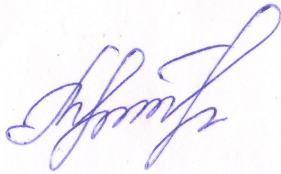


**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
МЕДИЦИНСКОЙ ПРИМАТОЛОГИИ» РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
МЕДИЦИНСКИХ НАУК**

На правах рукописи

УДК 572



**ПАЧУЛИЯ
Ирма Гивиевна**

**ИЗУЧЕНИЕ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПАВИАНОВ
ГАМАДРИЛОВ В СВЕТЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РАННИХ СТАДИЙ
АНТРОПОСОЦИОГЕНЕЗА**

03.03.02 – «антропология» по биологическим наукам

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Сочи – 2014

Работа выполнена в ФБГУ «Научно-исследовательском институте медицинской приматологии» РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
В.Г. Чалян
ФБГУ «НИИ медицинской приматологии»
РАН

Официальные оппоненты: доктор исторических наук
М.Л. Бутовская
Институт этнологии и антропологии РАН

доктор биологических наук
З.А. Зорина
МГУ имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет

Ведущая организация: Музей антропологии и этнографии имени
Петра Великого (Кунсткамера)
(Санкт-Петербург)

Защита состоится «5» марта 2014 г. в 14:00 на заседании Диссертационного совета Д 501.001.94 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 125009, г. Москва, ул. Моховая, д. 11, НИИ и Музей антропологии МГУ, аудитория 215.

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

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

Автореферат разослан «27» декабря 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



А.В. Сухова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение социального поведения павианов гамадрилов необходимо в свете реконструкции ранних стадий антропосоциогенеза. Существуют различные представления о путях социальной эволюции человека. По представлениям С. Лавджой ключевым событием ранней эволюции гоминин был переход к моногамии [Lovejoy, 1981]. В последующем это представление было скорректировано мнением, что у ранних гоминин могли отмечаться формы сериальной моногамии или умеренной полигамии [Бутовская, 2004]. Ранние гоминины также могли практиковать стратегию ограниченного промискуитета [Бутовская, Файнберг, 1993] и существовать в мультисамцовых группах [Бутовская, 1989]. Исходя из другой точки зрения, ранние гоминины имели исключительно гаремную организацию, сходную с таковой у современных павианов гамадрилов [Тих, 1970; Zindler, 1972]. Все чаще учеными рассматривается гипотеза «бабушек», согласно которой самки *Homo erectus* могли получать помощь в выращивании своего потомства от старых самок уже неспособных к репродукции [Hawkes, O'Connell, Blurton, 1997; Hawkes, O'Connell, Blurton, Alvares, Charnov, 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 [Бутовская, 2004]. Сведел с соавтором, предложили новую альтернативную модель эволюционного развития плио – плейстоценных гоминин, а именно *Homo erectus*. Модель авторов основывается на объединении гипотезы моногамии и гипотезы «бабушек» в единое целое [Swedell, Plummer, 2009, 2012]. Изучение социального поведения современных обезьян, прежде всего, павианов гамадрилов, выяснение преимуществ и недостатков их социального устройства может являться одним из главных подходов при решении вопроса социального устройства гомининных предков человека.

Исследование социальной структуры и поведения павианов гамадрилов представляет также общебиологический интерес с точки зрения решения их положения в номенклатуре [Jolly, 1993]. Огромное значение имеет изучение павианов гамадрилов, исходя из практических целей их разведения. Знание поведения павианов гамадрилов дает возможность правильного формирования групп в целях избегания агрессивного поведения особей, приводящего к серьезным травмам, и инбридинга.

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

Целью настоящего исследования явилось изучение поведения павианов га-

мадрилов для: 1. Использования полученных данных при реконструкции сообществ ранних гоминин. 2. 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. Впервые проведен целостный анализ социального поведения павианов гамадрилов, установлена преобладающая роль дружелюбного поведения по сравнению с агрессией в существовании 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. 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 приматологию, антропологию, 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 поведе-

ния 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. 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.

