-	-	0	-	0	0	0
35900	0	+	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	-	0	-	-	0	0	0	-	0	0	0
35914	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0

Анализ иерархических отношений самок показывает, что в пределах своей половозрастной когорты самки могут иметь два ранга – внутристадный и внутригаремный (табл. 12).

Внутригаремный ранг самок является отражением их иерархического статуса в пределах совокупности самок своего гарема. Внутригаремный ранг является следствием того, что основная часть социальной жизни самок протекает в сообществе особей своего гарема. Вместе с тем, все самки группы связаны друг с другом сложными отношениями, результатом которых является внутристадный ранг самок. Он является выражением иерархического статуса самок в пределах совокупности половозрелых самок всей группы.

Иерархия самок группы

Инв.№	Линейный ранг в своем гареме	Относительный внутригаремный ранг	Относительный внутристадный ранг	Возраст (гг)	Ранг самца лидера гарема
32658	I	0,50	0,08	11	I
32891	II	0,75	0,28	11	I
32184	III	0,25	0,16	12	I
35084	IV	0,25	0,16	5	I
34288	I	0,60	0,36	7	II
33963	II	0,60	0,24	8	II
33870	III	0,50	0,20	9	II
32616	IV	0,30	0,20	12	II
31679	IV	0,50	0,24	14	II
32118	V	0,50	0,36	13	II
33126	I	0,30	0,12	11	III
34603	II	0	0	6	III
33546	III	0,30	0,16	9	III
30718-170	I	0,30	0,20	21	IV
30737-326	II	0	0	11	IV
30707-348	III	0,30	0,52	18	IV
34043	I	0,60	0,16	5	IV
34413	II	0,60	0,20	7	IV
34406	III	0,30	0,12	7	IV
32892	-	-	0,20	11	V
30729-246	-	-	0,32	19	V

Как видно из таблицы 12, иерархия самок внутри гарема имеет в основном линейный характер. Имеется корреляция между относительным внутригаремным и относительным внутристадным рангом ($r_s=0,60$, $P<0,01$). Как и у самцов, у самок место в ранговой иерархии зависит от их возраста. Наиболее высокие значения среднего внутригаремного ранга отмечены у 7-9 летних самок – 0,48 ($n=6$) и 10-15 летних самок – 0,39 ($n=8$). Средняя величина внутригаремного ранга совсем молодых 5-7 летних и старых самок – от 16 лет и старше составила, соответственно, 0,28 ($n=3$) и 0,20 ($n=3$).

Возрастная динамика внутристадного ранга, в целом, соответствует возрастной динамике внутригаремного ранга, хотя и не совпадает с ней полностью. Наименьший внутристадный ранг в среднем имели 5-6-летние самки – 0,11, у самок 7-9 лет и 10-15 лет средний ранг равнялся, соответственно, 0,21 и 0,18. Однако наиболее высокий средний внутристадный ранг имели самые старые самки – 0,35. Обнаружена не достигающая достоверного уровня корреляция между возрастом самок и величиной их внутристадного ранга ($r_s=0,38$, $P>0,05$).

Сравнительный анализ зависимости между иерархическим статусом самок и числом их агрессивных проявлений показал, что существует тесная связь между внутристадным рангом самок и показателями их агрессивности, также как и связь между внутригаремным рангом и показателями агрессивности. Обнаружена достоверная корреляция внутригаремного ранга самок с общим числом их агрессивных проявлений ($r_s=0,55$, $P<0,01$) и с количеством агрессивных проявлений, адресованных самкам своего гарема ($r_s=0,75$, $P<0,01$). Имелась также связь внутристадного ранга самок с числом их агрессивных проявлений ($r_s=0,68$, $P<0,01$), с числом агрессивных проявлений, адресованных самкам чужого гарема ($r_s=0,61$, $P<0,01$), и с числом агрессивных проявлений, адресованных половозрелым самцам ($r_s=0,57$, $P<0,01$). Самки с высоким внутристадным рангом ($n=7$) производили в целом достоверно больше агрессивных проявлений, чем остальные самки группы (критерий

Манн-Уитни, $N=21$, $W=45$, $z=2,35$, $P<0,05$). Средняя частота агрессивных проявлений в целом у самок с высоким рангом составила 0,031 случая за 1 час наблюдений. У 14 остальных самок величина этого показателя вдвое меньше – 0,017 случаев за 1 час наблюдений. Самки с высоким стадным рангом достоверно больше чем самки с низким стадным рангом направляли агрессивных проявлений, адресованных половозрелым самцам (критерий Манн-Уитни, $n=21$, $W=42$, $z=2,58$, $P=0,01$) и самкам (критерий Манн-Уитни, $N=21$, $W=46$, $z=2,27$, $P<0,05$). Самки с высоким гаремным рангом проявляли достоверно больше агрессии по отношению к самкам группы, чем самки с низким гаремным статусом (критерий Манн-Уитни, $N=19$, $W=63$, $z=2,16$, $P<0,05$). Средняя частота адресованных самкам своего гарема агрессивных проявлений у самок с высоким внутригаремным рангом ($n=9$) составила 0,012 случая в час, у самок с низким гаремным рангом – 0,0045 случаев в час ($n=10$). В результате анализа зависимости взаимоотношений по грумингу между самцом-лидером гарема и его самками (табл. 13), установлено, что высокоранговые самки не имеют преимущественных прав на участие такого рода взаимодействиях.

Таблица 13

Взаимосвязь ранга самок с их взаимоотношениями по грумингу с другими членами группы

Типы поведения	Корреляция с внутригаремным рангом самок	Корреляция с внутростадным рангом самок
Груминг самцов-лидеров гаремов	$r_s=0,14$, н.д.	$r_s= -0,11$, н.д.
Груминг самцами-лидерами гаремов	$r_s= 0,05$, н.д.	$r_s= -0,34$, н.д.
Груминг самцов, не имеющих собственных гаремов	$r_s=0,17$, н.д.	$r_s=0,38$, н.д.
Груминг самцами, не имеющими собственных гаремов	$r_s=0,004$, н.д.	$r_s=0,22$, н.д.
Груминг других самок	$r_s=0,45$, $P<0,05$	$r_s=0,26$, н.д.
Груминг другими самками	$r_s=0,37$, н.д.	$r_s=0,24$, н.д.

Отсутствуют достоверные различия между самками с высоким и низким гаремным рангом как в числе случаев груминга ими своего самца-лидера гарема (критерий Манн-Уитни, $N=19$, $W=94,5$, $z=1,47$, $P>0,05$), так и в числе случаев груминга самцом-лидером своей самки с высоким или низким рангом (критерий Манн-Уитни, $N=19$, $W=89,5$, $z=1,06$, $P>0,05$). Практически отсутствует корреляция между внутригаремным рангом самок и числом случаев обыскивания ими самца-лидера гарема ($r_s=0,14$, $P>0,05$). Корреляция между внутригаремным рангом самок и числом случаев обыскивания их самцом-лидером гарема также слабая ($r_s=0,05$, $P>0,05$). Частота груминга самца-лидера самками с высоким гаремным рангом составила в среднем 0,015 случая в час, частота груминга самца-лидера остальными самками – 0,098 случая в час. Самцы-лидеры гаремов обыскивали своих самок с высоким гаремным статусом с частотой в среднем 0,051 случаев в час, а всех остальных самок со средней частотой 0,057 случаев в час.

Аналогично отсутствует зависимость между стадным рангом самок и их участием в груминге с самцом-лидером. Самки с высоким внутростадным рангом обыскивали своего самца-лидера в среднем с частотой 0,066 случая в час, все остальные самки – с частотой 0,118 случаев в час. Средняя частота груминга самцом-лидером гарема своей самки с высоким стадным статусом составила 0,039 случая в час, остальных самок – 0,068 случаев в час. Тем не менее, различия между самками с высоким и низким стадным рангом не достигают достоверного уровня ни по числу случаев груминга самкой самца-лидера (критерий Манн-Уитни, $N=21$, $W=92$, $z=1,16$, $P>0,05$), ни по числу случаев груминга самцом-лидером своей самки (критерий Манн-Уитни, $N=21$, $W=91$, $z=1,06$, $P>0,05$). Более того, имеется обратная связь между числом случаев груминга самкой самца-лидера своего гарема и ее внутростадным рангом ($r_s=-0,31$, $P>0,05$), а также слабая обратная связь между внутростадным рангом самок и числом случаев груминга самцом самки ($r_s=-0,07$, $P>0,05$).

Анализ показал также, что, как и во взаимоотношениях со своим самцом-лидером гарема, иерархическое положение самок в системе взаимоотношений самок, не является определяющим, в их взаимоотношениях по грумингу с молодыми холостяками и самцами, утратившими свой гарем по возрасту. Отсутствуют достоверные отличия в числе случаев груминга самкой с высоким или низким гаремным статусом самцов, не имеющих своих гаремов (критерий Манн-Уитни, $N=19$, $W=85,5$, $z=0,33$, $P>0,05$), а также в числе случаев груминга одиноким самцом самок с разным гаремным рангом (критерий Манн-Уитни, $N=19$, $W=92,5$, $z=0,24$, $P>0,05$). Самки с высоким гаремным рангом обыскивали самцов, не имеющих своих гаремов, с частотой 0,038 случая в час. Для самок с низким гаремным рангом частота такого груминга практически не отличается – 0,032 случая в час. Частота обыскивания самок одинокими самцами составила для самок и с высоким гаремным рангом, и с низким гаремным рангом – 0,017 случаев в час.

Внутристадный ранг самок оказывает положительное, но недостоверное, влияние на частоту их груминга с самцами, не являющимися лидерами их гаремов. Частота груминга самцов, не имеющих своих гаремов, у самок с высоким внутристадным рангом выше – 0,050 случаев в час, у самок с низким внутристадным рангом меньше – 0,023 случая в час. Тем не менее, отсутствуют достоверные отличия между самками с высоким или низким стадным рангом в числе случаев груминга ими самцов, не имеющих своих гаремов (критерий Манн-Уитни, $N=21$, $W=57$, $z=1,46$, $P>0,05$), а также в числе случаев груминга самок такими самцами (критерий Манн-Уитни, $N=21$, $W=62,5$, $z=1,04$, $P>0,05$). Частота груминга самцами, не имеющими своего гарема, самок чужих гаремов с высоким и низким внутристадным рангом составила в среднем, соответственно – 0,021 и 0,013 случаев в час.

Исследование связи между социальным статусом самок и частотой их груминга с другими самками группы показало, что частота участия самок в таких взаимодействиях слабо связана как с внутристадным, так и с внутрига-

ремным рангом самок. Хотя частота груминга самками с высоким стадным рангом других самок группы выше, чем самками с низким внутристадным рангом (соответственно, 0,090 и 0,58 случаев в час наблюдения), достоверные отличия в числе случаев груминга других самок у самок с разным внутристадным статусом отсутствуют (критерий Манн-Уитни, $n=21$, $W=64$, $z=0,97$, $P>0,05$). Корреляция между внутристадным рангом и числом случаев груминга самками других самок слабая и недостоверная (Табл. 13). Аналогично не достигает достоверного уровня значение корреляции между внутристадным рангом самок и числом случаев груминга их другими самками (табл. 12). Частота груминга другими самками самок с высоким и низким внутристадным рангом почти не отличается – соответственно, 0,076 и 0,063 случая в час. Достоверные различия в числе случаев груминга другими самками самок с высоким и низким внутристадным рангом отсутствуют (критерий Манн-Уитни, $n=21$, $W=69$, $z=0,60$, $P>0,05$).

Анализ связи между внутригаремным рангом самок и числом случаев обыскивания ими самок группы показал, что значения корреляции между этими показателями достигают достоверного уровня (табл. 13), также как и значение корреляции между внутригаремным рангом самок и числом случаев груминга ими самок своего гарема ($r_s=0,58$, $P<0,01$). Тем не менее, хотя средняя частота груминга самками с высоким гаремным рангом самок группы почти вдвое выше, чем у самок с низким внутригаремным рангом, (соответственно, 0,100 и 0,054 случаев за час наблюдения), отсутствуют достоверные различия в числе случаев такого поведения (критерий Манн-Уитни, $n=19$, $W=69,5$, $z=1,64$, $P>0,05$). Аналогично отсутствуют достоверные различия в числе случаев груминга другими самками самок с высоким и низким гаремным рангом (критерий Манн-Уитни, $n=19$, $W=73$, $z=1,31$, $P>0,05$). Частота груминга такой направленности составила, соответственно, для высокоранговых и низкоранговых самок 0,090 и 0,061 случаев в час. Корреляция между внутригаремным рангом самок и числом случаев груминга их другими сам-

ками группы не достигает достоверного уровня (табл. 13).

Таким образом, результаты наблюдений в вольерной группе павианов гамадрилов показывают, что иерархические отношения самок, несомненно, имеют место, причем, они связаны с уровнем агрессивности каждой самки. Тем не менее, очевидно, что практическое значение таких отношений незначительно. Самки, имеющие высокий статус среди самок всей группы и своего гарема, могут себе позволить агрессивные проявления не только по отношению к другим самкам и подросткам, но даже по отношению к молодым самцам. Однако это не дает им серьезных преимуществ в социальной жизни группы. В частности, по сравнению с самками с более низким иерархическим положением, высокоранговые самки группы не были более привлекательными партнерами для груминга ни для самок, ни для самцов, включая и собственного самца-лидера и других самцов. Причина такого положения, несомненно, заключается в том, что в условиях гаремной организации павианов гамадрилов влияние высокоранговых самок на возможность получения каких-то преимуществ, для себя и своих приближенных, минимально. Все самки, как высокоранговые, так и низкоранговые находятся в зависимом положении относительно своего самца-лидера, имеющего несопоставимо высокий иерархический статус, по сравнению со своими самками, как низкоранговыми, так и высокоранговыми. Поэтому возможность получения низкоранговыми самками каких-то преимуществ, например, получения агонистической поддержки для себя и потомства, определяется исключительно отношением к ним самца, а не отношением высокоранговых самок.

В условиях вольерного содержания больших групп павианов гамадрилов другим важным преимуществом, которое может быть извлечено самками из отношений с высокоранговыми особями, является качество поедаемого ими корма. Оно определяется возможностью для некоторых самок получать корм в первую очередь рядом с самцом-лидером. Качество поедаемого корма определяет физическое состояние самок, а, следовательно, их способность

родить и выкормить жизнеспособного детеныша.

Для установления связи иерархического статуса самок с их репродуктивными характеристиками самок нами были использованы 2 показателя: коэффициент нормальных родов (к.н.р.) и выживаемость детенышей. Коэффициент нормальных родов соответствует количеству нормально родившихся у каждой самки детенышей, деленному на продолжительность репродуктивного периода, начиная с 4-летнего возраста. Выживаемость детенышей устанавливается исходя из числа детенышей родившихся и успешно доживших до 1 года в процентах от общего числа нормально родившихся детенышей. Установлено, что в среднем по группе к.н.р. самок равнялся 0,441, при выживаемости детенышей – 69,3%.

На рисунках 12, 13 показаны средние репродуктивные показатели самок группы с высоким и низким внутригаремным рангом.

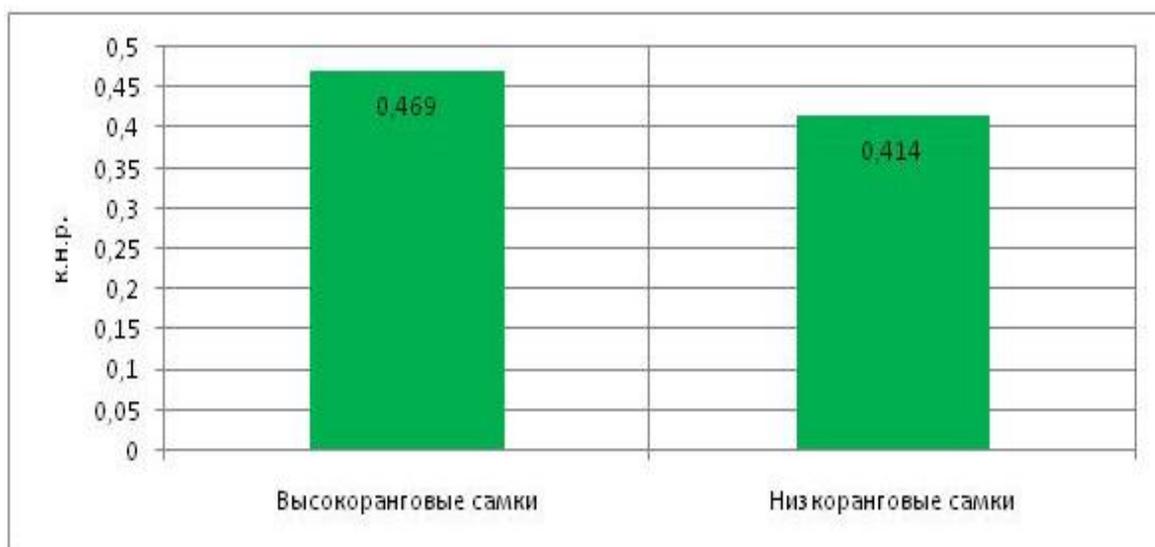


Рис. 12. Коэффициент нормальных родов у самок разного ранга

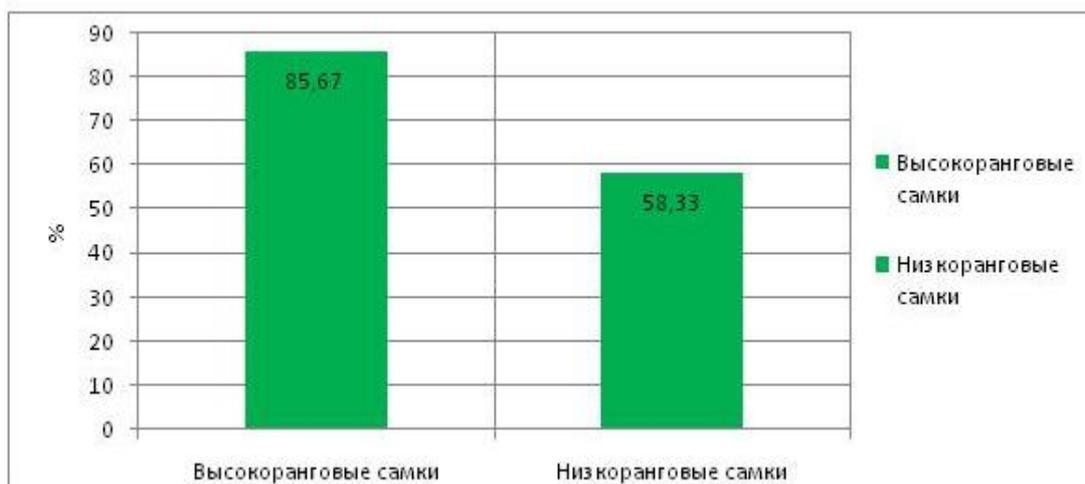


Рис.13. Коэффициент выживаемости детенышей у самок разного ранга

Как видно из рисунков (рис. 12, 13), высокоранговые самки имели некоторое преимущество в выживаемости детенышей по сравнению с низкоранговыми самками при практически полном отсутствии различий в рождаемости. Тем не менее, ни по величине коэффициента нормальных родов, ни по выживаемости детенышей, различия между высоко – и низкоранговыми самками не достигают достоверного уровня. Значение коэффициента ранговой корреляции между к.н.р. и внутригаремным рангом самок составляет $r_s=0,229$, $n=19$, $P>0,05$, значение коэффициента ранговой корреляции между выживаемостью детенышей и внутригаремным рангом равняется $r_s=0,321$, $n=18$, $P>0,05$.

Полученные данные могут рассматриваться как свидетельство того, что у павианов гамадрилов отношения с высокоранговым самцом-лидером гарема, определяющие для самок возможность кормиться рядом с ним кормом наилучшего качества, не зависят от ранга самок. Ранг самок практически не оказывает влияние на их физическое состояние и вытекающую отсюда способность доносить беременность и родить жизнеспособного детеныша. Вместе с тем, очевидно, что выживаемость детенышей испытывает некоторое влияние ранга их матерей. У высокоранговых самок вероятность для дете-

ныша выжить выше, чем у низкоранговых, хотя различия и недостоверны. Такая особенность показывает, что высокоранговые самки больше низкоранговых способны к защите своего детеныша. Они могут успешно его защитить от посягательств большинства членов групп, включая молодых самцов-холостяков и подростков.

3.4. Агрессивное поведение павианов гамадрилов

3.4.1. Общая характеристика частоты и формы агрессии у павианов гамадрилов

В общей сложности за 600 часов наблюдения в группе было отмечено 1296 случаев агрессивного поведения половозрелых самцов и самок, направленного либо на других половозрелых особей, либо на подростков и детенышей. В целом, это соответствовало средней частоте демонстрации одним взрослым животным за час наблюдения 0,06 случаев агрессивного поведения.

Агрессия у павианов гамадрилов группы отмечалась в разных формах, но чаще всего она проявлялась в виде угроз, погонь и укусов (рис. 14).