Апробация работы. Материалы конференции были доложены и обсуждены на Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы медицины и биологии в опытах на обезьянах», Сочи-А. (2007); Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии», Сочи-А. (2011); Международной научно - практической конференции «Проблемы комплексного изучения древних и современных популяций человека», Минск, Республика Беларусь (2010); Международной научно - практической конференции «Актуальные проблемы биомедицинской, исторической и социокультурной антропологии», Минск, Республика Беларусь (2011); V Всероссийской конференции по поведению животных, Москва (2012). На заседании научно-методического совета НИИ и Музея антропологии МГУ (2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них 4 статьи в

ведущих рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК РФ для защиты диссертации, 6 -в сборниках, 1 - тезис.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов и их обсуждения, заключения, выводов и списка литературы. Материалы диссертации изложены на 176 страницах и содержат 21 таблицу и 25 рисунков. Список литературы включает 227 наименований (50 на русском и 177 на иностранных языках).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе представлен обзор научных исследований, посвященных изучению социальной и пространственной структуры павианов гамадрилов, иерархии, и ее роли в организации поведения обезьян, основных паттернов социального поведения - агрессивного и аффилиативного, разведения и демографии обезьян, а также использования павианов гамадрилов в качестве модели для понимания человеческой эволюции.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдаемая группа павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*), содержалась в стандартной вольере площадью 600 кв.м. в питомнике обезьян Института медицинской приматологии РАН. 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 половозрелых самцов 12-13 лет, 6 старых самцов старше 14 лет и 6 почти взрослых самца 4-7 лет, а также ювенильные особи и детеныши. Все животные в группе были строго идентифицированы. В общей сложности было выполнено 600 часов наблюдения.

Для удобства регистрации изучаемые паттерны социального поведения, были разделены на категории. Были выделены следующие основные формы агрессивного поведения обезьян: угрозы, выпады, погони, толчки, удары, укусы и драки. При изучении груминга у гомо и гетеросексуальных пар отмечали частоту и продолжительность обыскивания как внутри, так и вне гарема. Все 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. Пространственная структура группы павианов гамадрилов оценивалась с помощью величины дистанции между фокальной особью и другим членом группы. Относительный ранг обезьян устанавливался на основании анализа поведения «вытеснения» и «избега-

ния», и вычислялся по формуле n/N , где n - количество вытесняемых животных, а N – общее число особей группы [Coelho, Bramblett, 1981]. 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. КНР x 12/ репродуктивный период. 2. КВД x 12/репродуктивный период.

В таблице 1 приведена численная характеристика экспериментальных животных. Наблюдения за группой проводились без вмешательства экспериментатора.

Таблица 1

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	17самцо 24самки	И.Г. Пачулия
Пространственной структуры	г. Сочи-Адлер, / 2007-2011	4-старше 14	7гаремов 12самцо 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
	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	И.Г. Пачулия
			7гаремов	

2.3. Основные методы наблюдений

Этологические наблюдения выполнялись согласно общепринятым методам наблюдений [Altmann, 1974] и в соответствии со специально разработанными методиками [Дерягина, Чалян, Мейшвили, Артомонов, Созинов, Бутовская, 1984; Дерягина, Бутовская, 2004]:

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 И ОБСУЖДЕНИЕ

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» и 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. В состав клана не входили неродственные один старый самец потерявший гарем по старости и два самца, имевшие по одной самке в гареме. Среди трех выделенных нами уровней организации наиболее устойчивой и неделимой являлась односамцовая единица или гарем. Модель типичной односамцовой единицы павианов гамадрилов при вольерных условиях содержания представлена на рисунке 1.