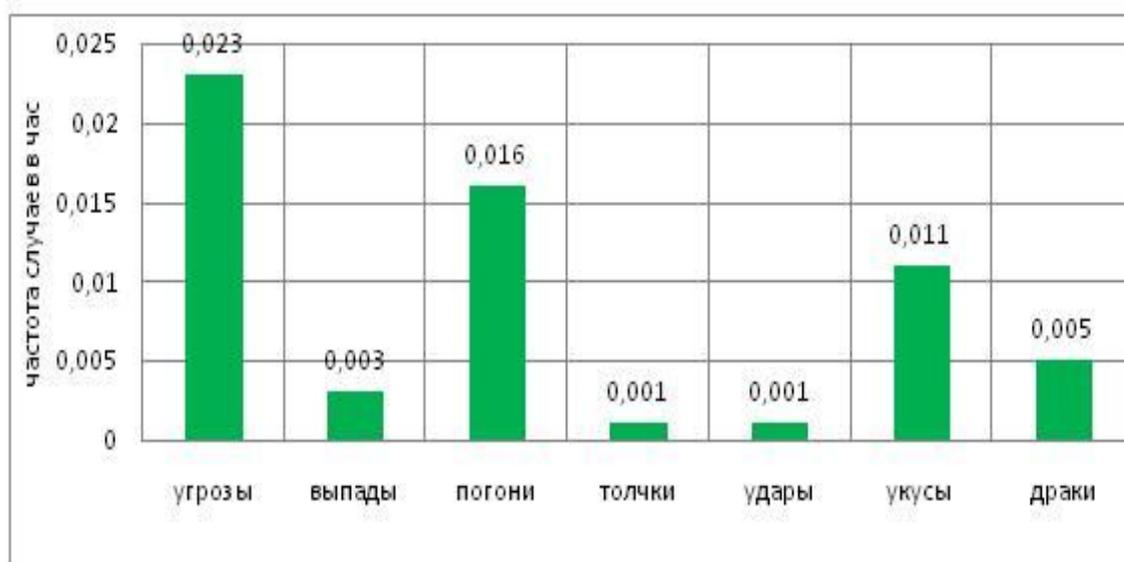
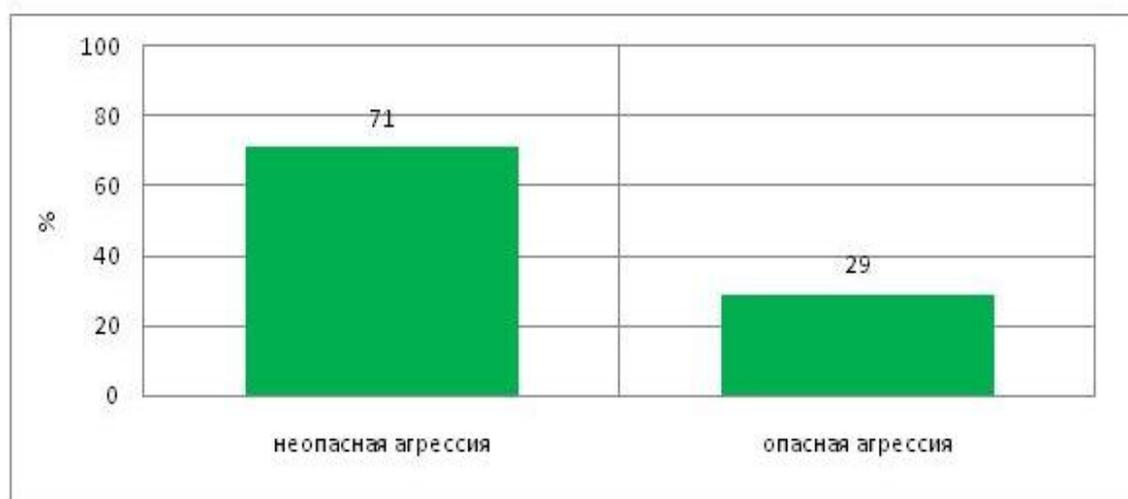


Рис.14. Средняя частота демонстрации взрослыми павианами различных форм агрессивного поведения (случаев в час)

Неконтактная агрессия, составившая 69,5% всех случаев агрессивного поведения обезьян группы, отмечалась в достоверно большем числе агрессивных взаимодействий, чем контактная агрессия (критерий $\chi^2 = 197,5$, d.f.=1, $P < 0,001$). Аналогично, у обезьян в достоверно большем числе случаев агрессивных взаимодействий отмечалась агрессия неопасного характера (угрозы, выпады, погони и толчки) (рис. 15), а не агрессия опасного характера (удары, укусы и драки) (критерий $\chi^2 = 231,7$, d.f.=1, $P < 0,001$).



*Рис. 15. Соотношение опасной и неопасной агрессии у павианов
гамадрилов (%)*

3.4.2. Агрессивное поведение самцов

Имеющиеся в группе 14 половозрелых самцов были ответственны за 79% отмеченных агрессивных проявлений. В целом, половозрелые самцы группы выступали в роли агрессоров в достоверно большем количестве случаев, чем самки (критерий Манн-Уитни, $m=14$, $n=22$, $W=276,5$, $P < 0,001$). Чаще всего агрессивное поведение самцов выражалось в форме угроз, погонь, укусов и драк (рис. 16).

Неконтактная агрессия (угрозы, выпады, погони) отмечалась у самцов в достоверно большем числе случаев, чем контактная агрессия (критерий $\chi^2 = 153,4$, d.f.=1, $P < 0,001$).

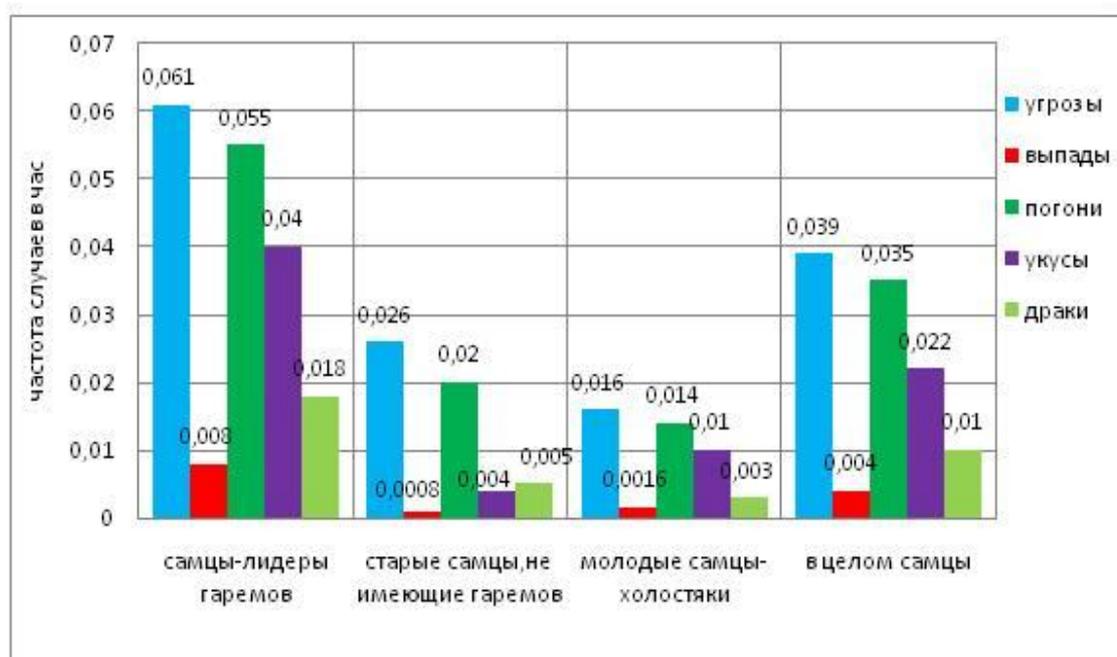


Рис. 16. Средняя частота демонстрации половозрелыми самцами различных форм агрессивного поведения (случаев в час)

Обнаружены различия в преимущественной форме агрессии у самцов разного возраста и гаремного статуса (рис. 16). У старых самцов чаще всего отмечались угрозы (45,5%) и погони (34,7%); укусы отмечались с минимальной по сравнению с другими самцами частотой (7,3%). У самцов-лидеров гаремов частота укусов и драк максимальная по сравнению с двумя другими категориями самцов (соответственно, 22% и 10%). У молодых самцов доля укусов в общем числе агрессивных проявлений сопоставима с таковой самцов-лидеров гаремов (21,3%). В целом доля опасной контактной агрессии была наибольшей в агрессивном поведении самцов-лидеров гаремов (32%), и наименьшей у старых самцов (10%).

Различия в форме агрессивных проявлений демонстрируемых старыми самцами и самцами-лидерами гаремов достоверны (критерий $\chi^2 = 22,0$, d.f.=6, $P < 0,001$), также как и различия между старыми самцами и молодыми холостяками (критерий $\chi^2 = 14,2$, d.f.=6, $P < 0,001$).

Жертвами агрессии самцов были обезьяны всех имеющихся в группе

половозрастных категорий – другие половозрелые самцы, самки, подростки и детеныши (табл. 14).

Таблица 14

Структура агрессивных взаимодействий различных конфликтных пар павианов гамадрилов (число отмеченных случаев)

Жертвы Агрессоры	♂-лидеры гаремов		♂-старые	♂-молодые	♀-своего гарема	♀- чужого гарема	♀-подростки	♂- подростки	Детеныши	Всего
	♂	♂	♂	♀	♀	♀	♂	♀		
Самцы – лидеры гаремов	217	89	113	222	78	11	42	6	778 (60%)	
Старые самцы	29	24	26	0	35	3	17	2	136 (11%)	
Молодые самцы	22	13	20	0	39	4	10	0	108 (8%)	
Половозрелые самки	3	8	19	93	99	17	33	2	274	
%	11%			33	36	19%			21%	
В целом у самцов	268	12 6	159	222	152	18	69	8	1022	
%	54%			37%		9%			79%	
В целом по группе	271	13 4	178	315	251	35	102	10	1296	
%	88,5%					10,6%		0,77		

В большинстве случаев (91%) объектом агрессии половозрелых самцов были другие половозрелые особи. Детеныши и подростки становились жертвой агрессии половозрелых самцов в достоверно меньшем числе случаев, чем половозрелые самцы (критерий $\chi^2 = 323,7$, d.f.=1, $P < 0,001$) и половозрелые самки (критерий $\chi^2 = 166,0$, d.f.=1, $P < 0,001$). Обнаружена тесная связь между направленностью агрессии самцов и ее формой. Имелись достоверные отличия в формах агрессивного поведения самцов, направленного либо на других самцов, либо на самок (критерий $\chi^2 = 259,3$, d.f.=3, $P < 0,001$), а также достоверные отличия в формах агрессивного поведения самцов, направленного либо на самок, либо на неполовозрелых особей (критерий $\chi^2 = 50,7$, d.f.=3, $P < 0,001$).

Среди форм агрессивного поведения самцов, направленного на других самцов, преобладали погони (39%), угрозы (38%) и драки (17,4%). В агрессивном поведении самцов, адресованном самкам, преобладающей формой были укусы (47%) и угрозы (36,3%), а в агрессивном поведении самцов, адресованном подросткам и детенышам, преобладающей формой были угрозы (37%) и погони (48%).

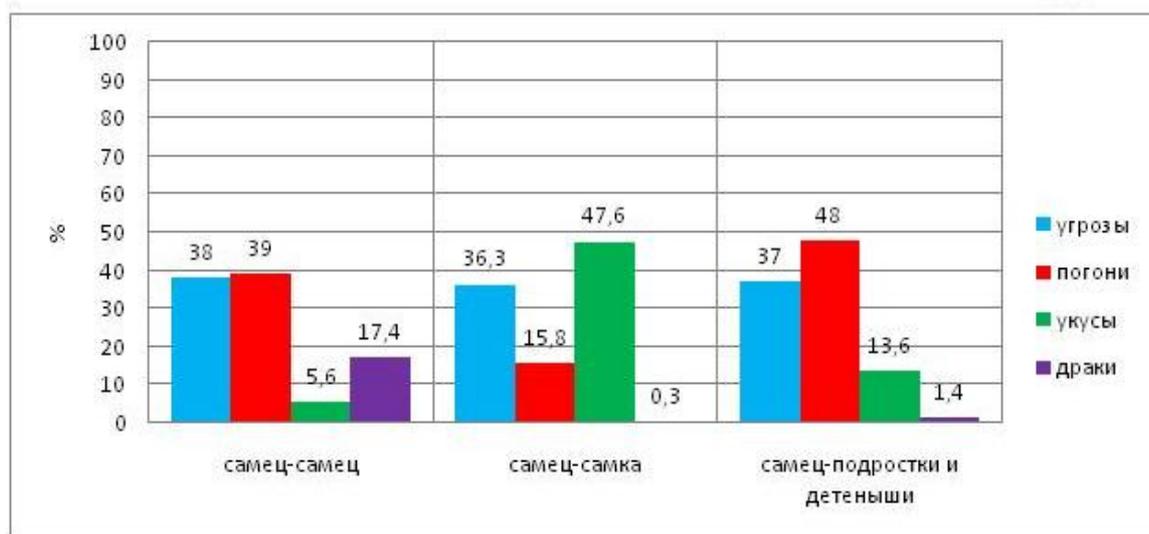


Рис. 17. Направленность и форма агрессии самцов к членам группы

Анализ агрессивности самцов принадлежащих к разным социальным категориям (рис. 18) показывает, что наиболее агрессивную часть сообщества составляли 7 самцов-лидеров гаремов.

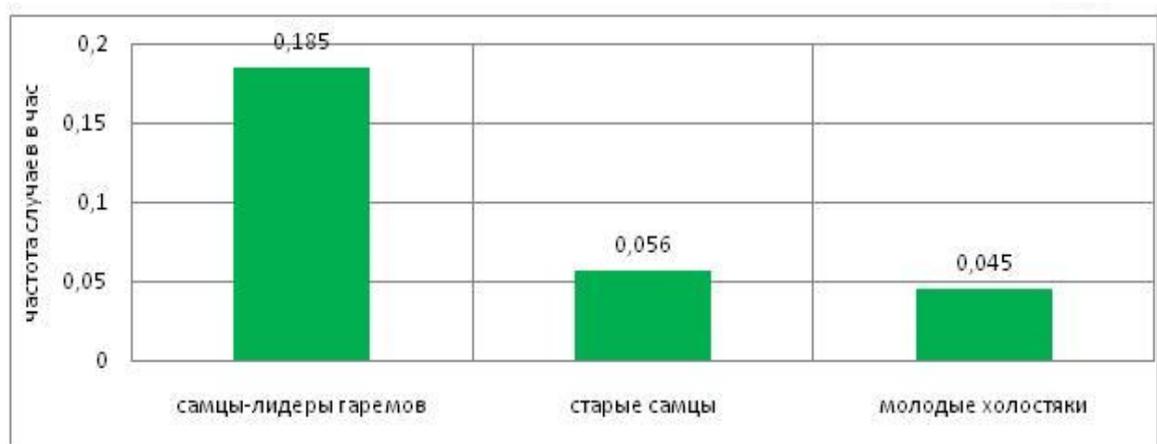


Рис. 18. Средняя частота агрессивных проявлений у самцов разных социальных категорий (случаев в час)

Самцы-лидеры гаремов были агрессорами в 60% отмеченных в группе случаев агрессивных взаимодействий. Число случаев агрессивного поведения у самцов-лидеров гаремов достоверно больше такового у других половозрелых самцов (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=8$, $W=36$, $P<0,05$). Объектом агрессии самцов-лидеров гаремов чаще всего являлись самки собственных гаремов (28,5% случаев), другие самцы-лидеры гаремов (27,8% случаев), остальные самцы и самки чужих гаремов (10,0% случаев). Самки собственных гаремов в достоверно большем числе случаев были жертвами агрессии самцов-лидеров гаремов, чем самки чужих гаремов (критерий Вилкоксона, $N=7$, $T^+=28$, $P<0,05$). Установлено также, что форма направленных на самок проявлений агрессии у самцов-лидеров гаремов отличается в зависимости от того, своя ли это самка или чужая. Среди агрессивных проявлений самцов-лидеров, направленных на самок своего гарема, доля контактной агрессии опасного характера (58,5%) достоверно больше, чем среди агрессивных проявлений, направленных на самок чужого гарема (12,8%) (критерий $\chi^2=48,5$, $d.f.=1$, $P<0,001$).

Возможность мирного сосуществования особей большой полигаремной группы павианов гамадрилов в значительной степени зависит от характера взаимоотношений половозрелых самцов группы. Анализ конфликтов между

самцами, сопровождающихся демонстрацией агрессии показал, что такие конфликты характерны для основного большинства самцов. Из 105 имеющихся в группе пар половозрелых самцов только 15 пар (14%) никогда не имели между собой агрессивных взаимодействий. У 79% пар самцов (82 пары) за трехлетний период наблюдения отмечалось от одного до десяти случаев взаимных агрессивных взаимодействий. Имелось только 8 пар самцов, отношения между которыми отличались высокой частотой агрессивных взаимодействий. У каждой из этих 8 пар число отмеченных агрессивных взаимодействий варьировало в пределах от 11 до 31-го случая.

Сопоставление состава этих пар с характером пространственных отношений самцов группы (рис. 10. Схема пространств. отн.) показывает, что наиболее напряженные агонистические отношения обнаруживаются у пространственно близких, а не пространственно удаленных друг от друга самцов.

На рисунке 19 показана средняя частота агрессивных взаимодействий у конфликтных пар самцов, в зависимости от характера пространственных отношений каждой пары.

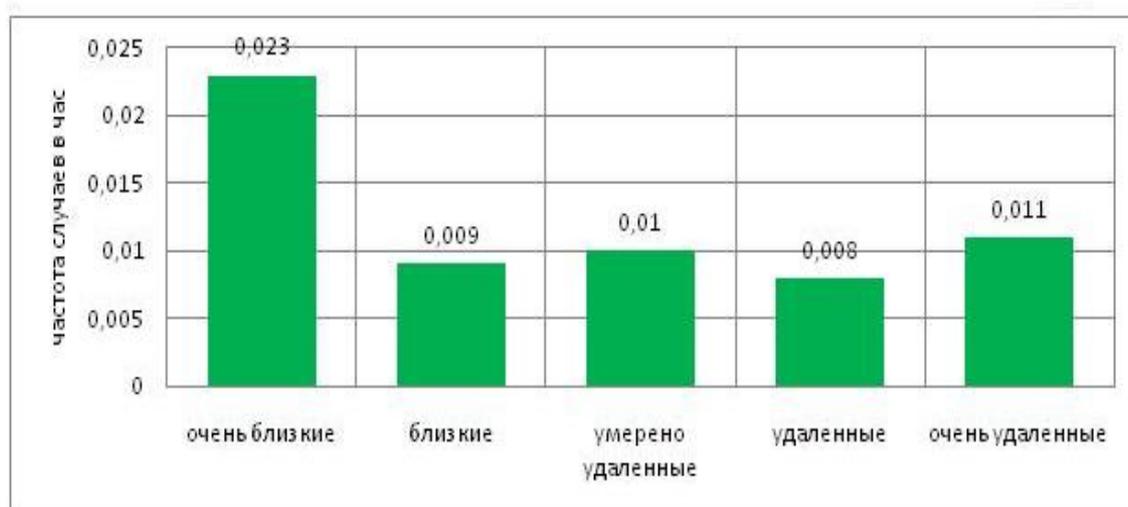


Рис. 19. Частота агрессивных взаимодействий пар самцов с разным качеством пространственных отношений

Как видно из рисунка 19, средняя частота агрессивных взаимодействий у большинства пар самцов с разным качеством пространственных отношений

сопоставима. Исключение составляют пространственно очень близкие пары самцов, у которых обнаружена в среднем очень высокая частота агрессивных взаимодействий друг с другом.

Относительно большое количество имеющих в группе половозрелых самцов позволяет оценить уровень индивидуального разнообразия в их агрессивном поведении, а также значение индивидуальных особенностей агрессивности самцов. В таблице 15 показано число случаев агрессивных взаимодействий между самцами, рассмотренных в отдельности для каждого самца.

Таблица 15

Участие самцов в конфликтах с другими самцами

	♂30705-37	♂30723-110	♂30720-112	♂30730-255	♂30715-113	♂32182	♂31946	♂31989	♂32105	♂32216	♂32543	♂32512	♂34604	♂35295	♂35328
♂30705-37	*	7	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	2	2	2
♂30723-110	9	*	-	-	2	4	-	1	2	-	-	2	2	4	3
♂30720-112	-	-	*	-	4	-	3	2	3	1	7	5	1	3	1
♂30730-255	-	-	-	*	1	-	5	3	1	1	2	1	-	1	5
♂30715-113	1	7	5	4	*	-	4	5	5	6	4	-	2	1	2
♂32182	2	4	-	2	1	*	-	-	1	2	-	-	-	-	-
♂31946	10	9	4	11	1	-	*	3	2	4	10	13	5	4	1
♂31989	3	6	2	5	2	-	6	*	3	3	15	1	2	1	5
♂32105	9	2	3	1	2	1	7	7	*	11	2	5	7	8	4
♂32216	2	3	3	3	2	2	3	4	16	*	10	1	3	4	7
♂32543	-	4	3	1	4	2	7	16	9	6	*	4	2	2	9
♂32512	1	4	-	-	-	-	3	4	-	-	2	*	6	-	-
♂34604	2	2	-	1	1	-	1	1	-	3	2	1	*	4	1
♂35295	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	*	4
♂35328	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	1	2	*

Наибольший уровень участия в конфликтах с другими самцами в целом, выступая, при этом, в основном в роли агрессора обнаружили все сам-

цы-лидеры гаремов. Можно предположить, что причиной значительной части конфликтов между самцами-лидерами гаремов является поведение их самок. Наблюдения показывают, что конфликты между самками разных гаремов неизбежно вызывают расширение конфликта с вовлечением в него самцов-лидеров этих гаремов. Исходя из этого, становится понятной максимальный уровень агрессии у самцов 946 и 105, имеющих так называемые, «рыхлые» гаремы. Большинство принадлежащих им самок значительную часть времени проводили вне тесной близости своего самца и довольно свободно перемещались в пределах 12-метровой зоны от него. При этом они чаще самок других гаремов вступали в конфликты с самками других гаремов, что вызывало эскалацию конфликта с вовлечением в него их лидеров, а зачастую и других самцов группы.

Следует отметить, что самцы, продемонстрировавшие во время наблюдений максимальный уровень агрессивности во взаимоотношениях с другими самцами – 946 и 543, были успешными в будущем с точки зрения выживания и сохранения своего гарема. Через 6 лет после начала наблюдений 18-летний к тому времени самец 32946, сохранял большой гарем, в котором состояло 6 самок. У самца 32543 имелась к этому времени только одна самка.

Наименее успешными были самцы, у которых обнаружился низкий уровень производимой агрессии в сочетании с большим количеством нападения на них, либо в целом низкий уровень участия в агрессивных взаимодействиях самцов. Возглавлявший эту категорию самец 182, погиб на следующий год после завершения наблюдений, и, таким образом, отмечавшийся у него низкий уровень участия в агрессивных взаимодействиях самцов являлся отражением его плохого физического состояния.

3.4.3. Агрессивное поведение самок

Формально самки в наблюдаемой группе были менее агрессивными, чем самцы. 24 половозрелые самки группы были ответственны за 21% всех

отмеченных за период наблюдения агрессивных проявлений (табл. 14). В среднем частота агрессивного поведения у каждой из самок группы составила 0,020 случаев за 1 час наблюдения. Самки выступали в роли агрессоров в достоверно меньшем числе случаев, чем самцы-лидеры гаремов (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=22$, $W=28$, $P<0,001$), в достоверно меньшем числе случаев, чем старые самцы (критерий Манн-Уитни, $m=4$, $n=22$, $W=14,5$, $P<0,05$), но не отличались в этом отношении от молодых самцов-холостяков.

Имелись отличия в частоте различной формы агрессии самок (рис. 20) и самцов (рис. 17).

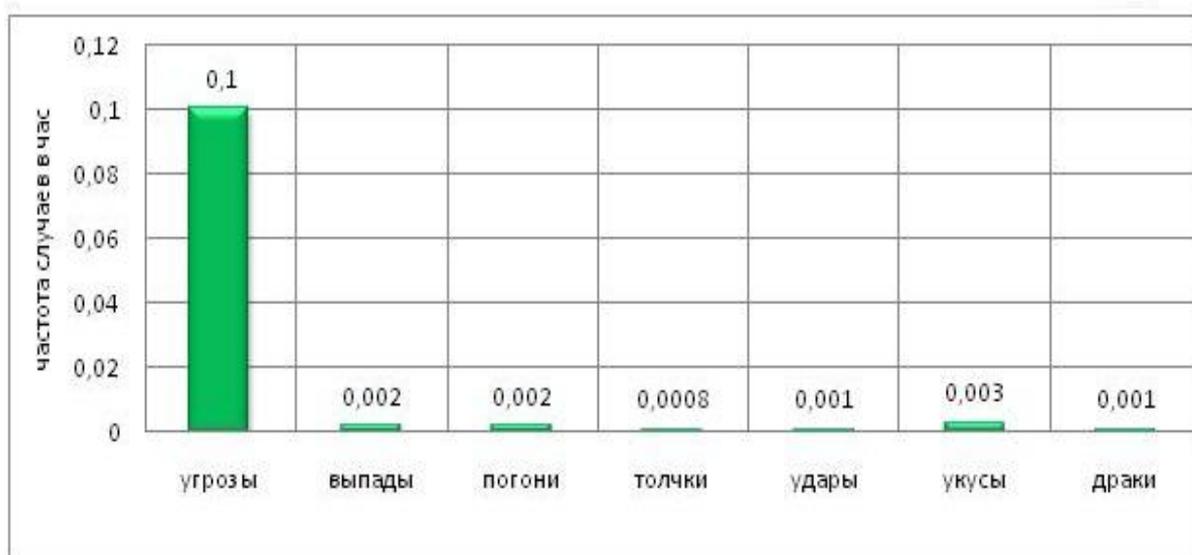


Рис. 20. Средняя частота демонстрации половозрелыми самками различных форм агрессивного поведения (случаев в час)

По сравнению с самцами в агрессивном поведении самок достоверно меньше отмечалось выпадов (критерий $\chi^2=8,83$, $d.f.=1$, $P<0,01$), погонь (критерий $\chi^2=43,3$, $d.f.=1$, $P<0,001$) и драк (критерий $\chi^2=4,91$, $d.f.=1$, $P<0,05$). Достоверно чаще в агрессивном поведении самок отмечались угрозы (критерий $\chi^2=23,7$, $d.f.=1$, $P<0,001$), толчки (критерий $\chi^2=9,33$, $d.f.=1$, $P<0,01$) и удары (критерий $\chi^2=42,2$, $d.f.=1$, $P<0,001$). Отсутствовали различия между самками и самцами с точки зрения доли укусов в общем числе случаев агрессивного поведения (критерий $\chi^2=3,14$, $d.f.=1$, $P>0,05$).

Структура агрессии половозрелых самок отличалась от таковой половозрелых самцов также с точки зрения ее направленности, то есть, числа агрессивных проявлений, адресованных самцам, самкам, подросткам и детенышам (критерий $\chi^2=183,6$, d.f.=8, $P<0.001$). В отличие от самцов (табл. 13), объектом агрессии самок являлись не самцы, а другие самки, подростки и детеныши. Объектом агрессии самок достоверно чаще становились самки, а не самцы (критерий Вилкоксона, $N=22$, $T^+=210$, $P<0,01$), самки, а не подростки и детеныши (критерий Вилкоксона, $N=22$, $T^+=212$, $P<0,01$). Следует отметить, что частота агрессии самок, адресованной самкам своего гарема (0,0078 случаев в час), выше, чем частота агрессии, адресованной самкам другого гарема (0,0068 случаев в час). Вместе с тем, не обнаружено достоверных различий в числе случаев агрессивного поведения самок, направленного на самок своего или чужого гарема (критерий Вилкоксона, $N=20$, $T^+=72$, $P>0,05$).

Анализ участия самок в связанных с демонстрацией агрессии, конфликтах с другими самками показал, что из 231 пар самок, имеющих в группе, конфликты друг с другом имели 85 пар, то есть 36,7%. При этом, из 33х имевшихся в группе пар самок принадлежащих к одному гарему, конфликты были у 26 пар (78,8%). Из 198 пар самок, не принадлежащих к одному гарему, связанные с демонстрацией агрессии конфликты были у 59 пар (29,7%). Установлено, что число пар самок, имевших конфликты, достоверно больше среди категории самок, входящих в одни гаремы, чем среди категории самок, принадлежащих к разным гаремам (критерий $\chi^2 =29,2$, d.f.=1, $P<0,001$). Установлено также, что не только принадлежность к одному или разным гаремам определяет вероятность конфликтов между самками, но и качество отношений между ними.

На рисунке 21 показано среднее число конфликтов у пар самок, принадлежащих к одному и тому же гарему, в зависимости от отмеченного числа случаев груминга между ними.

Как видно из рисунка 21, в конфликты могли вступать самки одного

гарема, независимо от того, вступали ли они в груминг друг с другом или нет. Тем не менее, очевидно, что самки одного гарема, обыскивавшие друг друга с высокой частотой, то есть, более тесно связанные друг с другом, обнаруживали более высокую частоту взаимной агрессии.



Рис. 21. Среднее число конфликтов у пар самок, принадлежащих к одному гарему, и связанных разным качеством отношений

Аналогичная закономерность обнаруживается в отношении пар самок, не принадлежащих к одному и тому же гарему (рис. 22)

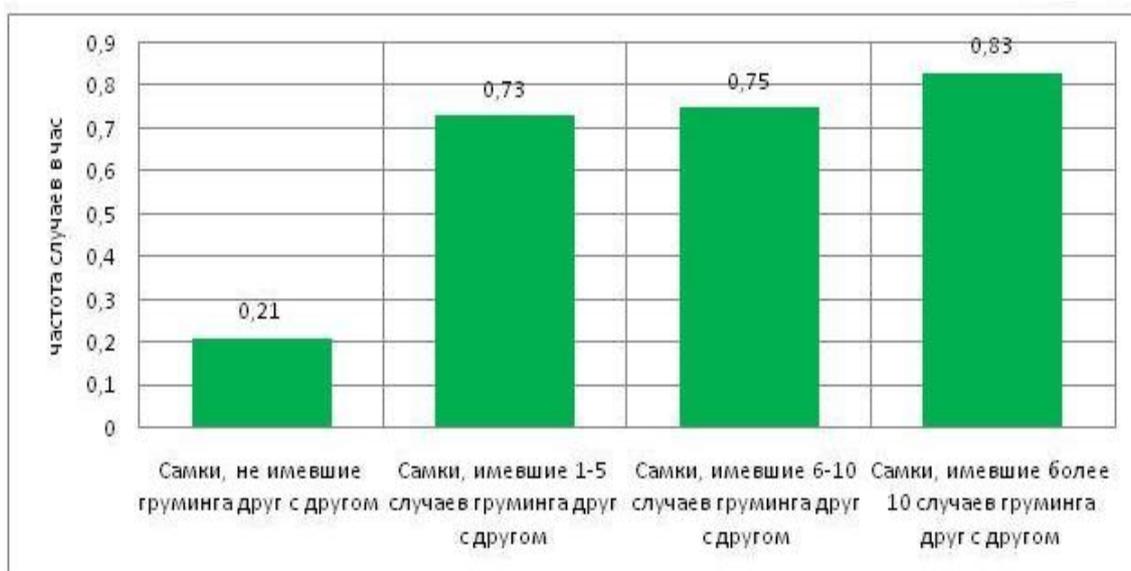


Рис. 22. Среднее число конфликтов у пар самок, связанных разным качеством отношений и принадлежащих к разным гаремам

Большинство самок таких пар либо никогда не обыскивали друг друга (70,7%) либо обыскивали друг друга редко (18,6%). Только у 11% пар самок, не принадлежавших к одному гарему, имелись отношения хорошего качества, что выражалось в средней и высокой частоте взаимного груминга самок этих пар. Именно у этой категории пар самок обнаружена самая высокая частота конфликтов. Самую низкую частоту конфликтов показали самки, никогда не обыскивавшие друг друга.

3.5. Последствия агрессии у павианов гамадрилов

Проводившиеся нами наблюдения включали в себя учет травм и заболеваемости животных. За наблюдаемый период в изучаемых группах никаких травм, вызвавших гибель жертвы либо потребовавших лечения пострадавшего животного, не было. Тем не менее, учитывая то, что травмы, в том числе и смертельные, в группах павианов гамадрилов имеют место, и, исходя из большого хозяйственного значения этого вопроса, такой анализ нами был произведен. Для исследования были использованы данные о случаях смертельных травм у павианов гамадрилов питомника за 10 лет (2001-2010 гг.).

Ретроспективный анализ данных о гибели обезьян питомника показал, что за период 2001-2010 гг. от последствий внутригрупповой агрессии, погибло в общей сложности 96 павианов гамадрилов. В среднем от травм, полученных в результате внутригрупповой агрессии, ежегодно погибало 1,7% павианов гамадрилов. При этом, установлено, что в абсолютном большинстве случаев (97%) ответственными за нанесение смертельных травм являлись самцы. Случаи смертельной агрессии самок были отмечены редко (3%) и только в тех группах, где не было половозрелых самцов. В семейных группах павианов гамадрилов, то есть в таких группах, где имелись взрослые животные обоего пола, самцы были ответственными за 100% случаев смертельных травм. Анализ половозрастного состава жертв смертельной агрессии павианов гамадрилов (табл. 16) показал, что чаще всего жертвами агрессии самцов являлись детеныши, не достигшие годовалого возраста. 48% жертв агрессии

самцов павианов гамадрилов составили детеныши самцы, 23% – детеныши самки. Непосредственными причинами гибели детенышей (табл. 17) в большинстве случаев являлись черепно-мозговые травмы (45% случаев), проникающие ранения (11% случаев), множественные раны (14% случаев) и разрывы печени (8% случаев).

Таблица 16

Половозрастная принадлежность жертв смертельной агрессии самцов и самок павианов гамадрилов

Агрессоры	Детеныши до 1 года		1<3 года		3 года и старше		Всего	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Самцы	45	21	-	3	5	17	50	43
Самки	1	1	-	-	-	1	1	2
Всего	46	22	-	3	5	18	51	45

Таблица 17

Число жертв смертельной агрессии самцов и самок павианов гамадрилов в зависимости от характера травм (жертвы до 3-х лет)

Агрессоры	Характер травмы								
	Отдельный ушиб	Множественные ушибы	Отдельная рана	Множественные раны	Множественные раны и ушибы	Проникающие ранения	Перелом костей черепа	Разрыв печени	Всего
Самцы	4	2	4	9	3	7	28	5	62
Самки	-	1	-	-	-	-	-	-	1
Всего	4	3	4	9	3	7	28	5	63

Во всех этих случаях смерть детенышей наступила либо вследствие удара самца клыком по голове детеныша, грудной или брюшной полости, либо в результате сильного броска и удара телом детеныша о субстрат, то есть имело место целенаправленное убийство самцом детеныша – инфантицид. Установлено, что чаще всего, случаи инфантицида отмечаются в ситуации интродукции нового самца в группу самок. При этом новый самец практически всегда устраняет детенышей предыдущего самца, а иногда затем убивает и собственных детенышей.

Жертвами агрессии самцов павианов гамадрилов редко становятся подростки (3 случая). Среди половозрелых животных – жертв агрессии самцов павианов гамадрилов преобладают самки (78% погибших от травм павианов гамадрилов от трех лет и старше). На теле самок, погибших в результате агрессии самцов, обнаруживаются отдельные или множественные ушибы и/или отдельные или множественные раны. Такие травмы могут рассматриваться как следствие демонстрации самцами направленного на самок гипертрофированного поведения «пастьбы».

3.6. Груминг у павианов гамадрилов

Груминг как форма аффилиативного поведения является ключевой особенностью поведения приматов и имеет большое функциональное значение. В общей сложности за время наблюдения было зарегистрировано 3786 случаев груминга с участием половозрелых особей наблюдаемой группы павианов гамадрилов.

3.6.1. Груминг в социальной жизни самцов павианов гамадрилов

В груминге с другими половозрелыми членами группы принимали участие все самцы группы, хотя частота случаев груминга у разных самцов сильно варьировала (рис. 23). В среднем частота случаев груминга для каждого из самцов группы составила 0,370 случаев в час. В абсолютном большинстве случаев (94,3%) партнерами по грумингу для половозрелых самцов

группы являлись половозрелые самки. В целом, груминг между самцами и самками отмечался в 2761 случаях с частотой в среднем 0,329 случаев в час.

Как видно из рисунка 23, в груминге с партнершами – самками принимали участие все половозрелые самцы группы, независимо от возраста и на-

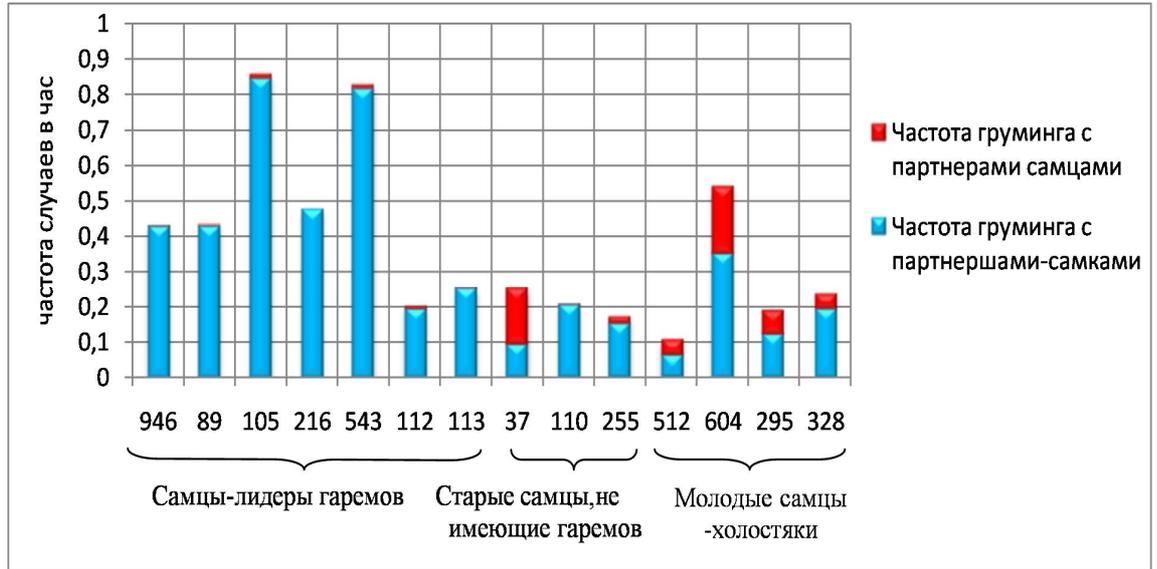


Рис. 23. Частота груминга у самцов группы (случаев в час)

личия либо отсутствия собственного гарема. Тем не менее, очевидно, что наибольшую частоту случаев груминга с самками, демонстрировали самцы-лидеры гаремов, постоянными партнершами по грумингу которых были почти исключительно самки собственных гаремов. Груминг между самцами, имевшими собственный гарем, и самками, принадлежавшими к гарему другого самца, был редок, хотя подобные случаи отмечались у 5 из 7 имевшихся в группе самцов-лидеров гаремов. В общей сложности было отмечено 8 случаев груминга у гетеросексуальных пар, включавших взрослого самца, имеющего собственный гарем, и неродственную ему самку, принадлежащую к гарему другого самца. Кроме того, сравнительно высокая частота груминга была отмечена у одной пары, включающей самца-лидера собственного гарема и его 5-летнюю дочь, принадлежащую к гарему другого самца. У этой пары было отмечено в общей сложности 13 случаев груминга. При этом следу-

ет отметить, что родственные связи между самцом и самкой не обязательно были сопряжены с вероятностью груминга между ними (табл. 18).

Из 4-х имеющихся в группе пар половозрелый самец – его половозрелая дочь, груминг был отмечен только у одной пары. Однако из 5 имеющихся в группе пар обезьян, включающих мать, принадлежащую к гарему другого самца и ее половозрелого сына, отношения по грумингу поддерживали все 5 пар.

Таблица 18

Груминг у гетеросексуальных пар

Тип пары	Количество пар в группе	Груминг отмечен у пар	Всего случаев груминга
Неродственные самец и самка его гарема	24	24	2082 (75,4%)
Неродственные самец и самка чужого гарема	299	76	652 (23,6%)
Мать и сын	5	5	6 (0,2%)
Сибсы	1	1	2 (0,07%)
Полусибсы	2	1	4 (0,14%)
Всего пар включающих родственных самца и самку	13	8	27 (0,97%)
Всего в группе	336	108	2761

Груминг в составе гетеросексуальных пар отмечался не только у самцов, имеющих гарем, но и у всех самцов, не имевших собственного гарема – молодых холостяков и старых самцов, утративших гарем (рис. 23). Партнерами по грумингу у таких самцов были самки, принадлежавшие к гаремам других самцов. Хотя число таких партнерш варьировало у разных самцов, не имевших собственного гарема, от 6 до 16, средняя частота груминга с самка-

ми – 0,168 случаев в час, была меньше, чем у самцов, имевших собственный гарем – 0,492 случая в час. Имеются достоверные различия в числе случаев груминга в составе гетеросексуальных пар у самцов, имевших собственный гарем, либо не имевших его (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=7$, $W=31$, $P<0,01$). Еще более выраженные различия в числе случаев груминга с партнершами – самками обнаруживаются при разделении всех самцов на две категории – социально наиболее активных и относительно менее активных, используя в качестве критерия социальной активности самцов их участие в груминге с членами группы – и самцами, и самками (рис. 23). Как видно из рисунка 23 к категории социально наиболее активных самцов следует отнести 6 самцов: 5 самцов обладающих собственными гаремами (№ 946, 89, 105, 216, 543) и молодого самца-холостяка – № 604, демонстрировавшего высокую активность по формированию своего гарема. Имеются достоверные различия в числе случаев груминга с самками у этих 6 самцов, по сравнению с остальными самцами (критерий Манн-Уитни, $m=5$, $n=9$, $W=60$, $P<0,01$). К социально активным самцам нельзя отнести двух старых самцов-лидеров гарема (№ 112, 113), у которых число случаев груминга с партнершами – самками фактически не отличается от такового старых самцов, уже не имеющих собственного гарема.

Самцы играют активную роль в иницировании груминга с самками. Для всех самцов в целом, независимо от того имели ли они собственный гарем, или нет, установлено, что инициатором груминга с самками в большинстве взаимодействий являлся самец: в 98% тех случаев, когда самец обыскивал самку; в 52% тех случаев, когда самка обыскивала самца. Фактически, в большинстве случаев имеет место принуждение самцом самок к грумингу. При этом самец приближается к самке, делает несколько обыскивающих движений, а затем принимает позу подставления под груминг, что вынуждает самку начать его обыскивание. Выявлена достоверная корреляция между производимым самцами и получаемым ими в составе гетеросексуальных пар

грумингом ($r_s=0,88$, $n=14$, $P<0,001$), свидетельствующая об активной регуляции самцами своих взаимодействий с самками. Обращает на себя также обнаруженная высокая корреляция между числом случаев участия самцов в груминге с самками и их участием в конфликтах с другими самцами ($r_s=0,74$, $n=14$, $P<0,001$). Это означает, что максимальная активность самцов по грумингу тесно связана с их агрессивностью, самый высокий уровень которой отмечается у полновозрастных самцов. В частности, лидерами по числу случаев груминга с самками в группе были два самых агрессивных самца – 543 и 105.