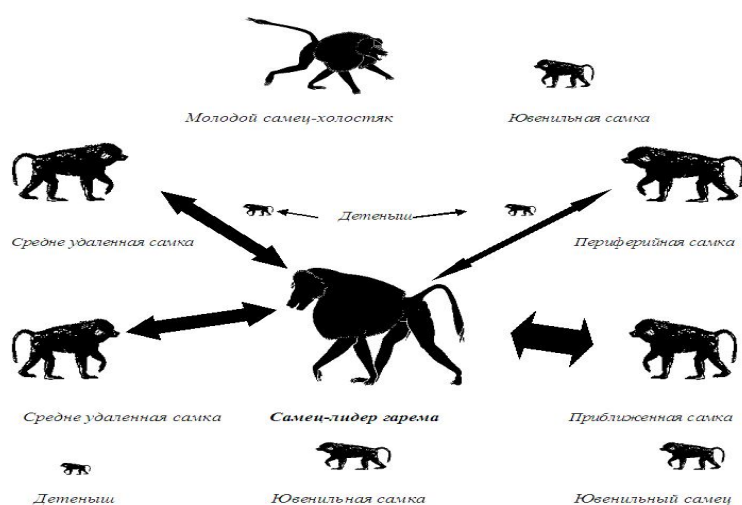


Рисунок 1. Социальная структура средней односамцовой единицы павианов гамадрилов

Примечание: Толщина черных стрелок показывает частоту обыскивания самки самца – лидера гарема. Длина черной стрелки пропорциональна среднему значению дистанции между самцом – лидером гарема и его самками.

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. 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, 1989]. Такое соответствие показывает, что изменчивость величины гаремов в пределах 1-6 самок является у павианов гамадрилов видоспецифическим признаком, неизбежно воспроизводящимся 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. Со-

гласно имеющимся представлениям самцы-лидеры в односамцовых единицах связаны с самками своего гарема прочными связями. 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. 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 мини социума, 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. 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.

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 исследователей в работах, которых также отмечалось ограниченность половых связей между близкородственными павианами гамадрилами [Чалян, Мейшвили, 1989; Файнберг, 1989].

3.2. Пространственная структура группы павианов гамадрилов

3.2.1 Пространственная структура гаремов

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 (78,8%). Предельное расстояние, на которое самки удалялись от своего самца – лидера гарема, составило 12м. Среднее расстояние между пространственными центрами двух разных односамцовых единиц в условиях вольеры составило 12,24 м. Несмотря на единообразие пространственного устройства всех односамцо-

вых единиц, они, тем не менее, могут быть разделены на две категории: компактные и рыхлые. Рыхлость и компактность гаремов является непосредственным проявлением когезии, свойственной особям одного гарема. 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 (критерий Манн-Уитни, $m=7$, $n=12$, $W=86$, $z=2,11$, $P<0,05$). Пространственное положение самок практически не оказывало влияния на репродуктивные показатели самок и выживаемость их детенышей. В среднем выживаемость детенышей приближенных самок составила 77,3%, средне удаленных самок – 67,7%, периферийных самок – 71,7%.

3.2.2. Пространственное положение самцов

Во время наблюдений не было отмечено случаев пребывания самцов на расстоянии меньше одного метра друг от друга. Крайне редко самцы сближались 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. 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. Установлено, что среднее расстояние между самцами разных пар сильно варьирует и зависит от качества 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. Межиндивидуальная дистанция у категории самцов – лидеров гаремов в среднем составила 12, 24 м. Наибольшее среднее расстояние друг между другом сохраняли старые одинокие самцы (13,15 м). Наблюдения

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

3.3. Иерархические отношения у павианов гамадрилов

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, Мейшвили, 1987]. Иерархические отношения половозрелых самцов тяготеют к линейности и испытывали сильное влияние возраста. Наиболее низкие ранги, по сравнению с двумя другими категориями самцов, имели молодые 5-7 летние холостяки. Старые самцы, уже не имевшие самок, занимали промежуточное положение в иерархии самцов. Наивысшее положение в иерархии самцов, также как и в иерархии группы в целом, занимали полновозрастные самцы – лидеры гаремов. Установлено, что с рангом и возрастом самцов тесно связан их гаремный статус и размеры гаремов. 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 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.

В результате анализа связи между иерархическим статусом и характеристиками социального поведения самцов было 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, $N=15$, $W=28$, $z=3,19$, $P < 0,001$).

Анализ иерархических отношений самок показывает, что в пределах своей половозрастной когорты самки могут иметь два ранга – внутристадный и внутригаремный. 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). Установлено, что возрастная динамика внутристадного ранга, в целом, соответствует возрастной динамике внутригаремного ранга. Результаты наблюдений показывают, что иерархические отношения самок, также как и самцов тесно связаны с уровнем агрессивности каждой самки. 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, по сравнению с самками с более низким иерархическим положением, высококоранговые 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 высококоранговых самок на возможность получения каких-то преимуществ, для себя и своих приближенных, минимально. Все самки, как высококоранговые, так и низкоранговые находятся в зависимом положении относительно своего самца – лидера. Поэтому возможность получения низкоранговыми самками агонистической поддержки для себя и потомства, определяется исключительно отношением к ним самца, а не отношением высококоранговых 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, ни по величине коэффициента нормальных родов, ни по выживаемости детенышей, различия между высоко - и низкоранговыми самками не достигают достоверного уровня. Обнаруженный факт отсутствия у самок связанных с рангом самок преимуществ должен рассматриваться как следствие гаремного устройства социальной организации павианов гамадрилов и подчиненного положения всех самок любого ранга относительно своего самца - лидера.