Все эти наблюдения показывают, что социальная активность самцов, важнейшим проявлением которого является груминг с другими членами группы, прежде всего с самками, в значительной степени является функцией возраста. У молодых самцов показатели участия в груминге сравнительно низкие, у полновозрастных самцов, 10-12 лет, находящихся на пике репродуктивной активности – максимальные. По мере старения, показатели участия самцов в груминге с другими членами группы снижаются. При этом наличие либо отсутствие собственного гарема у самцов не имеет определяющего значения.

Кроме груминга в составе гетеросексуальных пар у самцов группы было отмечено 165 случаев (4% всех случаев в группе) обыскивания одним половозрелым самцом другого половозрелого самца. Подобные взаимодействия были отмечены практически у всех самцов группы (рис. 23 и табл. 18), включая и самцов, имевших собственные гаремы.

Как видно из таблицы 19,59% случаев груминга у самцовых пар составил груминг с участием партнеров – родственных самцов. Отношения по грумингу поддерживали все имеющиеся в группе пары «отец и сын».

Грумминг у пар самцов

Состав пар	Количество пар в группе	Грумминг отмечен у пар	Всего случаев груминга
Самцы неродственные друг другу	85	16	68 (41,2%)
Отец и сын	4	4	96 (58%)
Полусибсы	2	1	1 (0,6%)

Наиболее склонными к груммингу с другими самцами были молодые 4-7 летние самцы, которые достоверно отличались по количеству случаев груминга с партнерами – самцами от самцов более старшего возраста (Манн – Уитни, $m=4$, $n=10$, $W=47$, $p<0,05$). В среднем у молодых самцов-холостяков было по 5-6 самцов – партнеров по груммингу. Установлено, также, что наличие либо отсутствие собственного гарема является фактором, определяющим склонность самцов к груммингу с партнерами – самцами, а не с самками. В частности, самцы, имевшие собственные гаремы, достоверно реже вступали в грумминг с другими самцами по сравнению с самцами, не имевшими гарема (Манн-Уитни, $m=7$, $n=7$, $W=33$, $p<0,05$). Кроме того, самцы, имевшие собственные гаремы, достоверно больше участвовали в грумминге с самками, чем с самцами (Вилкоксон, $T^+=28$, $n=7$, $p<0,05$), тогда как у самцов, не имевших гарема, различия в числе случаев груминга с самцами и самками недостоверны (Вилкоксон, $T^+=25$, $n=7$, $p>0,05$). Имеется достоверная корреляция числа случаев груминга, производимого и получаемого самцами в самцовых парах ($r_s=0,67$, $n=14$, $P<0,05$), свидетельствующая о том, что грумминг является отражением их социальной активности. Самцы, чаще обыскивающие других самцов, с высокой вероятностью чаще получают подобные услуги от других самцов.

Груминговая активность самцов павианов гамадрилов имеет прогностическое значение, позволяющее оценить состояние их здоровья, перспективы выживания и перспективы образования и сохранения гарема.

В течение последующих за завершением наблюдений 4-х лет из 8 социально не активных самцов, демонстрировавших низкую активность по грумингу (№ 112, 113, 37, 110, 255, 512, 295, 328), погибли 6 самцов. Пять из них, в том числе самцы 112, 113, имевшие собственные гаремы, были старыми и погибли в возрасте 22-23 лет от различных возрастных заболеваний. В то же время, из категории социально активных самцов демонстрировавших высокую частоту груминга (№ 946, 89, 105, 216, 543, 604), четверо самцов сохранили свои большие гаремы. Самец 604, также демонстрировавший высокую социальную активность, в 6-летнем возрасте, то есть, раньше своих сверстников приступил к формированию собственного гарема. В его первичную единицу входили 3 молодые самки. Однако он погиб в результате молниеносно текущего инфекционного заболевания.

3.6.2. Груминг в социальной жизни самок павианов гамадрилов

Самки группы принимали участие в 3626 случаях груминга со средней частотой 0,275 случаев в час (рис. 24). Как видно из рисунка, частота груминга у самок группы очень сильно варьирует, причем как в целом, так и по величине и относительной роли ее составляющих.

В среднем частота груминга с участием самок меньше, чем частота случаев груминга с участием самцов, хотя различия в числе случаев груминга у самцов и самок недостоверны (критерий Манн-Уитни, $m=14$, $n=21$, $W=232,5$, $P>0,05$).

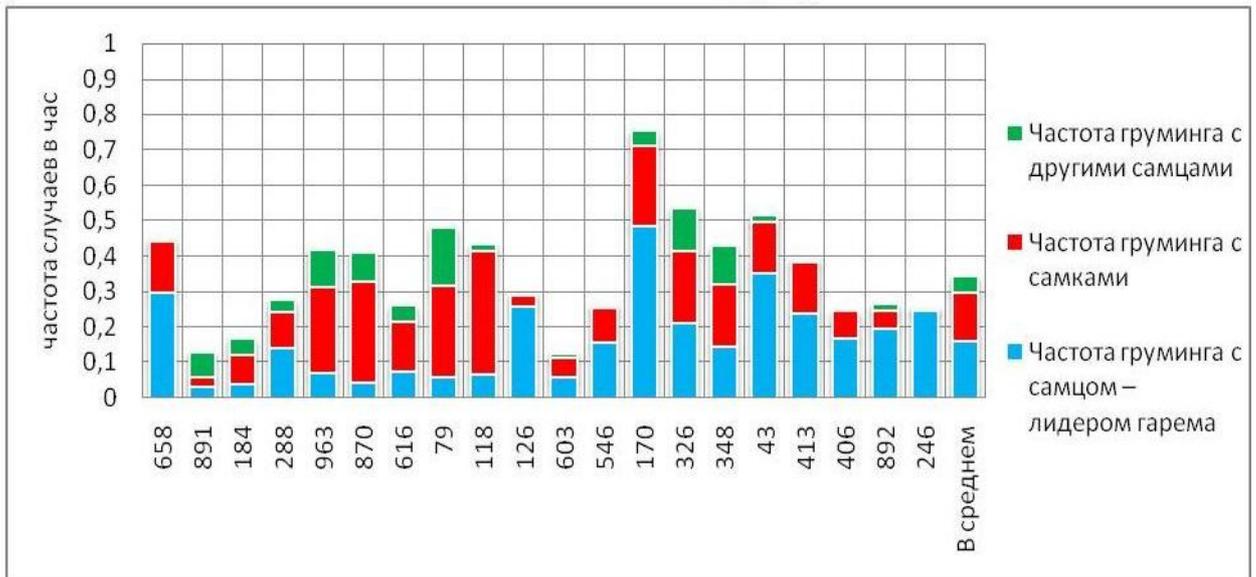


Рис. 24. Частота случаев груминга у самок группы (случаев в час)

На частоту случаев груминга с участием самок оказывает некоторое влияние их возраст (рис. 25).

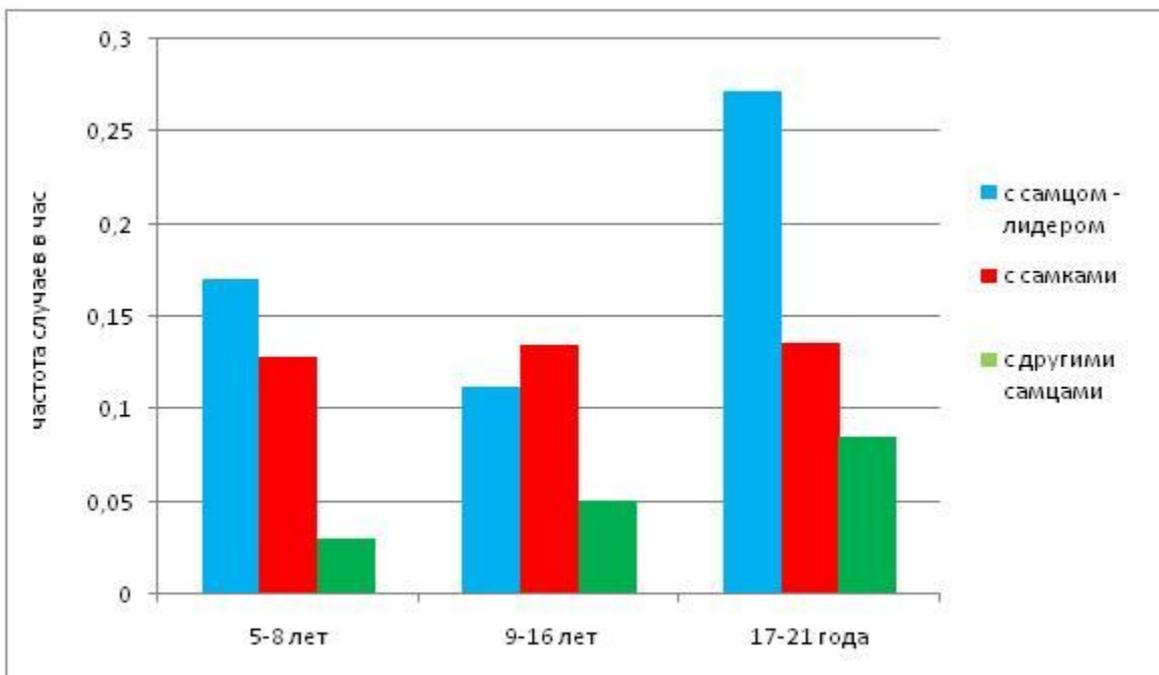


Рис. 25. Частота груминга у самок разного возраста (случаев в час)

Больше всего случаев груминга было отмечено у стареющих самок, от 17 лет и старше, у которых общая частота груминга в среднем составила 0,494 случая в час. У молодых 5-8-летних самок и самок среднего возраста

(9-16 лет) общая частота груминга в среднем меньше – соответственно, 0,328 и 0,299 случаев в час.

У всех самок группы, как это видно из рисунка 25, партнерами по грумингу были самцы-лидеры их гаремов, самки и другие самцы. Главными социальными партнерами для большинства самок группы были самцы-лидеры гаремов. Доля числа случаев груминга, при которых партнерами самок являлись собственные самцы-лидеры, составила 45,6%. Она соответствует ведущей роли самцов в социальной жизни большинства самок павианов гамадрилов. Тем не менее, частота, с которой самки участвовали в груминге с самцом-лидером своего гарема варьирует у разных самок и в разных гаремах, и, по-видимому, является проявлением стиля поведения самца, а также характера отношений между самцом и самкой, степени ее привлекательности для самца. В среднем частота груминга самок со своим самцом-лидером составила 0,159 случаев в час. Возраст самок не оказывает заметного влияния на частоту их груминга с самцом-лидером ($r_s=0,105$, $P>0,05$), хотя максимальную частоту груминга с партнером – самцом-лидером гарема показывали стареющие самки (рис. 25). Груминг с самцом-лидером гарема всегда был асимметричным по своей частоте; самки достоверно чаще обыскивали самцов, чем наоборот (Вилкоксон, $T^+=251$, $n=24$, $P<0,01$), что, по-видимому, является отражением подчиненного положения самок по отношению к своим самцам. Тем не менее, имеется достоверная корреляция между числом случаев груминга, производимого самками и получаемого ими, в парах с самцом-лидером своего гарема, свидетельствующая о том, что частота взаимного груминга у каждой пары является стабильной характеристикой их взаимоотношений. При этом частота производимого самками груминга, практически не зависит от их возраста ($r_s=-0,017$, $P>0,05$), также как и частота получаемого самками груминга ($r_s=0,065$, $P>0,05$). Учитывая полученные данные об отсутствии связи между частотой груминга самки с самцом-лидером гарема и ее иерархическим статусом в гареме и группе (см. гл. 2), можно сделать вы-

вод, что частота груминга между самцами-лидерами гаремов и их самками является величиной, зависящей, почти исключительно от характера отношений каждой пары. При этом ни возраст самок, ни их социальный статус не оказывают существенного влияния на их привлекательность для своих самцов в качестве партнерш для груминга.

Кроме самца-лидера гарема важнейшими социальными партнерами каждой самки являются другие самки. У всех самок отмечен груминг с другими самками группы. Доля числа случаев груминга с партнершей – самкой составила у самок группы 38,9%, а средняя частота груминга с партнершей – самкой равнялась 0,136 случаев в час наблюдения. Самки в сравнительно меньшем числе случаев участвовали в груминге с партнершей – самкой, чем со своим самцом-лидером гарема, хотя различия не достигают достоверного уровня (критерий Вилкоксона, $N=21$, $T^+=138,3$, $P>0,05$). Этот факт свидетельствует о сравнительно второстепенной роли, которую играют в социальной жизни самок павианов гамадрилов взаимоотношения с самками, по сравнению с ролью, которую играют взаимоотношения с самцами-лидерами гаремов. Тем не менее, очевидно, что общение с другими самками также является непременной составляющей социальной жизни самок павианов гамадрилов. При этом активность самок в их дружелюбных взаимодействиях с самками не зависит от качества взаимоотношений с самцом-лидером гарема. Практически отсутствует корреляция между числом случаев груминга самок с самцом гарема и числом случаев груминга самок с партнершами – самками ($r_s=-0,002$, $N=21$, $P>0,05$).

Следует отметить, что в отличие от взаимоотношений с самцами-лидерами гаремов, частота груминга у самок с участием партнерш – самок, отличается сравнительно меньшим разнообразием. У большинства самок, за исключением двух (№ 892, 246), принадлежавших к гаремам двух старых самцов, размах изменчивости частоты груминга с партнершами – самками сравнительно невелик. Это соответствует сравнительно одинаковой роли

общения с самками в социальной жизни большинства самок. Следует отметить также, что возраст самок не влияет на частоту груминга с участием партнерш – самок. Как видно из рисунка 3, у самок разных возрастных категорий частота груминга с партнершами – самками практически одинаковая. Корреляция возраста самок и частоты их груминга с партнершами – самками низкая и недостоверная $r_s=0,105$, $N=21$, $P>0,05$. Не обнаружено также зависимости между социальным статусом самок и частотой груминга с другими самками (см. гл. 2). Высокоранговые самки не имели преимуществ в частоте случаев груминга с самками, по сравнению с низкоранговыми самками, как с точки зрения производимого ими груминга, так и с точки зрения производимого груминга (см. гл. 2). Имеется достоверная корреляция между частотой, с которой каждая из самок обыскивала других самок и частотой, с которой другие самки обыскивали ее ($r_s=0,853$, $N=21$, $P<0,01$).

Отсутствие разнообразия в частоте груминга с партнершами – самками, также как и отсутствие связи между частотой груминга и такими факторами как возраст и социальный статус самок, могут быть объяснены с точки зрения его важности в социальной жизни самок. Самки разного возраста и разного социального статуса испытывают одинаковую потребность в общении с другими самками, что и обеспечивает соответствующую относительно равную частоту такого груминга у самок группы. Исключением являются те самки, которые не могут поддерживать такие отношения в силу действия независимых от них объективных факторов (например, в силу отсутствия других самок в своих гаремах и периферийности гаремов, как это имеет место у самок № 892, 246). Высокая корреляция у самок группы между производимым и получаемым в парах с другими самками грумингом, является подтверждением равномерного, не связанного с возрастом и рангом самок распределения груминга, частота которого у каждой самки является характеристикой уровня ее социальной активности. Каждая из самок группы в среднем имела 6 самок – партнерш для груминга. Число партнерш по грумингу варь-

ировало у разных самок от 1 (у самок № 892 и 246, практически не имевших груминга с самками) до 9-10 (у наиболее общительных самок № 79, 348, 616, 658). В большинстве случаев груминга между самками обыскиванием занимались самки одного гарема (84,4% случаев).

Груминг между неродственными самками разных гаремов имел место достоверно в меньшем числе случаев, чем груминг между самками одного гарема (критерий Вилкоксона, $T=21$, $T^+=207,5$, $P<0,01$). Тем не менее, все самки группы имели партнерш по грумингу, не принадлежащих к тому же гарему.

В таблице 20 показано соотношение случаев груминга у пар неродственных самок и родственных друг другу самок.

Таблица 20

Груминг у пар самок

Тип пары	Количество пар в группе	Груминг отмечен у пар	Всего случаев груминга
Не связанные между собой родством самки одного гарема	29	27	667 (77,5%)
Не связанные между собой родством самки разных гаремов	225	38	103 (12%)
Мать и дочь	10	6*	24 (3%)
Сибсы	1	1**	33 (3,84%)
Полусибсы по матери	4	1***	25 (2,9%)
Полусибсы по отцу	7	2****	8 (0,9%)
Всего по родственным парам	22	10	90 (10,4%)
Всего	276	76	860

* – все самки, принадлежащие к этому типу пар, были в разных гаремах; ** – эта пара была в одном гареме; *** – эта пара была в одном гареме; **** – одна из этих двух пар была в одном гареме.

Как видно из таблицы, число случаев груминга у родственных друг другу самок составило 10,3% всех случаев груминга, отмеченного у пар самок. При этом установлено, что связи по грумингу у родственных самок были сильно выражены только в тех случаях, когда родственницы принадлежали к одному гарему; если же родственные самки состояли в разных гаремах, связи между ними были очень слабые, либо отсутствовали (табл. 20). Случаи груминга между самками родственницами из разных гаремов составили только 3% случаев груминга у пар «самка – самка» и 0,66% общего количества случаев груминга в группе.

Практически у всех самок группы (кроме одной – № 406) в числе партнеров по грумингу кроме самца-лидера собственного гарема, самок собственного гарема и самок других гаремов были самцы, не имеющие собственных гаремов (рис. 24). Число «чужих» самцов – партнеров по грумингу у разных самок варьировало от 1-7, но в среднем у каждой самки было 3-4 таких партнера. Партнерами самок по грумингу могли быть как молодые самцы «холостяки», так и старые самцы, не имевшие собственных гаремов. С точки зрения симметричности груминг самок с другими самцами не отличался от груминга со своими самцами-лидерами. Также как и в случаях груминга с самцами-лидерами гаремов, самки достоверно в большем числе случаев обыскивали других самцов, чем другие самцы обыскивали их (критерий Вилкоксона, $T^+=161$, $N=19$, $P<0,01$). Кроме того, имеется достоверная корреляция между производимым самками и получаемым ими грумингом при взаимодействиях с другими самцами ($r_s=0,79$, $n=21$, $P<0,01$).

В среднем каждая из самок участвовала в груминге с другими самцами с частотой 0,048 случаев в час, хотя частота подобного груминга у самок сильно варьировала (рис. 24). В целом, для большинства самок группы груминг с посторонними самцами играл относительно второстепенную роль по сравнению с грумингом со своим самцом-лидером или с самками гарема и группы. В частности, установлено, что самки достоверно в большем числе

случаев участвовали в груминге со своими самцами-лидерами гаремов, чем с другими самцами (критерий Вилкоксона, $N=21$, $T^+=191$, $P<0,01$), а также достоверно в большем числе случаев участвовали в груминге с самками, чем с другими самцами (критерий Вилкоксона, $N=21$, $T^+=193$, $P<0,001$). Тем не менее, у 33,3% самок случаев груминга с другими самцами было больше, чем случаев груминга с самцом-лидером своего гарема, а 20% самок вступали в груминг с другими самцами чаще, чем с самками. Имеется достоверная отрицательная корреляция между числом случаев груминга между самкой и самцом-лидером ее гарема и числом случаев груминга между самкой и другими самцами ($r_s=-0,544$, $n=21$, $P<0,05$), свидетельствующая о существовании двух альтернативных тенденций в социальном поведении самок – центростремительной тенденции, выражающейся в стремлении к взаимодействиям со своим самцом-лидером, и – центробежной, под действием которой самки тяготеют к взаимодействиям с другими самцами. Наличие «центробежности» во взаимоотношениях самок со своим самцом – лидером положительно коррелирует с более сильными связями самок друг с другом, тогда как «центростремительная» тенденция в поведении самок нейтральна по отношению к связям самок друг с другом. Подтверждением этому является достоверная положительная корреляция между участием самок в груминге с другими самцами и в груминге с самками ($r_s=0,514$, $n=21$, $P<0,05$) и отсутствие корреляции между грумингом самок с самцом-лидером и грумингом самок с другими самками ($r_s = -0,002$, $n=21$, $P>0,05$).

Следует отметить, что, в определенной степени, «центробежность» в поведении самок, выражающейся в склонности вступать в груминг чаще с другими самцами, а не со своим самцом лидером, связана с возрастом самок (рис. 21). Реже всех в груминг с другими самцами вступали 5-8-летние самки, самки среднего возраста 9-16 лет делали это чаще, старые самки старше 16 лет вступали в груминг с другими самцами с максимальной частотой. Тем не менее, корреляция числа случаев груминга самок с другими самцами и их

возраста не достигает достоверного уровня ($r_s=0,322$, $n=21$, $P>0,05$).

Кроме возраста, соотношение числа случаев груминга с участием «своих и «чужих» самцов у разных самок зависело также от их пространственного положения (см. гл. 3.3) и количества самок в гаремах. Центробежные тенденции сильнее были выражены у самок, занимавших периферийное положение в своих гаремах (гл. 3.3), а также у самок, состоящих в больших гаремах. Для самок, принадлежавших к гаремам с 1-3 самками, соотношение между грумингом с участием «своего» и «другого» самца составляло 75% и 25%, с 4-6 самками – 44% и 56%. Количество случаев груминга с участием своего самца у самок небольших гаремов (1-3 самки) не отличалось от количества таких случаев у самок из больших гаремов (4-6 самок) (Манн-Уитни, $m=10$, $n=14$, $W=145$, $p<0,05$). В то же время количество случаев груминга с участием чужого самца у самок небольших гаремов было достоверно меньше, чем у самок больших гаремов (Манн-Уитни, $m=10$, $n=14$, $W=90$, $p<0,05$).

Наличие или отсутствие «центробежных» тенденций в поведении самок не зависело от их социального статуса среди самок группы (см. гл. 3.2). Ранг самок не оказывал видимого влияния на частоту груминга самок с другими самцами, а не со своим самцом-лидером. Это позволяет сделать вывод, что у павианов гамадрилов не иерархическое положение самок, а ее индивидуальная привлекательность является главным определяющим фактором во взаимоотношениях самцов и самок.

Интенсивность груминга у самок павианов гамадрилов, его частота, продолжительность, а также количество и состав партнеров по грумингу являются показателями уровня социальной активности самок и их привлекательности как социальных партнеров для других членов группы. Структура груминга у самок отражает качество отношений с другими особями группы, а, следовательно, является непосредственным проявлением качества социальной среды, окружающей самок. С этой точки зрения, частота и интенсивность груминга, в котором принимают участие самки, могут быть связаны с

показателями приспособленности самок, в частности, с их выживаемостью, способностью к размножению, способностью родить доношенного детеныша и обеспечить его выживание на ранних – уязвимых стадиях онтогенеза. Для проверки этого предположения нами была проанализирована связь между частотой груминга самок во взаимодействиях с самцами и самками и показателями их выживаемости, также как и связь между показателями участия самок в груминге и показателями рождаемости и выживаемости их детенышей. Полученные данные не позволяют однозначно утверждать, что активность самок по грумингу является прогностической характеристикой с точки зрения перспективы их выживания или гибели от заболевания, поскольку за время, прошедшее с начала наблюдений в группе, в группе погибло только две самки (№ 892 и 32184). Тем не менее, кажется неслучайным, что обе они имели низкий уровень активности по грумингу (рис. 24). Анализ связи между частотой, с которой самки принимали участие в груминге с другими членами группы и выживаемостью их детенышей, также не позволил сделать заключение о том, что более социально активные самки имеют преимущества в выращивании своего потомства. Корреляция между числом случаев груминга с самцом-лидером гарема и выживаемостью их детенышей низкая и недостоверная ($r_s = 0,191$, $n=21$, $P>0,05$). Аналогично низкая и недостоверная корреляция обнаружена между выживаемостью детенышей самок и числом случаев их груминга с партнершами – самками ($r_s=0,141$, $n=21$, $P>0,05$). Эти результаты позволяют утверждать, что у самок павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания качество социальных отношений самок с другими половозрелыми особями группы не оказывает влияния на выживаемость самок и их детенышей. Все самки, независимо от того, каким качеством отношений они связаны с самцом лидером и с другими самками, имеют доступ к достаточному количеству корма и возможность укрыться в теплом зимнем помещении в холодное время года. Кроме того, в условиях стабильных групп, детеныши всех самок, как приближенных, так и периферийных, находятся под защитой своего отца и не испытывают опасности инфантицида со

стороны самцов группы.

3.6.3. Груминг как критерий качества отношений у павианов гамадрилов

В таблице 21 показаны все имеющиеся в группе пары половозрелых особей, рассмотренные с точки зрения качества взаимоотношений. В качестве критерия качества отношений использовано частота отмеченных у каждой пары случаев груминга, вне зависимости от его направленности. Использование частоты груминга как критерия качества отношений у пар особей (табл. 21), показало, что у павианов гамадрилов максимальное качество отношений, соответствующее очень сильной связи, может иметь место только у пар «самец и самка его гарема». В большинстве случаев, такие отношения устанавливаются у самцов с пространственно близкими им самками. Качество отношений с самцом других самок – средне удаленных и периферийных может варьировать от очень сильной связи до слабой связи.

Обращает на себя внимание качество связей у родственных друг другу самцов. Как видно из таблицы, все имеющиеся в группе пары «отец и сын» поддерживали отношения по грумингу, которые соответствовали сильной, умеренной и очень слабой связи. Довольно высокое качество отношений отличает взаимоотношения неродственных друг другу самцов, не имеющих собственного гарема. В то же время, самцы, имевшие собственные гаремы в отношениях с другими самцами поддерживали отношения типа «очень слабая связь» и «связь отсутствует».

В отличие от самцов, взаимоотношения родственных друг другу самок не достигают уровня сильной связи либо умеренной связи, варьируя от слабой связи до ее отсутствия. Для самок, фактором определяющим возможность возникновения высокого качества отношений является принадлежность к одному гарему. Только у самок одного и того же гарема могли возникать отношения по своему качеству близкие к качеству отношений самцов-

лидеров гаремов и их самок. При этом среди самок, принадлежавших к одному и тому же гарему взаимоотношения между особями, могли варьировать от сильных связей до полного отсутствия связей друг с другом.

Таблица 21

Число пар с разным качеством отношений по грумингу

Состав пар	Тип связи *					
	Очень сильная	Сильная	Умеренная	Слабая	Очень слабая	Отсутствует
Самцы и их сыновья		1	1		2	
Братья-полусибсы					1	1
Неродственные самцы, не имеющие гаремы			1	2	3	11
Неродственные самцы, имеющие гаремы					1	20
Неродственные самцы, не имеющие гаремы, и самцы имеющие гарем					8	39
Самцы и их дочери, состоящие в гаремах других самцов				1	1	4
Самцы и их сестры-полусибсы из гарема другого самца					2	1
Самцы и их сестры-сисбсы из гарема другого самца					1	
Самцы и их матери из гарема другого самца					4	
Самцы и их пространственно близкие самки	6	1				
Самцы и их среднеудаленные и периферийные самки	3	2	11	1		
Самцы, не имеющие гарема и самки другого гарема			16	22	19	90
Самцы, имеющие гарем и самки другого гарема					9	133
Самки и их дочери из разных гаремов				1	4	4
Самки сестры- полусибсы из разных гаремов					1	8
Самки сестры-полусибсы из одного гарема			1	1		
Самки сестры-сисбсы из одного гарема			1			
Неродственные друг другу самки одного гарема		4	13	7	4	2
Неродственные друг другу самки разных гаремов			2	4	31	184

* Очень сильная связь – не менее 0,2 случая груминга за час наблюдения. Сильная связь 0,1-0,19 случаев груминга за час наблюдения. Умеренная связь – 0,03 – 0,099 случаев груминга за час наблюдения. Слабая связь – 0,01 – 0,029 случаев за час наблюдения. Очень слабая связь – единичные случаи за все время наблюдений. Связь отсутствует – случаев груминга не было.

ОБСУЖДЕНИЕ

Одной из наиболее сложных и актуальных проблем в антропологии является решение вопроса возникновения социальных организаций у ранних гоминин. В антропологии принято положение о том, что на пути развития гоминин отбор шел не по линии физического превосходства, а по линии умелости и способности к коллективной жизни. При этом преимущества получали те коллективы, сообщества которых были лучше организованы [Алексеева, 1977]. Мнения относительно социальной организации ранних гоминин расходятся. Некоторые исследователи склоняются в пользу существования у ранних гоминин гаремов [Алексеев, 1984; Hamilton, 1984], другие к образованию устойчивых брачных пар [Lovejoy, 1981]. Все чаще учеными рассматривается гипотеза сериальной моногамии [Fisher, 1989; Бутовская, 2004] или умеренной полигамии [Бутовская, 2004], а также альтернативная модель, согласно которой социальная эволюция ранних гоминин могла основываться на моногамии и вкладе «бабушек» [Swedell, Plummer, 2009, 2012].

В данной работе я предлагаю использовать «гамадрильную» модель социальной организации в качестве одной из возможных моделей реконструкции социальной организации и социального поведения ранних гоминин. Социальная организация павианов гамадрилов с характерной сложной, гибкой системой социальных взаимоотношений может быть использована в качестве одной из оптимальных моделей, позволяющих глубже понять особенности функционирования социальной организации гоминин, в частности, механизмы поддержания социальной интеграции и социального равновесия, обеспечивающие максимальную вероятность выживания особей в составе гомининных сообществ.

О перспективности использования сообщества павианов гамадрилов в качестве модели при реконструкции ранних стадий антропосоциогенеза свидетельствуют полученные материалы исследования.

Исследование социальной структуры живущих в неволе павианов гамадрилов показало, что в условиях ограниченного пространства вольеры у павианов гамадрилов сохраняется первичный и базисный уровень организации этих обезьян, а именно, деление на односамцовые единицы [Kummer, 1968]. Это означает, что в составе каждой многосамцовой группы можно выделить несколько структурных образований – односамцовых единиц, каждое из которых представляет собой объединение одного самца с одной или несколькими самками. Выявленные в составе наблюдаемой группы односамцовые единицы характеризуются сравнительной пространственной и социальной целостностью и соответствуют критериям односамцовых единиц свободноживущих павианов гамадрилов. Для половозрелых самок группы принадлежность к односамцовой единице кого-то из самцов и, определяющаяся этим регламентация сексуальных отношений, жестко детерминированы.

Наблюдения, проведенные в группах, содержащихся в неволе павианов гамадрилов, показали, что число самок в разных односамцовых единицах варьирует в пределах от 1 до 6, что соответствует размаху изменчивости величины гаремов у свободноживущих павианов [Kummer, 1968; Чалян, Мейшвили, 1989а]. Такое соответствие показывает, что изменчивость величины гаремов в пределах 1-6 самок является у павианов гамадрилов видоспецифическим признаком, неизбежно воспроизводимым в условиях конкурентного присутствия других самцов. Биологическая природа значения этого признака обусловлена возможностями каждого самца контролировать поведение своих самок и устанавливать с ними прочные долговременные отношения. Предельные размеры гаремов соответствуют тому количеству самок, поведение которых самец может легко контролировать, будучи на пике своего физического статуса и социального развития.

Наблюдения о количестве самок в гаремах самцов, проведенные в условиях естественного обитания [Kummer, 1968] и в неволе [Чалян, Мейшвили, 1989а], имеют большое значение и обязательно должны учитываться при

содержании и разведении павианов гамадрилов. Анализ социальных и пространственных отношений обезьян в односамцовых единицах показывает, что в наблюдаемой группе характер взаимоотношений самцов и их самок, в общем виде соответствует представлениям, сложившимся при изучении односамцовых единиц свободноживущих павианов гамадрилов, хотя и имеет некоторые особенности. Согласно имеющимся представлениям самцы-лидеры в односамцовых единицах связаны с самками своего гарема прочными связями, что соответствует схеме структуры социальных связей односамцовой единицы, описываемой как звезда с центром самцом [Swedell, 2002]. Прочность связей между самцами и самками одной единицы определяет их стабильность во времени. Эти связи поддерживаются самцами и самками в течение нескольких лет, не зависят от сексуальной рецептивности самок и, поэтому, не прекращаются в период беременности и выкармливания детенышей. Так, средняя продолжительность парных связей между самцами и самками павианов гамадрилов в местах естественного обитания, составила 3 года 4 месяца [Swedell et al., 2011], а в условиях Гумистинского заказника – 5 лет 3 месяца [Чалян, Мейшвили, 1989а].

Стабильность связей в сообществах павианов гамадрилов свидетельствует о том, что основой для формирования и существования пар самец – самка является не только сексуальная мотивация, но и потребность во взаимовыгодных дружественных связях – привязанностях. Выгода самцов от наличия собственных гаремов состоит как в удовлетворении своих сексуальных потребностей, так и в создании собственного минисоциума, обеспечивающего его потребности в тесном общении с другими особями. Самки от пребывания в гареме получают не только удовлетворение своих сексуальных и социальных потребностей, но и защиту от внешних и внутренних опасностей для себя и своего потомства. Важность типичного для павианов гамадрилов постоянства сексуальных и дружественных отношений между самцами и самками подтверждается наблюдениями, выполненными над другим видом павианов

– павианов анубисами (*Papio anubis*). Исследования показали, что, несмотря на отсутствие гаремов, самцы и самки анубисов склонны образовывать пары с постоянными дружескими отношениями друг с другом. Самцы от такой дружбы получают высокую вероятность сексуальных отношений и постоянную партнершу для груминга, самки же приобретают для себя защиту и агонистическую поддержку высокорангового самца [Smuts, 1985; Rowell, 1966]. В целом, направление в сторону стабилизации и упрочения социальных отношений внутри групп, обеспечивающих предсказуемость во взаимоотношениях их особей, возможность кооперации, а также возможность установления тесных взаимовыгодных партнерских отношений, безусловно, является одной из важнейших эволюционных стратегий приматов. Стабильные односамцовые единицы павианов гамадрилов, в этом отношении, представляют собой пример успешной эволюционной адаптации в этом направлении.

Несмотря на существование, внутри наблюдаемой группы структурного уровня односамцовых единиц, в целом, наблюдаемая группа характеризуется значительным единством, являющимся следствием длительного совместного обитания обезьян, родственных уз, привязанностей и дружественных отношений. Поддержание родственных связей имеет большое биологическое значение, как для самцов, так и для самок павианов гамадрилов и выражается, прежде всего, в форме образования кооперативных альянсов у самцов и некоторой склонности к матрилинейности у самок. Сохранение и поддержание родственных уз между особями группы служит основой стабильности других более крупных уровней организации павианов гамадрилов. В ходе исследования было отмечено полное отсутствие родственных связей между самками и самцом-лидером гарема. Это означает, что при многолетнем содержании в условиях ограниченного пространства и отсутствия обмена особями с другими группами у павианов гамадрилов сохраняются механизмы, препятствующие попаданию самок в гаремы самцов-родственников. Наши данные согласуются с данными В.Г. Чаляна, Н.В. Мейшвили [Чалян, Мей-

швили 1989а], а также Л.А Файнберга [Файнберг, 1989], отмечавшими ограниченность половых связей между близкородственными павианами гамадрилами. Тем не менее, взаимоотношения родственных самцов и самок у содержащихся в неволе павианов гамадрилов имеют некоторые особенности, не характерные для свободноживущих животных. Они выражаются, в частности, в возможности груминга между самцами-лидерами гаремов и родственными им самками, принадлежащими к гаремам других самцов. Случаи такого поведения были редки, но, тем не менее, имели место.

Иерархия доминирования является важной составляющей социального поведения приматов. Предполагается, что иерархия доминирования имеет особое значение при содержании обезьян в неволе, поскольку посредством стабильных иерархических отношений обеспечивается необходимая регламентация поведения и взаимоотношений особей в условиях замкнутого пространства и невозможности свободного перехода особей из одной группы в другую [Rowell, 1966]. У большинства изученных видов обезьян доминирование определяет доступ особей к ограниченным ресурсам и несет выгоды с точки зрения их выживания и размножения [Чалян, Мейшвили, 1987; Barton, 1990; Ellis, 1995; Narcourt, 1987]. Проведенное нами изучение иерархии доминирования показало, что у содержащихся в неволе павианов гамадрилов иерархические отношения соответствуют имеющимся представлениям о существовании выраженных гендерных различий в иерархическом статусе взрослых особей [Чалян, Аникаева, Мейшвили, 2011, Rowell, 1966]. В наблюдаемой группе, также как и в других содержащихся в питомнике группах павианов гамадрилов, половозрелые самцы однозначно доминировали над самками. Самки не входили в самцовую систему иерархии, их собственная иерархия была выражена слабее и полностью подавлялась самцами. Иерархический статус самцов павианов гамадрилов тесно связан с их возрастом и агрессивностью. Молодые самцы, достигшие пубертатного возраста, имеют социальный статус, сопоставимый со статусом высокоранговых самок. По-

мере взросления самцов их социальный статус растет. Самый высокий статус в группе имеют полновозрастные самцы, от 10 лет и старше, которые доминируют над всеми остальными особями группы и демонстрируют самый высокий уровень агрессивных проявлений. С приближением старости ранг самцов вторично снижается, хотя и остается довольно высоким по сравнению с самками и молодыми холостяками. Динамика иерархического статуса у самцов совпадает со способностью сформировать и сохранять собственный гарем. Достигшие половой зрелости молодые самцы, имеют социальный статус, сопоставимый со статусом самок, и не воспринимаются ими в качестве лидера. Стареющие самцы также утрачивают с возрастом свои лидерские позиции и не способны поддерживать тесные отношения со многими самками одновременно. Поэтому, число самок в их гаремах с возрастом неизбежно сокращается до минимального, а затем самцы и вовсе переходят в категорию одиноких, не имеющих собственного гарема, стариков.

Наблюдения показали, что в условиях неволи в присутствии в группе других половозрелых самцов формирование самцами-холостяками собственной односамцовой единицы начинается в 7-летнем возрасте. В свою очередь возраст самцов Гумистинского заказника, в котором самцы-холостяки образовывали свою единицу, т.е. устанавливали стабильную связь хотя бы с одной самкой, составил в среднем 7 лет 6 месяцев [Чалян, Мейшвили, 1989а]. Такое соответствие позволяет считать семилетний возраст самцов критическим возрастом для начала формирования собственного гарема и повышения конкуренции с другими самцами за утверждение собственного иерархического статуса. Возраст, в котором самцы находились на пике своей ранговой принадлежности, репродуктивной деятельности и имели максимальное количество самок в своем гареме, составил 12-13 лет. По литературным данным возраст самцов, у которых отмечался наиболее развитый гарем, варьировал в интервале 11-14 лет [Sigg et al., 1982]. В дальнейшем с возрастом у самцов – лидеров гарема происходило снижение высокого ранга, сопровождавшееся

уменьшением размеров гарема, а со временем и полным его лишением. Начало резкого сокращения размеров односамцовых единиц, приходилось на 16-летний возраст самцов. Наши результаты относительно связи между возрастом самцов и формированием гарема, а также возрастом и размером гарема совпадают с результатами наблюдений проведенные в местах естественного обитания [Чалян, Мейшвили, Дате, 1987] и в условиях Гумистинского заказника [Чалян, Мейшвили, 1989а]. Отмеченная нами взаимосвязь между рангом самцов и их возрастом отмечалась и в работах других исследователей [Romero, Castellanos, 2010; Ellis, 1995; Alberts, Watts, Altmann, 2003; Altmann, Alberts, 2003]. Такое полное соответствие результатов исследований позволяет нам сделать заключение, о том, что возрастная динамика развития гаремов у павианов гамадрилов является генетически запрограммированным механизмом, который практически не зависит от экологических условий.

Знание возрастных особенностей взаимоотношений самцов и самок является важным при разведении обезьян в неволе. Анализ случаев травм у содержащихся в неволе павианов гамадрилов показывает, что практически во всех случаях виновниками травмы являются половозрелые самцы, а жертвами – самки или детеныши. Причиной гибели самок при этом является неспособность самцов управлять поведением самок без использования методов жесткого насилия, когда самец, для того чтобы добиться ее постоянной близости, грубо тащит, волочит самку за собой, либо сильно кусает ее. Кроме того, самцы зачастую выступают в роли «киллеров», убивающих чужое или даже собственное потомство. Такое аномальное поведение при формировании собственных гаремов и убийстве детенышей характерно почти исключительно для молодых самцов, которые находятся в том возрасте, для которого характерно сочетание высокой агрессивности и сравнительно невысокого иерархического статуса. Именно такие самцы для управления поведением самок с высокой вероятностью способны прибегать к жесткой агрессии, направленной как на самок, так и на их детенышей. Эффективным способом

предупреждения вероятности проявления молодыми самцами жесткой агрессии является присутствие в группе категории полновозрастных самцов 11-16-летнего возраста. Такие самцы, занимающие верхние позиции в иерархии павианов гамадрилов, оказывают контролирующее влияние на поведение большинства членов группы. Их присутствие обеспечивает мирный процесс социализации молодых самцов и постепенный характер формирования ими собственных гаремов.

Контролирующее поведение полновозрастных самцов не является особенностью только павианов гамадрилов. Оно отмечается и у других видов обезьян, в частности, у макаков лапундеров [Smith, 1973], характеризующихся подобно павианам гамадрилам выраженным половым диморфизмом взрослых самцов и самок [German, 1994]. Активно вмешиваясь в конфликты других обезьян, обеспечивают тем самым мир и спокойствие в группе [Oswald, Erwin, 1976; Dazey et al., 1977].