3.4. Агрессивное поведение павианов гамадрилов

3.4.1. Общая характеристика частоты и формы агрессии у павианов гамадрилов

Агрессия у павианов гамадрилов группы отмечалась в разных формах, но чаще всего она проявлялась в виде угроз, погонь и укусов. Неконтактная агрессия, составившая 69,5% всех случаев агрессивного поведения обезьян группы, отмечалась достоверно большем числе агрессивных взаимодействий, чем контактная агрессия

(критерий $\chi^2 = 197,5$, d.f.=1, $P < 0,001$).

3.4.2. Агрессивное поведение самцов

В целом, половозрелые самцы группы выступали в роли агрессоров достоверно большем количестве случаев, чем самки (критерий Манн – Уитни, $m=14$, $n=22$, $W=276,5$, $P < 0,001$). Неконтактная агрессия (угрозы, выпады, погони) отмечалась у самцов в достоверно большем числе случаев, чем контактная агрессия (критерий $\chi^2 = 153,4$, d.f.=1, $P < 0,001$). Обнаружены различия в преимущественной форме агрессии у самцов разного возраста и гаремного статуса. 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 в агрессивном поведении 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 всех возрастов были обезьяны всех имеющихся в группе половозрастных категорий – другие половозрелые самцы, самки, подростки и детеныши.

Наблюдения показали, что межсамцовая агрессия в целом составляет более половины (54%) всех агрессивных взаимодействий в группе. Наибольший уровень участия в конфликтах с другими самцами в целом, выступая, при этом, в основном в роли агрессора обнаружили все самцы – лидеры гаремов.

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 формализованные укусы в шею (47%) и угрозы (36%). 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 более высокая у пространственно очень близких пар самцов.

3.4.3. Агрессивное поведение самок

Аналогично самцам в поведении самок преобладали формы агрессии неопасного характера, прежде всего, угрозы, которые составили половину всех наблюдаемых случаев агрессивного поведения самок. В отличие от самцов, объектом агрессии самок являлись не самцы, а другие самки, подростки и детеныши. 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. Самки одного гарема, обыскивавшие друг друга с высокой частотой, то есть, более тесно связанные друг с другом, обнаруживали более высокую частоту взаимной агрессии. Аналогичная закономерность обнаруживается в отношении пар самок, не принадлежащих к одному и тому же гарему.

3.5. Последствия агрессии у павианов гамадрилов

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. Жертвами агрессии самцов чаще всего являлись детеныши, не достигшие годовалого возраста. Непосредственными причинами гибели детенышей в большинстве случаев являлись черепно-мозговые травмы (45% случаев), проникающие ранения (11% случаев), множественные раны (14% случаев) и разрывы печени (8% случаев).

3.6. Груминг у павианов гамадрилов

3.6.1. Груминг в социальной жизни самцов павианов гамадрилов

Установлено, что в груминге с партнершами - самками принимали участие все половозрелые самцы группы, независимо от возраста и наличия либо отсутствия собственного гарема. Наибольшую частоту случаев груминга с самками, демонстрировали самцы – лидеры гаремов, постоянными партнершами по грумингу которых были почти исключительно самки собственных гаремов. 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. Наличие либо отсутствие собственного гарема является фактором, определяю-

щим склонность самцов к грумингу с партнерами – самцами. В частности, самцы, имевшие собственные гаремы, достоверно реже вступали в груминг с другими самцами по сравнению с самцами, не имевшими гарема (Манн-Уитни, $m=7$, $n=7$, $W=33$, $p<0,05$). 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 груминг является отражением их социальной активности. Самцы, чаще обыскивающие других самцов, с высокой вероятностью чаще получают подобные услуги от других самцов. Представляется, что, груминг между партнерами самцами, наряду с другими формами их дружелюбного взаимодействия, такими как «реверанс», выполняет в условиях неволи в сообществах павианов крайне важную функцию, а именно обеспечение взаимной терпимости и целостности мужской части стада.