Наблюдения показали, что в отличие от самцов, у самок павианов гамадрилов иерархические отношения были выражены слабее и не играли большой роли в их жизни. Разные самки имели разный социальный статус в своем гареме (внутригаремный ранг) и во всей группе (внутристадный ранг), который был связан с индивидуальными различиями в уровне агрессивности. Высокоранговые самки были достоверно более агрессивными, чем низкоранговые самки, однако достигнутый благодаря своей агрессивности высокий ранг самок, практически не предоставлял им никаких преимуществ. В частности, они не были более предпочитаемыми партнершами при груминге с другими самками гарема или группы, по сравнению с низкоранговыми самками. В этом отношении, самки павианов гамадрилов отличаются от самок многих других видов обезьян, у которых высококоранговые самки обыскиваются другими самками чаще и дольше, чем низкоранговые [Schino, 2001]. Кроме отсутствия преимуществ в груминге с другими самками, высококоранговые самки в наблюдаемой группе не получали преимуществ в груминге с

самцом-лидером гарема, то есть, не были более привлекательными партнерами для груминга не только для самок, но и для самцов. Более того, у низкоранговых самок частота груминга со своим самцом-лидером была даже выше, чем у высокоранговых самок. Различия в иерархическом статусе самок не влияли также на их пространственное положение в своем гареме. Высокоранговые самки могли занимать в гареме с равной вероятностью как приближенную к самцу позицию, так и находиться на периферии. Кроме того, высокий социальный статус не был связан с преимущественной выживаемостью и показателями размножения самок. Обнаруженный факт отсутствия у самок связанных с рангом самок преимуществ является следствием гаремного устройства социальной организации павианов гамадрилов и подчиненного положения всех самок любого ранга относительно своего самца-лидера. В этих условиях приоритетной для низкоранговых самок является близость не к высокоранговым самкам, а близость к самцу и его поддержка. В свою очередь, самец не нуждается в агонистической поддержке высокоранговых самок, поэтому важным для него является не ранговое положение самки, а ее способность к размножению и качество отношений с ней.

Пространственная структура является важной характеристикой сообществ обезьян [Sugiura, Shimooka, Tsuji, 2011]. Существование определенной дистанции между членами группы является условием их нормального взаимодействия и совместного сосуществования. Наблюдения показали, что с пространственной точки зрения все односамцовые единицы группы построены единообразно и представляют собой сгущение самок вокруг своего пространственного центра – самца-лидера. Сердцевинная часть подвижной территории каждой односамцовой единицы представляла собой зону с радиусом 2 м, в пределах которой самки находились в течение основной части своего времени. Попытка самок нарушить пределы этой зоны могла вызвать явное агрессивное противодействие со стороны самца-лидера единицы – поведение пастьбы. Среднее расстояние между пространственными центрами двух раз-

ных односамцовых единиц в условиях вольеры составило 12,24 м. Несмотря на единообразие пространственного устройства всех односамцовых единиц, они, тем не менее, могут быть разделены на две категории: компактные и рыхлые. В компактных единицах самки большую часть времени находились на очень близком расстоянии от своего самца и крайне редко удалялись за пределы сердцевинной зоны. В рыхлых односамцовых единицах самки вели себя значительно свободнее и значительную часть времени проводили вне пределов сердцевинной зоны своей единицы. Важным являлся тот факт, что пространственное положение самок в гаремах было строго индивидуальным для каждой пары самец – самка, и зависело, прежде всего, от качества отношений между ними. Ни возраст самок, ни их ранг не оказывали прямого влияния на пространственное положение самок в своих гаремах. Главные различия между приближенными, средне удаленными и периферийными самками заключались в частоте случаев их аффилиативных взаимодействий с самцом. Так у периферийных самок была отмечена самая низкая частота груминга с самцом-лидером гарема по сравнению с средне удаленными и приближенными самками гарема. При этом приближенное положение самок, предполагавшее постоянное пребывание самки в тесной близости со своим самцом-лидером, не предполагало обязательного высокого уровня поведения «пастьбы», направленного на таких самок. Частота агрессивных проявлений самцов-лидеров, направленных на самок с разным пространственным положением, не имела достоверных отличий. Исходя из этого, очевидно, что разное пространственное положение самок является не только следствием качества отношения самца к разным своим самкам, но и следствием разного поведения самок и характера их отношения к самцу, наличием либо отсутствием центробежных тенденций в их поведении.

Возможность сосуществования в течение многих лет на ограниченной площади вольеры больших групп павианов гамадрилов со многими самцами, каждый из которых должен поддерживать целостность своего гарема, явля-

ется одним из главных условий при разведении в неволе. Многолетний анализ данных показывает, что случаи травмирования самцами павианов гамадрилов друг друга при содержании в неволе очень редки. Это означает, что в условиях неволи у павианов гамадрилов действуют механизмы, обеспечивающие мирное сосуществование крупных и потенциально опасных друг для друга самцов и предупреждающие возможность кровопролитных стычек. Важнейшим из таких механизмов является поддержание самцами павианов гамадрилов значительного минимального расстояния друг между другом. Сравнение расстояний между самцами разных возрастных и социальных категорий показывает, что у всех категорий самцов зона с радиусом в 4 м является нежелательной для посещения другим самцом любого возраста и социальной категории. Посещение другими самцами этой зоны очень редки (в среднем в 6,4% случаев у 59 пар самцов за все время наблюдения). Поддержание определенной минимальной дистанции между собой и другими самцами характерно для половозрелых самцов всех возрастных и социальных категорий. Тем не менее, среднее расстояние между самцами разных пар сильно варьирует и зависит от качества их отношений, возраста членов пары, их социального статуса, принадлежности к разным социальным категориям и родства. Наименьшее расстояние друг с другом (9,27 м) поддерживали молодые холостяки; наибольшее среднее расстояние друг между другом сохраняли старые одинокие самцы (13,15 м). Следует отметить, что имеется обратная связь между выраженностью пространственной изоляции самцов друг от друга и уровнем их агрессивных взаимодействий. По нашим данным частота агрессивных взаимодействий в среднем была высокая у пространственно очень близких пар самцов. Если рассматривать расстояние между самцами как критерий качества отношений между ними, то это означает, что относительно большее количество агрессивных взаимодействий между собой имели пары самцов, связанных хорошим и очень хорошим качеством отношений. Пространственно сильно удаленные самцы не вступали друг с другом ни в какие взаимодействия, ни в дружелюбные, ни в агонистические. Наблюдения

также показали, что сокращение дистанций между отдельными самцами является важным показателем их принадлежности к тому или иному клану. Павианы гамадрилы относятся к патрилокальным животным. Присутствие родственных самцов на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга является с одной стороны следствием их сравнительной большей взаимной терпимости. С другой стороны, присутствие родственников – членов одного клана обеспечивает самцам возможность взаимной агонистической поддержки.

Несмотря на существование такого механизма предупреждения агрессии между самцами как поддержание каждым самцом пространственной изоляции с другими самцами, агрессивные взаимодействия между самцами обычны для любой содержащейся в неволе группы со сложной социальной структурой. Большинство таких взаимодействий имеет форму угроз и погонь и не представляет серьезной опасности для участников взаимодействия. Наблюдения показали, что межсамцовая агрессия в целом составляет более половины (54%) всех агрессивных взаимодействий в группе и по-видимому, играет особую роль в жизни павианов гамадрилов. Она является формой выражения их иерархических претензий и демонстрации способностей сохранить свой гарем и обеспечить защиту своих детенышей. Агрессия самцов, направленная на других самцов, имеет возрастную динамику. У наблюдавшихся нами павианов гамадрилов наибольшую частоту и наибольшую жесткость направленных на других самцов агрессивных проявлений демонстрировали полновозрастные самцы, находящиеся на пике своего физического развития, рангового положения и репродуктивного статуса. Высокий уровень агрессивности самцов-лидеров гаремов является необходимым атрибутом положения хозяина гарема, контролирующего с помощью агрессивного поведения самцов-конкурентов из ближнего окружения. Сопоставимая с показателями самцов-лидеров гаремов жесткость направленных на других самцов агрессивных проявлений обнаруживается у молодых самцов, находящихся на

стадии бурного физического и социального созревания. У старых самцов физическое угасание сопровождается снижением частоты межсамцовой агрессии и наибольшей мягкостью агрессивных проявлений. Тем не менее, старые самцы продолжают играть особую роль в социальной жизни своей группы. Утратив с возрастом собственные гаремы, и, не имея возможности претендовать на самок из чужих гаремов, старые самцы, вместе с тем, сохраняют за собой высокий социальный статус среди особей группы. Жертвами агрессии старых самцов могут быть особи всех имеющихся в группе категорий, включая самцов-лидеров гаремов, других старых самцов, молодых самцов и самок чужих гаремов.

Направленная на самок своего гарема агрессия самцов инструментальна по своему характеру. Она связана с управлением поведением самок и поддержанием пространственного единства гарема. Следует отметить, что агрессивное управление самцами поведения самок, обозначаемое термином «поведение пастьбы» (*herding behavior*), отмечается у многих видов обезьян [Harcourt, 1987; Sicotte, 1993; Sinha et al., 2005; Smuts, Smuts, 1993]. Наиболее сильно поведение пастьбы выражено у павианов гамадрилов, у которых оно рассматривается в качестве важнейшей составляющей поведения самцов-лидеров гаремов и условия целостности гаремов [Swedell, Schreier, 2009]. При этом наиболее часто демонстрируемыми формами агрессивного поведения самцов по отношению к самкам являются угрозы, а также формализованные укусы в шею. Агрессия самцов по отношению к самкам чужих гаремов может иметь различную природу. Она может быть проявлением поведения пастьбы у самцов, не имеющих собственных гаремов, и претендующих на обладание самкой. Кроме того, она может быть следствием конфликтов между самками разных гаремов и демонстрацией самцом агрессивной поддержки своих самок.

Анализ агрессивного поведения самок павианов гамадрилов показывает, что аналогично самцам в их поведении преобладают формы агрессии неопасного характера, прежде всего, угрозы, которые составили половину всех

наблюдаемых случаев агрессивного поведения самок. Объектами агрессии самок являются в основном другие самки, то есть, особи той же самой когорты, имеющие сопоставимый иерархический статус, и подростки. При этом, жертвами агрессии самок могут оказаться как члены собственной односамцовой единицы, так и самки из других односамцовых единиц. По нашему мнению, этот факт может быть свидетельством того, что когорта самок в стаде павианов гамадрилов в определенной мере обладает некоторыми свойствами, типичными для обезьян с выраженной матрилинейной структурой [Чалян, Мейшвили, Бутовская, 1997], в частности, обладает определенными целостностью и единством.

Единство группы павианов гамадрилов зависит от качества отношений особей друг с другом. Качество отношений особей может проявляться в их пространственной близости, в агонистической поддержке, а также в частоте проявлений направленного друг на друга аффилиативного поведения. Наиболее наглядным проявлением качества отношения особей является такая форма аффилиативного поведения как груминг. Также как и у других видов обезьян [Sade, 1965], груминг у павианов гамадрилов кроме сугубо гигиенической функции выполняет и функции, обусловленные потребностями приматов в общении и контакте с другими особями.

Обзор существующих в сообществе павианов гамадрилов связей по грумингу показывает, что наиболее сильными являются связи самцов с некоторыми из самок своего гарема. Хотя связи по грумингу самцов лидеров гаремов со своими самками могут варьировать по своей силе от слабой связи до очень сильной связи, однако сами они обязательны для поведения самцов и их самок. Груминг играет особую роль в поддержании связей между самцом-лидером гарема и его самками и может рассматриваться в качестве дружелюбной составляющей поведения «пастьбы» самцом своих самок. Кроме отражения уже существующих связей между самцами и самками их гаремов груминг между самцами и самками, по-видимому, может являться проявле-

нием тенденций будущего развития социальной структуры группы, а также отражением уже прекративших свое существование связей. У молодых самцов, не имеющих собственного гарема, отношения груминга с самками чужих гаремов являются проявлением будущей связи. Высокая частота таких случаев у пары молодой холостяк – самка чужого гарема с высокой вероятностью свидетельствует о будущей возможности перехода самки в формирующийся гарем молодого самца. Во втором случае, речь идет о многочисленных эпизодах груминга между самками и старыми самцами, не имеющими собственных гаремов, высокая частота которых позволяет предположить, что эти самки прежде входили в гаремы старых самцов. Перейдя затем в гаремы более молодых самцов, самки сохранили дружественные связи – привязанности со своими бывшими самцами-лидерами. Такую же природу по видимому, имеют редкие случаи груминга между самцом-лидером гарема и самкой, принадлежащей к гарему другого самца. Груминг между самкой и самцом-лидером гарема, в который она не входит, а также груминг между самкой и старым самцом, утратившим свой гарем, нетипичен для павианов гамадрилов в условиях свободного обитания. Он является следствием длительного сосуществования самцов и самок, которое, возможно, способствует не усилению конкуренции, как это можно было бы ожидать, а напротив, усилению взаимной терпимости и «размыванию» некоторых наиболее жестких видоспецифических норм поведения.

Примером такого «размывания» является также груминг у самцов павианов гамадрилов. В естественных условиях груминг взрослым самцом партнера самца у павианов гамадрилов отмечается редко [Бутовская, Дерягина, 1989], хотя в неволе такое поведение достаточно часто наблюдается в группах самцов, содержащихся без самок. Обращает на себя внимание довольно высокая частота груминга у пар родственных самцов, особенно у пар, включающих отца и сына. Представляется, что, груминг между партнерами самцами, наряду с другими формами их дружелюбного взаимодействия, та-

кими как «реверанс» [Fraser, Plowman, 1999], выполняет в условиях неволи в сообществах павианов крайне важную функцию, а именно обеспечение взаимной терпимости и целостности мужской части стада. Взаимная терпимость является обязательным условием совместного сосуществования крупных и вооруженных клыками самцов, присутствие в стаде большого числа которых, представляет собой жизненную стратегию павианов.

В отличие от самцов, у пар самка – самка взаимоотношения по грумингу полностью сохраняют видоспецифичный характер. Сохранение видоспецифического образца поведения самок выражается в преимущественном груминге между самками, принадлежащими к одному гарему. Наблюдения показали, что для основной части пар самок, принадлежавших к разным гаремам (70,7%) характерно полное отсутствие случаев груминга. Эти самки никогда не обыскивали друг друга и не поддерживали друг с другом никаких отношений. Очевидно, что вопреки ожиданиям, длительное совместное сосуществование самок содержащейся в неволе группы павианов гамадрилов не способствует усилению вероятности установления аффилиативных связей между самками из разных гаремов. Вероятность установления аффилиативных связей самок у содержащихся в неволе павианов гамадрилов определяется принадлежностью самок к одному гарему, а существующие связи самок из разных гаремов, могут рассматриваться как отношения родственниц или бывших подруг по уже распавшимся гаремам.

В отличие от других видов обезьян самки павианов гамадрилов большую часть своего социального времени проводят с членами своего гарема. Тем не менее, прослеживается их избирательное взаимодействие с другими членами группы. В этом отношении аффилиативное или дружелюбное поведение играет важную социальную роль, функциональная значимость которой заключается в снижении эффекта напряженности у особей группы. Как правило, такие отношения оказывают существенный вклад в поддержании целостности всей группы, однако в условиях вольерного содержания качество со-

циальных отношений самок-матерей с другими членами группы не оказывает влияния на выживаемость их детенышей. В отличие от других видов павианов [Silk, Alberts, Altmann, 2003], у павианов гамадрилов аффилиативные связи между самками и другими членами группы не являются адаптивной стратегией при выращивании детенышей. Вероятность выживания детеныша у самок не зависит от характера социальной активности самок и от их общительности. Такой расклад объясняется характерной для павианов гамадрилов образцом социальной жизни в виде семейной ячейки – гарема, в котором любое действие детеныша строго контролируется матерью и отцом, и практически не зависит от отношения других членов гарема. Вероятность выживания детеныша тесно связана с качеством материнского ухода и физическим состоянием матери. Взаимоотношения матери и детеныша на ранних стадиях его развития важны для выращивания полноценного психически здорового поколения, поэтому материнский вклад является незаменимым при социализации потомства. Тесная связь матери и ребенка, и стадная защита потомства имеют огромное значение в эволюции гоминин [Рогинский, 1977]. Чтобы материнская особь могла проявлять заботу детенышам, необходимо было ее освобождение по крайней мере от некоторых форм активности связанных с пищевым поиском. А это в свою очередь требовало выполнения двух условий. Во-первых, самец должен был обеспечить самок и детенышей пищей. Во-вторых, чтобы самец мог пользоваться выгодами более эффективного поиска пищи, необходимо было образование моногамной пары [Фоули, 1990]. Согласно гипотезе «бабушек» именно самки не способные к репродукции помогали самкам-мамам совместно воспитывать потомство [Hawkes et al., 2000]. Роль самца при этом сводилась как охотника и защитника [Swedell, Plummer, 2012].

Самцы павианов гамадрилов, как правило, не участвуют в воспитании своего потомства, однако обеспечивают всем своим детенышам, независимо от социального статуса и привлекательности их матерей, надежную защиту от любой угрожающей детенышу опасности и посягательств со стороны дру-

гих членов группы. О проявлении отцовского вклада в форме защиты своего детеныша свидетельствует отсутствие инфантицида со стороны других самцов группы за все время наблюдения. Выживание детенышей у павианов гамадрилов выше по сравнению с другими видами павианов [Sigg et al., 1982]. В отличие от других павианов [Alberts, Watts, Altmann, 2003], самки павианов гамадрилов являются основными агентами потока генов [Sigg, et al., 1982; Swedell et al. 2009], и способны эффективно смягчать риск инфантицида сосредоточив свое внимание на самце-лидере гарема, увеличивая тем самым отцовский вклад [Swedell, Saunders, 2006].

Представляется, что линия гоминин возникла и на первых этапах развивалась в условиях лесных и лесосаванных экосистем [Vignaud, Brunet, Andossa, 2002]. При переходе к жизни более открытой местности, группы гоминин стали более сплоченными, компактными, и размеры их укрупнялись. Кооперация самцов при защите, обеспечение безопасности самок и детенышей, несомненно, вышли на первый план, когда ранние гоминины стали осваивать саванну. Жизнь в открытой местности зависела от способности животных получать доступ к источникам пищи в сильно меняющихся в разное время года условиях. В таких сложных условиях, возможно, единственным способом выживания группы являлось создание ими семейных ячеек – гаремов. Выдвинутое нами предположение может иметь место, если вспомнить, о том, что павианы анубисы [Дерягина, Бутовская, 2004] и павианы чакма [Anderson, 1981] для которых характерны мультисамцовые образования в период засухи распадаются на более мелкие группы, близкие по типу к односамцовым объединениям павианов гамадрилов.

Модель сообщества ранних гоминин представляется нам как группа, состоящая из нескольких семейных ячеек (гаремов), а также молодых и старых особей. Кроме вожака в гаремную семью входят молодые самцы, но обычно они не участвуют в размножении из-за невозможности выдержать соперничество с вожаком. Когда несколько семей объединяются в более крупное сообщество, каждая из них сохраняет известную обособленность, не

исключающую, однако, драк из-за самок. Можно предполагать, что более или менее сходные порядки существовали и в сообществах ранних гоминин [Алексеев, Першиц, 1990].

В основе механизмов избегания наиболее тесного инбридинга в гипотетическом сообществе ранних гоминин лежат довольно раннее образование молодыми самками связей с самцами, не имеющими еще своего гарема. Такая связь в дальнейшем перерастает в постоянное партнерство с одним из самцов [Чалян, Мейшвили, 1989а]. С эволюционной точки зрения только устойчивые и продолжительные парные связи могут обеспечить защиту самок и их потомства от хищников. Более того, продолжительность парных связей является единственной возможностью для самцов быть уверенным в своем отцовстве. Способность у павианов гамадрилов объединяться в более крупные социальные уровни указывает на их сплоченность, действие которой расширяет возможность выживания особей при угрозе со стороны хищников.

Объединение самцов в кланы, с точки зрения эволюции, играют важную социальную роль суть, которой заключается, прежде всего, в сохранении родственных связей у мужской части группы [Swedell, Plummer, 2009, 2012].

Стадные взаимоотношения, выражавшиеся во взаимопомощи, играют важную жизненную стратегию в сохранении и поддержании сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом результаты исследования убедительно показывают перспективность использования сообщества павианов гамадрилов в качестве модели при реконструкции ранних стадий антропосоциогенеза. Социальная организация павианов гамадрилов с характерной сложной, гибкой системой социальных взаимоотношений может быть использована в качестве одной из оптимальных моделей, позволяющих глубже понять особенности функционирования социальной организации гоминин, в частности, механизмы поддержания социальной интеграции и социального равновесия, обеспечивающие максимальную вероятность выживания особей в составе гомининных сообществ. Аргументом в пользу использования павианов гамадрилов для создания модели сообщества ранних гоминин может служить также тот факт, что скученное содержание павианов гамадрилов в неволе, по нашим наблюдениям, не вызывает усиления «деспотических» тенденций во взаимоотношениях членов группы. Возможность длительного совместного сосуществования в группе обеспечивается, прежде всего, за счет установления и укрепления дружелюбных связей между особями целостной группы, всех самцов друг с другом и всех самок со всеми самцами. Такой результат противоречит имеющимся представлениям о характере социальных отношений павианов гамадрилов, однако, несомненно, свидетельствует о большом запасе пластичности этих обезьян.

ВЫВОДЫ

1. При содержании большими группами в неволе павианы гамадрилы сохраняют видоспецифическую структуру социальной организации, базовым уровнем которой являются односамцовые единицы. При этом ни гаремная структура социальной организации, ни возрастная динамика развития гаремов у самцов не зависят от экологических условий и являются генетически запрограммированным механизмом, сформировавшимся в ходе эволюционного процесса.

2. Каждая односамцовая единица обладает подвижной территорией, сердцевинная зона которой представляет собой окружность с радиусом 2 м от пространственного центра, которым является самец-лидер гарема. Пространственное положение самок в гаремах определяется качеством их отношений с самцом-лидером гарема. Важным условием толерантных отношений самцов группы друг к другу является сохранение между ними фиксированной межиндивидуальной дистанции в 4 м, которая поддерживается ими независимо от качества отношений каждой пары самцов.

3. Выявлено, что иерархический статус самцов и самок павианов гамадрилов тесно связан с их возрастом и агрессивностью. Ранг самок не оказывает влияния как на пространственное положение самок в гаремах, так и на частоту груминга с самцом-лидером гарема, и не влияет на показатели размножения самок и выживания их детенышей.

4. В агрессивном поведении павианов гамадрилов преобладают неконтактные ритуализованные формы. Форма агрессии павианов гамадрилов тесно связана с ее направленностью. Наиболее агрессивную половозрастную категорию группы представляют собой полновозрастные самцы-лидеры гаремов, ответственные за основную часть отмечаемых в группе агрессивных проявлений.

5. Груминг играет важную роль в сообществе павианов гамадрилов. Он обеспечивает формирование и поддержание связей между самцами и самка

ми одного гарема, также как и связей между членами группы в целом.

6. Группа павианов гамадрилов с сильно выраженными родственными и аффилиативными связями могла бы служить в качестве оптимальной модели сообщества ранних гоминин.

|

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.П. Становление человечества. – М.: Политиздат, 1984. – 462 с.
2. Алексеев В.П., Першиц А.И. История первобытного общества. – М.: Высшая школа, 2001. – 318 с.
3. Алексеева Л.В. Полицикличность размножения у приматов и антропогенез. – М.: Наука, 1977. – 196 с.
4. Аникаева Г.С., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Структура и поведенческий контекст травм у содержащихся группами обезьян // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 275-281.
5. Асанов С.С., Лапин Б.А., Чалян В.Г. Биологические и зоотехнические аспекты разведения в неволе *P. hamadryas*, *M. rhesus*, *S. Aethiops* // Моделирование на обезьянах важнейших заболеваний человека: Всесоюзная конференция. – Сухуми, 1977. – С. 9-11.
6. Боброва Д.В., Мейшвили Н.В., Чалян В.Г., Рогозина И., Белокобыльский И.Ф. Влияние условий содержания и сезонность на смертность, и заболеваемость обезьян // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 283-287.
7. Боруцкая С.Б. Локомоторное поведение приматов и проблема происхождения бипедии гоминид // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 232-238
8. Бунак В.В. Род Ното, его возникновение и последующая эволюция. – М.: Наука, 1980. – 328 с.
9. Бутовская М.Л. О формах проявления агрессивного поведения у самцов павианов гамадрилов (*Papio Hamadryas* Linn.) (В связи с проблемами антропогенеза) // Вопросы антропологии, 1984. – Вып. 74. – С. 121-

- 129.
- 10.Бутовская М.Л. Реконструкция групповой организации ранних гоминид в свете данных приматологии // Биологические предпосылки антропогенеза. М., 1989. – Т. 2. – С. 55-113.
 - 11.Бутовская М.Л. Эволюция человека и его социальной структуры. Природа, 1998 – № 9. – С. 87-99.
 - 12.Бутовская М.Л. Современная этология и мифы о нарушенном балансе агрессии – торможения у человека // Общественные науки и современность, 1999. – № 4. – С. 128-134.
 - 13.Бутовская М.Л. Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. Фрязино, 2004. – 368 с.
 - 14.Бутовская М.Л. К вопросу о дифференцированном репродуктивном успехе в эгалитарных обществах охотников-собирателей: Хадза Танзании // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 239-243.
 - 15.Бутовская М.Л., Дерягина М.А. Агрессивное поведение низших узконосых обезьян (Cercopithecidae) // Бюлетень МОИП. Отд. биол., 1985. – Т. 90. – Вып. 1. – С. 3-10.
 - 16.Бутовская М.Л., Дерягина М.А. Современные методы исследования приматов и проблемы антропогенеза // Биологические предпосылки антропогенеза. М., 1989. – Т. 1. – С. 3-12.
 - 17.Бутовская М.Л., Драмбян М.И., Буркова В.Н., Дронова Д.А. Почему Хадза Танзании продолжают в наши дни заниматься охотой и собирательством? // Институт этнологии и антропологии Н.Н. Миклухо-Маклая РАН. – М.: Наука, 2009. – С. 38-62.
 - 18.Бутовская М.Л., Файнберг Л.А. У истоков человеческого общества. М., 1993. – 253 с.
 - 19.Ванчатова М.А. Влияние факторов среды на поведение макаков резусов в неволе // Организм и окружающая среда: жизнеобеспечение и за-

- щита человека в экстремальных условиях: Материалы российской конференции. М., 2000. – Т. 2. – С. 213-215.
20. Васильев С.В. Эволюция коммуникативной системы приматов в связи с проблемой происхождения речи. // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 222-230.
21. Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта, 1949. – 272 с.
22. Дерягина М.А., Бутовская М.Л. Эволюция манипуляционной активности и агрессивного поведения приматов и проблемы антропогенеза // Вопросы антропологии, 1986. – Вып. 76. – С. 14-25.
23. Дерягина М.А., Бутовская М.Л. Систематика поведения приматов. М., 2004. – 272 с.
24. Дерягина М.А., Чалян В.Г. Мейшвили Н.В., Артамонов А.Л., Созинов А.В., Бутовская М.Л. К вопросу об использовании этологических методик в изучении поведения приматов // Вопросы антропологии, 1984. – Вып. 73. – С. 128-135.
25. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М: Изд-во МГУ, Высшая школа, 2002. – 384.
26. Лапин Б.А., Чалян В.Г. Разведение обезьян в питомниках и заказниках ИЭПиТа // Проблемы обеспечения обезьянами медико-биологических исследований и принципы использования обезьян в эксперименте: Материалы всесоюзной конференции. – Сухуми, 1983. – С. 12-19.
27. Лапин Б.А., Чалян В.Г., Мейшвили Н. В. Инфантицид у самцов павианов гамадрилов в неволе и в условиях свободного содержания // Прикладная этология: Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – С. 222-223.
28. Лоренц К. Агрессия (так называемое «зло»). – Пер. с нем. – М.: Прогресс, Универс, 1994. – 349 с.
29. Мейшвили Н.В., Бутовская М.Л., Чалян В.Г. Доминантный ранг и размножение у самок макаков // Поведение приматов и проблемы антро-

- погенеза: Сб. ст. / Моск. о-во испытателей природы [Отв. ред. Е.З. Година]. – М.: Наука, 1991. – С. 26-38.
30. Пачулия И.Г., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Структура социальной организации павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания // Фундаментальные и прикладные проблемы медицины и биологии в опытах на обезьянах: Материалы международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2007. – С. 412-417.
31. Пачулия И.Г., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Агрессивное поведение у павианов гамадрилов и павианов анубисов, содержащихся в вольерных условиях // Харьковский зоологический парк: Сб. ст. 2010. – Вып. 5. – С. 175-177.
32. Рогинский Я.Я. Проблемы антропогенеза. – 2-е изд. – М., 1977. – 264 с.
33. Созинов А.В. Периоды постнатального онтогенеза и закономерности формирования группового поведения у низших узконосых обезьян // Поведение приматов и проблемы антропогенеза. – М., 1991. – С. 39-48.
34. Тих Н.А. Предыстория общества. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. – 352 с.
35. Файнберг Л.А. У истоков социогенеза. – М., 1980. – 152 с.
36. Файнберг Л.А. Приматология как источник для социогенетических реконструкций // Биологические предпосылки антропогенеза. – М., 1989. – Т. 2. – С. 113-126.
37. Фоули Р. Еще один неповторимый вид. – М.: Мир, 1990. – 368 с.
38. Хайнд Р. Поведение животных. – М., 1975. – 856 с.
39. Чалян В.Г. Поведение и структура социальной организации павианов гамадрилов, свободноживущих в заказниках Черноморского побережья Кавказа. Дисс. д-ра биол. наук в виде научного доклада. – М.: 1997. – 60 с.
40. Чалян В.Г., Аникаева Г.С., Мейшвили Н.В. Гендерные различия в агрессивности макаков и павианов // Актуальные вопросы антропологии: Сб. тр. – Минск: Беларуская навука, 2011. – Вып. 6. – С. 520-527.

41. Чалян В.Г., Асанов С.С. Особенности размножения бурых макаков (*Macaca arctoides*) в неволе // Моделирование патологических состояний человека. Изучение в эксперименте на обезьянах болезней человека. М., 1977. – Т. 2. – С. 3-8.
42. Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Инфантицид у павианов гамадрилов в неволе и в условиях свободного содержания // Материалы третьей всесоюзной конференции по поведению животных. – М., 1983. – С. 222-224.
43. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Репродуктивная функция самок павианов гамадрилов в условиях свободного содержания // Вестник Академии медицинских наук СССР, 1986. – № 3. – С. 11-14.
44. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Социальный ранг, факторы, его определяющие и репродуктивные показатели самок павианов гамадрилов // Вестник академии медицинских наук СССР, 1987. – № 10. – С. 43-47.
45. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Демографические характеристики стада приматов как модель аналогичных образований у ранних гоминид // Советская этнография, 1989 а. – № 2. – С. 115-123.
46. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Поведение и стадии полового цикла у павианов гамадрилов как модель общения между полами у ранних гоминид // Биологические предпосылки антропосоциогенеза, 1989 б. – Т. 1. – С. 81-97.
47. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Изучение агрессии у приматов на примере зеленых мартышек // Фундаментальные исследования, 2007. – № 7. – С. 83-85.
48. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Разведение лабораторных приматов в Адлерском питомнике // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии: Материалы второй международной научной конференции. – Сочи-Адлер, 2011. – Т. 2. – С. 215-220.
49. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., Бутовская М.Л. Роль самок в функционировании сообществ у павианов гамадрилов: 1. иерархия доминирования самок в условиях Гумистинского заказника // Вестник антропологии.

- М., 1997. – № 3. – С. 126-136.
50. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., Дате Р. Социальная организация свободноживущих павианов гамадрилов // Вопросы медицинской приматологии. Наиболее перспективное использование обезьян в медицине и биологии: Материалы всесоюзной конференции. Сухуми, 1987. – С. 38-39.
51. Abegglen J. On Socialization in Hamadryas Baboons. Lewisburg: Bucknell University Press. 1984. – 207 p.
52. Alberts S.C., Watts H.E., Altmann J. Queuing and queue jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus* // *Anim. Behav.*, 2003. N 65. – P. 821-840.
53. Alexander B., Roth E. The Effects of Acute Crowding on Aggressive Behaviour of Japanese Monkeys // *Behav.*, 1971. – Vol. 39. – P. 73-90.
54. Altmann J. Observational study of behavior: Sampling methods. 1974. – P. 227-266.
55. Altmann J., Alberts S. Variability in reproductive success viewed from a life-history perspective in Baboons // *Amer. J. Human Biology*, 2003. – Vol. 15. – P. 401-409.
56. Altmann J., Housfater G., Altmann S.A. Determinants of reproductive success in savanna baboons, *Papio cynocephalus* // *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems* / Clutton-Brock TH (ed) Chicago: University of Chicago Press, 1988. – P. 403-418.
57. Anderson C.M. Subtrooping in a chacma baboon (*Papio ursinus*) population // *Primates*, 1981. – Vol. 22. N 4. – P. 445-458.
58. Anderson C.M. The spread of exclusive mating in chacma baboon population // *Amer. J. Phys. Anthropol*, 1989. – Vol. 78. – P. 335-360.
59. Aureli F., Preston S.D., de Wall F.B.M. Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study // *J. Comp. Psychol.*, 1999. – Vol. 113. – P. 59-65.
60. Barrett L., Henzi S. P., Weingrill T., Lycett J. E., Hill R.A. Market forces

- predict grooming reciprocity in female baboons // Proc. R. Soc. Lon. B., 1999. – Vol. 266. – P. 665–670.
61. Barton R. A. Feeding, reproduction and social organization in female Olive Baboons (*Papio anubis*) // Baboons behaviour and ecology use care. Selected proceedings of the XII th congress of the International primatological society / Ed.: Milton Thiago de Melle, A. Writen, R.W. Byrne. Brasilia, 1990. – P. 29-37.
62. Barton R.A. Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboon, *Papio Anubis* // Anim. Behav., 1993. – Vol. 46. N 4. – P. 791-802.
63. Barton R.A. Socioecology of baboons: the interaction of male and female strategies // Primate Males / Ed. Kappeler P.M. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – P. 7-107.
64. Berard J. A four-year study of the association between male dominance rank, residency status, and reproductive activity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) // Primates, 1999. – Vol. 40. – P. 159-175.
65. Bettridge C.M., Dunbar R.I.M. Modeling the biogeography of fossil baboons // Intern. J. Primatol., 2012. – Vol. 33. N 6. – P. 1278-1308.
66. Bezanson M., Garber P.A., Murphy J.T., Premo L.S. Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) // Amer. J. Primatol., 2008. – Vol. 70. – P. 282-293.
67. Birrell A.M., Hernessy A., Gillin A., Horvath J., Tiller D. Reproductive and neonatal outcomes in captive bred baboons (*Papio hamadryas*) // J. Med. Primatol., 1996. – Vol. 25. N 4. – P. 287-293.
68. Buirski P., Kellerman H., Plutchnik R., Weiniger R., Buirski N. A field study of emotions dominance and social behavior in a group of baboons (*Papio anubis*) // Primates, 1973. – Vol. 4. N 1. – P. 67-78.
69. Bulger J.O., Plowman A.B. Function of notification in *Papio hamadryas* // Inter. J. Primatol., 1993. – Vol. 28. – P. 1439-1448.
70. Carpenter C.R. The howlers of Barro Colorado Island. Primate Behaviour // Primate Behavior. Field studies of monkeys and apes / Ed.: De Vore I. New

- York, 1965. – P. 250-291.
71. Chalyan V.G., Meishvili N.V. The cases of cooperation and altruism in free-ranging *Hamadryas* baboons // *Antropologie*, 2000. – Vol. 38 N 2. – P. 187-192.
72. Chalyan V.G., Meishvili N.V. Hierarchical relationships in free-ranging *Hamadryas* baboons males // *Baltic. Lab. Animal. Sci.*, 2001. – Vol. 11. – P. 74-80.
73. Chalyan V.G., Meishvili N.V., Dathe R. Dominance rank and reproductions in female *Hamadryas* baboons // *Primate Report*, 1991. – Vol. 29. – P. 35-40.
74. Chapais B.F. Role of alliances in the social inheritance of rank among female primates // *Cooperation in contests in animals and humans* / Eds.: A. Harcourt and F.B.M. De Wall. Oxford: Oxford University Press, 1992. – P. 29-60.
75. Chapais B.F. The evolutionary history of pair-bonding and parental collaboration. In C. Salmon and T.K. Shackelford / Eds.: *The Oxford handbook of evolutionary family psychology*. New York: Oxford University Press, 2002. – P. 35-50.
76. Chapais B.F., Larose F. Experimental rank reversals among peers in *Macaca fuscata*: Rank is maintained after the removal of kin support. // *Amer. J. Primatol.*, 1988. – Vol. 16. – P. 31-42.
77. Charles J.H. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus paella* // *Anim. Behav.*, 1990. – Vol. 40. – P. 910-921.
78. Chikazawa D., Gordon T.P., Bean C.A., Bernstein I.S. Mother-daughter dominance reversals in rhesus monkeys // *Primates*, 1979. – Vol. 20. – P. 301-305.
79. Clark T.W. Agonistic behavior in a transplanted troop of Japanese macaques: Arashiyama West // *Primates*, 1978. – Vol. 19. N.1. – P. 141-151.
80. Coelho A.M., Bramblett C.M. Effects of rearing on aggression and subordi-

- nation in Papio monkeys // *Amer. J. Primatol.*, 1981. – Vol. 1. – P. 401-412.
81. Coelho A.M, Turner S. A, Bramblett C.A. Allogrooming and social status: An assessment of the contributions of female behavior to the social organization of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) // *Primates*, 1983. – Vol. 24. N. 2. – P. 184-197.
82. Collins D.A. Spatial pattern in a troop of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in Tanzania // *Anim. Behav.*, 1984. – Vol. 32. – N 2. – P. 536-553.
83. Colmenares F. Greeting behaviour in male baboons: oestrous females, rivalry and negotiation // *Anim. Behav.*, 1991. – Vol. 41. – P. 49–60.
84. Colmenares F. Clans and harem in a colony of hamadryas and hybrid baboons: male kinship, familiarity, and the formation of brother teams // *Behav.*, 1992. – Vol. 121. – P. 61-94.
85. Colmenares F. Kinship and its impact on social behavior in multileveled societies // *Kinship and behavior in nonhuman primates / Eds.: Chapais B., Berman C.M., Oxford: Oxford University Press, 2004. – P. 242-270.*
86. Colmenares F., Esteban M.M., Zaragoza F. One – male units and clans in a colony of hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*): effect of male number and clan cohesion on feeding success // *Amer. J. Primatol.*, 2006. – Vol. 68. – P. 21-37.
87. Colmenares F., Zaragoza F., Hernandez-Loreda M.V. Grooming and coercion in one-male units of Hamadryas Baboons in market forces or relationships constraints? // *Behav.*, 2002. – Vol. 139. – N 11/12. – P. 1525-1553.
88. Corradino C. Proximity structure in a captive colony of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*): An application of multidimensional scaling // *Primates*, 1990. – Vol. 31. – N 3. – P. 351-362.
89. Dazey J., Kuyk K., Oswald M., Martenson J., Erwin J. Effects of group composition on agonistic behavior of captive pigtail macaques, *Macaca nemestrina* // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1977. – Vol. 46.– N 1. – P. 73–76.
90. Debyser W.J. Catarrhine juvenile mortality in captive, under semi natural conditions, and in the wild // *Intern. J. Primatol.*, 1995. – Vol. 16. – N 6. – P.

- 935-969.
91. Drews C. The concept and definition of dominance in animal behavior // *Behav.*, 1993. – Vol. 125. – P. 283-313.
 92. Drews C. Contexts and patterns of injuries in free-ranging male baboons (*Papio cynocephalus*) // *Behav.*, 1996. – Vol. 133. – P. 443-474.
 93. Dunbar R.I. Primate social system. London: Groom Helm, 1988. 373 p.
 94. Dyke B., Gage T.B., Mamelka P.M., Goy R.W., Stone W.H. A demographic analysis of the Wisconsin Regional Primate Center Rhesus Colony 1962-1982 // *Amer. J. Primatol.*, 1986. – Vol. 10. – P. 257-269.
 95. Easley S.P., Coelho A.M. Jr., Taylor L.L. Allogrooming, partner choice, and dominance in male Anubis baboons // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1989. – N 80. – P. 353-68.
 96. Ellefson I. O. Territorial behaviour in the common white handed gibbon, *Hylobates lar* Linn // *Primates studies in adaptation and variability*, 1986. – N 1. – P. 180-199.
 97. Ellis L. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison // *Sociobiology*, 1995. – Vol. 16. – P. 257-333.
 98. Emlen S.T., Oring L.W. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems // *Science*, 1977. – Vol. 197. – P. 215-223.
 99. Fisher H.E. The sex contract. The evolution of human behavior. New York: Quill, 1983. – 253 p.
 100. Fisher H.E. Evolution of Human serial pairbonding // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1989. – Vol. 78. – P. 331-354.
 101. Foley R., Gambler C. The ecology of social transitions in human evolution
 102. // *Philosophical transactions of the royal society of London B: Biological sciences*, 2009. – Vol. 364. – P. 3267-3279.
 103. Franz C. Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): Association with female dominance // *Inter. J. Primatol.*, 1999. – Vol. 20. – N 4. – P. 525-546.
 104. Fraser O., Plowman A.B. Function of notification in *Papio hamadryas* // In-

- tern. *J. Primatol.*, 1999. – Vol. 20. – N 4. – P. 525-546.
105. Freeland W.J. Functional aspects of primate grooming // *OHIO J. Sci.*, 1981. – Vol. 81. – N 4. – P. 173-177.
106. Furuichi T. Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque troop // *Primates*, 1983. – Vol. 24. – N 4. – P. 445-455.
107. German R.Z., Hertweck D.W., Sirianni J.E., Swindler D.R. Heterochrony and sexual dimorphism in the pigtailed macaque (*Macaca nemestrina*) // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1994. – Vol. 93. – N 3. – P. 373-80.
108. Gil-Burmann C., Pelaez F., Sanchez S. Variation in competitive mechanism of captive male hamadryas – like baboons in two feeding situations // *Primates*, 1998. – Vol. 39. – P. 473-484.
109. Gore M.A. Dyadic and triadic aggression in adult female rhesus monkeys, macaca mulatta, and hamadryas baboons, *Papio hamadryas* // *Anim. Behav.*, 1994. – Vol. 48. – N 2. – P. 385-392.
110. Gros-Louis J., Perry S., Manson J. Violent coalitionary attacks and intraspecific piling in wild white-faced capuchin monkeys (*cebus capucinus*) // *Primates*, 2003. – Vol. 44. – N 4. – P. 341-346.
111. Gordon D. J, Tokuda K. Spatial organization of captive monkeys (*Macaca nemestrina*) // *Primates*, 1974. – Vol. 15. – N 1. – P. 75-83.
112. Groves C. *Primate Taxonomy*. Washington: Smithsonian Institution Press. 2001. – 350 p.
113. Grutes C.C., Zinner D. Nested societies: Convergent adaptations of baboons and snub-nosed monkeys? // *Primate Report*, 2004. – Vol. 70. – P. 1-98.
114. Ha J.C., Robinette R.L., Sackett G.P. Social housing and pregnancy outcome in captive pigtailed macaques // *Amer. J. Primatol.*, 1999. – Vol. 47. – P. 153-163.
115. Ha J.C. Robinette R.L. Sackett G.P. Demographic analysis of the Washington Regional Primate Research Center pigtailed macaque colony, 1967-1996