3.6.2. Груминг в социальной жизни самок павианов гамадрилов

У самок, также как и у самцов, груминг отмечался со всеми категориями взрослых членов группы обоего пола. Доля числа случаев груминга, при которых партнерами самок являлись собственные самцы – лидеры, составила 45,6%. 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. Кроме самца – лидера гарема важнейшими социальными партнерами каждой самки являются другие самки (38,9% случаев) и иные, кроме самца – лидера самцы группы. В большинстве случаев груминга между самками, обыскиванием занимались самки одного гарема (84,4% случаев). При этом активность самок в их дружелюбных взаимодействиях с самками не зависело от их качества взаимоотношений с самцом – лидером гарема. 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. Предполагается, что груминг, как форма проявления дружелюбных взаимоотношений между взрослыми членами группы обоего пола, способствует усилению взаимной терпимости и «размыванию» некоторых наиболее жестких видоспецифических норм поведения.

3.6.3. Груминг как критерий качества отношений у павианов гамадрилов

Обзор существующих в сообществе павианов гамадрилов связей по грумингу показывает, 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. Все имеющиеся в группе пары «отец и сын» поддерживали отношения по грумингу, которые соответствовали сильной, умеренной и очень слабой связи. Груминг между партнерами самцами выполняет в условиях неволи в сообществах павианов крайне важную функцию, а именно обеспечение взаимной терпимости и целостности мужской части стада. Для самок, фактором определяющим возможность возникновения высокого качества отношений является принадлежность к одному гарему.

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. Использованию павианов гамадрилов для создания модели сообщества ранних гоминин способствует 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 2м 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 самками 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

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

1. Чалян В.Г., *Пачулия И.Г.*, Мейшвили Н.В., Рожкова Я. Ю. Структурообразующая функция груминга у павианов гамадрилов // Российский физиологический журнал им. Сеченова. – 2010. – Вып. 96. № 9. – С. 936-942.
2. Chalyan V.G., *Pachuliya I.G.*, Meishvili N.V., Rozhkova YA.Yu. The Structure - Forming Function of Grooming in Hamadryas Baboons // Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2012. – V. 42. N. 2. – P. 200-204.
3. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., *Пачулия И.Г.* Изучение причин и структуры конфликтов у приматов // Научно - практический журнал. «Гуманизация образо-

вания». Сочи. – 2010. – № 2. – С. 83-91.

4. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Структура агрессии у павианов гамадрилов // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. – 2012. – №1. – С. 54-62.

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

5. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Структура группы и груминг у павианов гамадрилов // Сборник научных трудов «Актуальные вопросы антропологии». Минск. «Беларуская навука». – 2011. – Вып. 6. – С. 511-519.

6. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Влияние ранга на некоторые аспекты социального поведения у павианов гамадрилов // Сборник научных трудов «Актуальные вопросы антропологии». Минск. «Беларуская навука». – 2012. – Вып.7. – С. 327 – 334.

7. **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-А. – 2007. – С. 412-417.

8. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Корреляты репродуктивного успеха у самок павианов гамадрилов // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии. Материалы второй международной научной конференции. Сочи- А. – 2011. – Т. 2. – С. 289-295.

9. Рожкова Я.Ю., **Пачулия И.Г.**, Мейшвили Н.В., Чалян В.Г. Отцовское поведение, его типы и влияние на выживаемость детенышей у низших обезьян // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии. Материалы второй международной научной конференции. Сочи-А. – 2011. – Т. 2. – С. 262-267.

10. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Агрессивное поведение у павианов гамадрилов и павианов анубисов, содержащихся в вольерных условиях // Сборник научных статей. Харьковский зоологический парк. X. Оригинал. – 2010. – Вып. 5. – С. 175-177.

Материалы конференций

11. **Пачулия И.Г.**, Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Межсамцовая агрессия павианов гамадрилов в условиях вольерного содержания // V всероссийская конференция по поведению животных. – 2012 – С 147.