- // Amer. J. Primatol., 2000. – Vol. 52. – P. 187-198.
- 116.Hall C.L., Fedigan L.M. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins // Anim. Behav., 1997. – Vol. 5. – N 5. – P. 1069-1082.
- 117.Hamburg D. A. Aggressive behavior of chimpanzees and baboons in natural habitats // J. Psych. Res., 1971. – Vol. 8. – P. 358-398.
- 118.Hamilton M.C. Revising evolutionary narratives: A consideration of alternative assumption about sexual selection and competition for mates // Amer. Anthropol., 1984. – Vol. 86. – N 3. – P. 651-662. .
- 119.Hamilton W.D. The genetical evolution of social behavior I, II // JTheoret Biol., 1964. – Vol. 7. – P. 1-52.
- 120.Hanspeter S. Dominance fades with distance: An experiment on food competition in long-tailed macaques (*macaca fascicularis*) // J. Comparative Psychology, 1995. – Vol. 109. – N 2. – P. 196-202.
- 121.Harcourt A.H. Dominance and fertility among female primates // J. Zoo. Lond., 1987. – Vol. 213. – P. 471-487.
- 122.Hawkes K., O'Connell J.F., Blurton Jones N.C. Hadzawemen's time allocation, offspring provisioning and the evolution of long postmenopausal life spans // Current Anthropol, 1997. – Vol. 38. – P. 551-577.
- 123.Hawkes K., O'Connell J.F., Blurton Jones N.C., Alvares H., Charnov E.L. The grandmothers hypothesis and human evolution // Adaptation and human behavior / Eds.: L. Crank, N. Chagnon, W. Irons. New York: Aldine De Gruyter, 2000. – P. 237-258.
- 124.Hinde A. Primate social relationships, Oxford, London, Edinburg. Boston, Melbourne: Blackwell sci., 1983. – 384 p.
- 125.Hrdy S.B. Mother and others: The evolutionary origins of mutual understanding. Cambridge M.A: Harvard University Press, 2009. – 422 p.
- 126.Isaac G. The food-sharing behavior of proto-human hominids // Scientific American, 1978. – Vol. 238. – P. 90-108.
- 127.Itoigawa.T., Tanaka T., Ukai N., Fujii H., Kurokawa T., Koyama T., Ando A., Watanabe Y., Imakawa S. Demography and reproductive parameters of a

- free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama // *Primates*, 1992. – Vol. 33. – N 1. – P. 49-68.
128. Johnson J.A. Supplanting by olive baboons: Dominance rank difference and resource value // *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1987. – Vol. 24. – P. 277-283.
129. Jolly C.J. Species, subspecies, and baboon systematic. In: Kimbel W.H., Martin L.B., editors. *Species, species concepts, and primate evolution*. New York: Plenum Press. 1993. – P. 67-107.
130. Jolly C.J. A proper study for mankind: Analogies from the Papionin monkeys and their implications for human evolution // *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 2001. – Vol. 44. – P. 177-204.
131. Judge P.G., Griffaton N.S., Fincke A.M. Conflict management by hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) during crowding: a tension-reduction strategy // *Amer. J. Primatol.*, 2006. – Vol. 68. – N 10. – P. 993-1006.
132. Kaplan H., Hill K., Lancaster J., Hurtado A.M. A theory of human life history evolution: Diet, intelligence and longevity // *Evolutionary Anthropol.*, 2000. – Vol. 9. – P. 156-186.
133. Kaplan J.R., Manning P., Zucker E. Reduction of mortality due to fighting in a colony of rhesus monkey (*M. mullatta*) in *Laboratory Animals* // *Science*, 1980. – Vol. 30. – N 3. – P. 565-570.
134. Kawanaka K. Age differences in spatial positioning of males in a chimpanzee unit-group at the mahale mountains National Park, Tanzania // *Primates*, 1993. Vol. 34. – N 3. – P. 255-270.
135. Keverne E.B., Martensz N.D., Tuite B. Beta – endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships // *Psychoneuroendocrinology*, 1968. – Vol. 14. – P. 155-161.
136. Kinzey W.G. Monogamous primates: a primate model for human mating systems // *The evolution of human behavior primate models.* / Ed. Kenzey W.G. Albany: State University of New York Press, 1987. – P. 87-104.
137. Kummer H. Social organization of hamadryas baboons. A Field Study. Ba-

- sel. New York. 1968. – 207 p.
- 138.Kummer H. Immediate causes of primate social structures // Proc. 3rd Int. Cong. Primatol. Soc. Zurich, 1971. – P. 1-11.
- 139.Kummer H. Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*) // Proc. Symp. 5th Int. Cong. Primatol. Soc. Nagoya. Tokyo. Japan Science Press, 1975. – P. 129-159.
- 140.Kummer H. The social system of hamadryas baboons and its presumable evolution // Baboons: Behaviour and Ecology. Use and Care. Selected Proc. XIIth Cong. Int. Primatol. Soc., Brasilia / Eds. Thiago de Mello, M., Wheten A., Berne R.W. Brazil, 1990. – P. 43-60.
- 141.Kummer H. In Quest of the sacred baboon. Princeton, N.J. Princeton University Press. 1995. – 337 p.
- 142.Leinfelder L., de Vries H., Deleu R., Nelissen M. Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons // Amer. J. Primatol., 2001. – Vol. 55. – N 1. – P. 25-42.
- 143.Lovejoy C. O. The origin of man // Science, 1981. – Vol. 211. – P. 341-350.
- 144.Lovely C.O. Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus* // Science, 2009. – Vol. 326. – P. 74.
- 145.Maestriperi D., Mayhew J., Carlson C.L., Hoffman C. L., Radtke J.M. One – male harems and female social dynamics in Guinea Baboons // Folia Primatol., 2007. – Vol. 78. – P. 56-66.
- 146.Malone N., Fuentes A., White F.J. Variation in the social systems of extant hominids: comparative insight into the social behavior of early hominins // Intern. J. Primatol., 2012. – Vol. 33. – P. 1251-1277.
- 147.Messeri P., Giacoma C. Dominance rank and related interactions in a captive group of female pigtail macaques in primate ontogeny, cognition and social behavior / Eds.: J.G. Else and P.C. Lee. London: Cambridge University Press. 1986. – P. 301-305.
- 148.Nallow G.K. Aggressive behaviour during the breeding season of adult fe-

- male rhesus monkeys // *Aggressive Behav.*, 1980. – Vol. 6. – N 3. – P. 217-232.
149. Newman T.K., Jolly C.J., Rogers J. Mitochondrial phylogeny and systematic of baboons (*Papio*) // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 2004. – Vol. 124. – P. 17-27.
150. Noë R., Sluiter A.A. Reproductive tactics of male savanna baboons // *Behav.*, 1990. – Vol. 113. – P. 117-170.
151. Oswald M., Erwin J. Control of intragroup aggression by male pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*) // *Nature*, 1976. – Vol. 262. – P. 686-688.
152. Packer C. Reciprocal altruism in *Papio Anubis* // *Nature*, 1977. – Vol. 265. – N 5593. – P. 441-443.
153. Petit O., Abegg C., Thierry B. A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*) // *Behav.*, 1997. – Vol. 134. – N 5/6. – P. 415-432.
154. Pines M., Saunders J., Swedell L. Alternative routes to the leader male role in a multi-level society: follower vs. solitary male strategies and outcomes in hamadryas baboons // *Amer. J. Primat.*, 2011. – Vol. 73. – N 7. – P. 679-691.
155. Plavcan J.M. Mating systems, intrasexual competition and sexual dimorphism in primates. *Comparative primate socioecology* / Ed.: P.C. Lee. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. – P. 241-260.
156. Pusey A.E., Packer C. The ecology of relationships. In: *Behavioural ecology. An evolutionary approach. Fourth Edition.* Ed.: Krebs J.R., Davies N.B., Blackwell. Science Ltd., 1997. – P. 254-283.
157. Rasmussen D.R. Correlates of patterns of range use of a troop of yellow baboons (*Papio cynocephalus*). II. Spatial structure, cover density, food gathering, and individual behavior patterns // *Anim. Behav.*, 1983. – Vol. 31. – P. 834-856.
158. Redman N.C., Schneider R. An epidemiological study of neonatal and postneonatal mortality in *Macaca radiata* at the California Primate Research

- Centre (1966-1973) // *J. Med. Primatol.*, 1979. – Vol. 8. – N 1. – P. 1-17.
159. Rijkssen H. Infant killing; a possible consequence of a disputed leader role // *Behav.*, 1981. – Vol. 79. – P. 138-167.
160. Riss D.C., Busse C.D. Fifty day observation of free-ranging adult male chimpanzees // *Folia Primatol.*, 1977. – Vol. 28. – P. 283-297.
161. Rodseth L. From bachelor threat to fraternal security: Male associations and modular organization in human societies. // *Int. J. of Primatol.* 2012. – Vol. 33. – P 1194-1214.
162. Romero T., Castellanos A.M. Dominance relationships among male hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) // *J. Ethol.*, 2010. – Vol. 28. – P. 113-121.
163. Ron T., Henzi S.P., Motro U. Do female Chacma Baboons compete for a safe spatial position in a southern woodland habitat? // *Behav.*, 1996. – Vol. 133. – N 5-6. – P. 475-490.
164. Rowell T.E. Hierarchy in the organization of a captive baboon group // *Animal Behav.*, 1966. – Vol. 14. – P. 430-443.
165. Rowell T.E. Social organization of primates // *Primate Ethology* / Ed.: D. Morris. 1967. – P. 219-235.
166. Rowell T.E. Grooming by adult baboons in relation to reproductive cycles // *Anim. Behav.*, 1968. – Vol. 16. – P. 585-588.
167. Ruehlmann T.E., Irwin S., Bernstein T., Gordon P., Balcaen P. Wounding patterns in three species of captive macaques // *Amer. J. Primatol.*, 1988. – Vol. 14. – N 2. – P. 125-134.
168. Saayman G.S. Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*) // *Folia primatol.*, 1971. – Vol. 15. – P. 36-57.
169. Sade D.S. Some aspects of parent offspring and sibling relation in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 1965. – Vol. 23. – P. 1-18.
170. Sade D.S. Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys // *Social communication among primates* / Ed.: S.A. Altmann.

- Chicago: University of Chicago Press, 1967. – P. 99-114.
171. Sade D.S. A Longitudinal study of social behavior of rhesus monkeys. // *Functional and Evolutionary Biology of Primates* / Ed.: R. Tuttle. Chicago: Aldine, 1972. – P. 378-398.
172. Saunders C.D. Ecological, social and evolutionary aspects of baboon (*Papio cynocephalus*) grooming behavior. Cornell University. 1988. 610 p.
173. Schino G. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis // *Anim. Behav.*, 2001. Vol. 62. – N 2. – P. 265–271.
174. Schreirer A.L., Swedell L. The fourth level of social structure in a multi-level society: ecological and social function of clans in hamadryas baboons // *Amer. J. Primatol.*, 2009. – Vol. 71. – N 11. – P. 948-955.
175. Schreirer A. L., Swedell L. The Socioecology of Network Scaling Ratios in the Multilevel Society of Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) // *Intern. J. Primatol.*, 2012. – Vol. 33. – N 5. – P. 1069-1080.
176. Seyfarth R.M. A model of social grooming among adult female monkeys // *J. Theor. Biol.*, 1977. – Vol. 65. – P. 671-698.
177. Seyfarth R.M. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys // *Anim. Behav.*, 1980. – Vol. 28. – P. 798-813.
178. Shimada M, Uno T., NaKagawa N., Fujita S., Izawa K. Case study of one-sided attack by multiple troop members on a nontroop adolescent male and the death of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) // *Aggressive Behav.*, 2009. – Vol. 35. – N 4. – P. 334-341.
179. Sicotte P. Inter-group encounters and female transfer in mountain gorillas influence of group composition on male behavior // *Amer. J. Primatol.*, 1993. – Vol. 30. – N 1. – P. 21-36.
180. Siegel S., Castellan N.J. *Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences*. New York, Mc Graw-Hill, 1988. – 399 p.
181. Sigg H., Stolba A., Abegglen J. J., Dasser V. Life history of hamadryas baboons: Physical development, infant mortality, reproductive parameters and

- family relationships // *Primates*, 1982. – Vol. 23. – N 4. – P. 473-487.
- 182.Silk J.B., Alberts S.C., Altmann J. Social bonds of female baboons enhance infant survival // *Science*, 2003. – Vol. 302. – N 14. – P. 1231-1234.
- 183.Silk. J.B., Alberts S.C., Altmann J. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the quality and stability of social bonds // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 2006. – Vol. 61. – N 2. – P. 197-204.
- 184.Silk J. B., Seyfarth R.M., Cheney D.L. The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana // *Behav.*, 1999. – Vol. 136. – N 6. – P. 679-703.
- 185.Singh M., Krishna B.A., Singh M. Dominance hierarchy and social grooming in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Western Ghats, India // *J. Biosci.*, 2006. – Vol. 31. – N 3. – P. 369-377.
- 186.Singh M., Zoura L.D., Singh M. Hierarchy, kinship and social interaction among Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) // *J. Biosci.*, 1992. – Vol. 17. – N 1. – P. 15-27.
- 187.Sinha A., Mukhopaladhyay K., Datta-Roy A., Ram S. Ecology proposes behavior disposes: Ecological variability in social organization and male behavioral strategies among wild bonnet macaques // *Curr. Science*, 2005. – Vol. 89. – N 7. – P. 1166-1178.
- 188.Smith D.G. A comparison of the demographic structure and growth of free-ranging and captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Primates*, 1982. – Vol. 23. – P. 24-30.
- 189.Smith E.O. A further description of the control role in pigtail macaques *Macaca nemestrina* // *Primates*, 1973. – Vol. 14. – N 4. – P. 413-419.
- 190.Smith K., Alberts S.C., Altmann J. Wild female baboons bias their social behavior towards paternal half-sisters // *Proc. R. Soc. Lond.*, 2003. – Vol. 270. – P. 503–510.
- 191.Smuts B.B. Male aggression against women // *Human Nature*, 1991. – Vol. 3. – N 1. – P. 1-44.

192. Smuts B.B. Sex and friendship in baboons. New York. 1985. – 303 p.
193. Smuts B.B., Smuts R.W. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications // *Advances in the study of behavior*, 1993. – Vol. 22. – P. 1–63.
194. Southwick C.H. Aggressive behaviour of rhesus monkeys in natural and captive groups // *Aggressive Behaviour. Proceedings of the symposium on the biology of aggressive Behaviour*. Milan, 1968 / Eds.: S. Garattini, E.B. Sigg. Excerpta Medica, Amsterdam, 1969. – P. 32-43. Reprint.
195. Southwick C.H. Aggression among Nonhuman Primates // *Module*, 1972. – Vol. 23. – P. 1-23.
196. Stambach E. On social differentiation in groups of captive female hamadryas baboons // *Behav.*, 1978. – Vol. 67. – P. 322-338.
197. Stambach E., Kummer H. Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming // *Anim. Behav.*, 1982. – Vol. 30. – P. 964-971.
198. Stephen H.V., Mckel D.B. Factors affecting social behavior and reproductive success of male rhesus monkeys // *Inter. J. Primatol.*, 1978. – Vol. 8. – N 3. – P. 281-292.
199. Sugiura H., Shimooka Y., Tsuji Y. Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) // *Inter. J. Primatol.*, 2011. – Vol. 32. – N 6. – P. 1348-1366.
200. Sunderland N., Heffernan S., Thomson S., Hennessy A. Maternal parity affects neonatal survival rate in a colony of captive bred baboons (*Papio hamadryas*) // *J. Med. Primatol.*, 2008. – Vol. 37. – P. 223-228.
201. Swedell L. Affiliation among females in wild hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) // *Inter. J. Primatol.*, 2002. – Vol. 23. – N 6. – P. 1205-1226.
202. Swedell L., Hailemeskel G., Schreier A. composition and seasonality of diet in wild hamadryas baboons: Preliminary findings from Filoha // *Folia Primatol.*, 2008. – Vol. 79. – P. 476-490.

- 203.Swedell L., Plummer T. Hamadryas baboons as an analog for social evolution in *Homo erectus* // *Amer. J. Phys. Anthropol. Supplement*, 2009. – Vol. 48. – P. 362.
- 204.Swedell L., Plummer T. A Papionin multilevel society as a model for social evolution // *Int. J. Primatol.*, 2012. – Vol. 33. – P. 1165-1193.
- 205.Swedell L., Schreier A. Male aggression toward female in hamadryas baboons: conditioning, coercion and control // *Sexual coercion in primates: An evolutionary perspective on male aggression against females* / Ed. M. Muller, R. Wrangham. Harvard University Press, 2009. – P. 244-268.
- 206.Swedell L., Saunders J. Infant mortality, paternity certainty, and female reproductive strategies in hamadryas baboons // *Reproduction and fitness in baboons: Behavioral, ecological, and life history perspectives* / Eds.: L. Swedell, S.R. Leigh. New York. Springer, 2006. – P. 19-51.
- 207.Swedell L., Saunders J., Schreier A., Davis B., Tesfaye T., Pines M. Female «dispersal» in hamadryas baboons: Transfer among social units in a multilevel society // *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 2011. Vol. 145. – N 3. – P. 360–370.
- 208.Tanaka I., Takefushi H. Elimination of external parasites (Lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques // *Antropol. Science*, 1993. – Vol. 101. – P. 187-193.
- 209.Terry R.L. Primate grooming as a tension reduction mechanism // *J. Psychol.*, 1970. – Vol. 76. – P. 129-136.
- 210.Tiger L., Fox R. The zoological perspective in social science // *Perspectives on Human evolution*. N.Y., Chicago, San Francisco, 1972. – P. 348-357.
- 211.Tigges J., Gordon T.P., McClure H.M., Hall E.C., Peters A. Survival rate and life span of rhesus monkeys at the Yerkes Regional Primate Research Center // *Amer. J. Primatol.*, 1988. – Vol. 15. – P. 263-273.
- 212.Trivers R. Parental investment and sexual selection // *Sexual selection and the descent of man* / Ed.: B. Campbell. Chicago, 1972. – P. 136-179.

213. Van Hooff J.A.R.A.M., de Waal R. Aspects of an ethological analysis of polyadic agonistic interaction in a captive group of macaca fascicularis // Contemp. Primatol. 5th. Jnt. Congr. Primat. Nagoya, 1974, Basel, Karger, 1975. – P. 269-274.
214. Van Hooff J.A.R.A.M., van Schaik, C.P., Carel P. Male Bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate male // Behav., 1994. – Vol. 130. – N 3-4. – P. 309-337.
215. Vervaecke H., de Vries H., van Elsacker L. The pivotal role of rank in grooming and support behavior in a captive group of bonobos (*Pan paniscus*) // Behav., 2000. – Vol. 137. – P. 1463-1485.
216. Vicki K., Bentley-Condit, Smith E.O. Female dominance and female social relationships among yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) // Amer. J. Primatol., 1999. – Vol. 47. – N 4. – P. 321-334.
217. Vignaud P., Brunet M., Andossa L. Geology and paleontology of the Upper Miocene toros – memala hominid locality, Chad // Nature, 2002. – Vol. 418. – P. 152-155.
218. Uehara S., Hiraiwa H.M., Hosaka K., Hamai M. The fate of defeated alpha male chimpanzees in relation to their social networks // Primates, 1994. – Vol. 35. – P. 49-55.
219. Williams J.M, Lonsdorf E.V., Wilson M.L., Schumacher-Stankey J., Goodall J., Pusey A.E. Causes of death in the Kasekela chimpanzees of Gombe National Park, Tanzania // Amer. J. Primatol., 2008. – Vol. 70. – N 8. – P. 766-777.
220. Wilson A.P., Boelkins R.C. Evidence for seasonal variation in aggressive behaviour by *Macaca mulatta* // Anim. Behav., 1970. – Vol. 18. – P. 719-724.
221. Wrangham R.W. An ecological model of female-bonded primate groups // Behav., 1980. – Vol. 75. – P. 262-300.
222. Zindler R.E. A comparison of some social structures among *Papio hamadryas* and *Homo sapiens*. Abstr. 14th Congr. Primatol. Portland, Oregon,

- USA. 1972. – 85 p.
223. Zinner D. Relationships Between feeding time and food Intake in hamadryas Baboons (*Papio Hamadryas*) and the Value of Feeding Time as Predictor of Food Intake // *Zoo Biology*, 1999. – Vol. 18. – P. 495-505.
224. Zinner D., Deschner T. Sexual swelling in female hamadryas baboons after male take-overs: “deceptive” swelling as a possible female counter – strategy against infanticide // *Amer. J. Primatol.*, 2000. – Vol. 52. – P. 157-168.
225. Zinner D., Groeneveld L.F., Keller C., Roos C. Mitochondrial phylogeography of baboons (*Papio spp*). Indication for introgressive hybridization? // *BMC Evolutionary Biology*, 2009. – Vol. 9. – P. 83.
226. Zinner D., Pelaez F., Torkler F. Distribution and habitat associations of baboons (*Papio hamadryas*) in Central Eritrea // *Inter. J. Primatol.*, 2001. – Vol. 22. – P. 397-413.
227. Zuckermann S. The social life of monkeys and apes. London. 1932. – 356 p.