

СТРУКТУРА АГРЕССИИ У ПАВИАНОВ ГАМАДРИЛОВ

И.Г. Пачулия, В.Г. Чалян, Н.В. Мейшвили

Институт медицинской приматологии РАН, г. Сочи-А

Введение. В данной статье представлено исследование агрессивного поведения павианов гамадрилов как составляющей видоспецифического спектра их социального поведения. Структура и формы агрессивного поведения рассмотрены в контексте состава конфликтных пар, гендерной и возрастной принадлежности участников конфликта и их социального статуса.

Материалы и методы. Объектом исследования являлись павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*), содержащиеся в питомнике обезьян Института медицинской приматологии РАН. Наблюдения проводились в 2007–2009 гг. Группа соответствовала понятию «band», и включала в себя 7 односамцовых единиц или гаремов, объединенных вместе с самцами-холостяками в два клана. Для установления влияния состава участников конфликта на их структуру все особи, принимавшие участие в конфликтах, были разделены на 5 половозрастных категорий: 1) взрослые самцы, имеющие собственный гарем, 2) старые самцы, утратившие гарем, 3) почти взрослые 5–7 летние самцы, 4) взрослые самки, 5) неполовозрелые подростки и детеныши обоего пола.

Результаты и обсуждение. Результаты наблюдений показали, что наиболее агрессивную часть сообщества составляли половозрелые самцы, которые были агрессорами в 80% отмеченных случаев агрессии в группе. Самки выступали в роли агрессоров только в 21% случаев агрессивного поведения, подростки и детеныши никогда не являлись агрессорами по отношению к половозрелым животным обоего пола. Взрослые самцы, обладающие собственными гаремами, и занимающие верхнюю позицию в системе иерархии группы были агрессорами в 60% случаев отмеченных агрессивных взаимодействий. Такое соотношение числа случаев, в которых в роли агрессоров выступают особи разных половозрастных категорий, отражает, прежде всего, одну из наиболее ярких особенностей сообщества павианов гамадрилов – иерархичность организации и отношений. Существенную часть конфликтов в группе павианов гамадрилов составляли конфликты между самцами, сопровождающиеся межсамцовой агрессией. В поведении всех категорий животных мягкие формы агрессии (угрозы, выпады, погони, толчки) преобладали над опасной жесткой агрессией (удары, укусы, драки).

Заключение. Проведенное исследование позволяет оценить место и роль агрессии в функционировании социальной организации этих обезьян. В частности, показано, что структура, форма и направленность агрессии строго организованы в соответствии с иерархическим статусом, гендерной и структурной принадлежностью участников конфликта.

Ключевые слова: павианы гамадрилы, форма агрессии, иерархия, самцы, самки

Введение

Изучение социальной организации и поведения обезьян является практически единственным источником для реконструкции возможных путей развития общества в эволюционном прошлом человека [Бутовская, Файнберг, 1993]. Построение гипотетических моделей сообщества гоминидных предков человека требует привлечения сведений о сообществах современных видов приматов с разным уровнем сложности поведения и социаль-

ной организации. Павианы гамадрилы представляют в этом отношении особый интерес. Они обладают уникальным набором особенностей, включая наземный образ жизни, экологическую пластичность [Chalyan, Meishvili, 2003], сложность социальной организации и социальных отношений [Kummer, 1968; Kummer, et al., 1985], большой репертуар коммуникативных сигналов [Тих, 1970], высокий уровень манипуляционной активности [Дерягина, 1986] и способностей к кооперации и альтруизму [Chalyan, Meishvili, 2000]. Кроме

эволюционного аспекта, изучение поведения обезьян является возможностью исследовать биологические корни многих форм поведения человека, в частности, агрессивного поведения [Нухман, 2006; Soma et al., 2008; Veenema, 2009].

История исследований 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 [Тих, 1970]. В конце 1960-х – начале 1970-х годов Гансом Куммером и его учениками в Эфиопии была проведена серия полевых исследований социальной структуры и поведения павианов гамадрилов [Kummer, 1968; Kummer, 1971; Sigg et al., 1982], в результате которых было показано, что социальная организация павианов гамадрилов имеет 4 уровня: стада, группы, кланы и одно-самцовые единицы [Kummer, 1968; Abegglen, 1984]. В течение почти двух десятилетий проводилось изучение поведения павианов гамадрилов свободноживущих в Туапсинском и Гумистинском заказниках [Чалян, Мейшвили, 1989], которое показало, что павианы гамадрилы обладают способностью к воссозданию и восстановлению своей уникальной структуры [Chalyan, Meishvili, 2003]. Следует отметить, что исследования, посвященные изучению агрессии у павианов гамадрилов, немногочисленны [Бутовская, 1984; Дерягина, Бутовская, 1986; Gore, 1994; Judge, et al., 2006; Swedell, Schreier, 2009]. Целью нашего исследования является изучение агрессивного поведения павианов гамадрилов как составляющей видоспецифического спектра их социального поведения. Структура и формы агрессивного поведения будут исследованы в контексте состава конфликтных пар, гендерной и возрастной принадлежности участников конфликта и их социального статуса. Такой подход позволит установить место и роль агрессивного поведения в функционировании сложно организованного сообщества этих обезьян.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*), содержащиеся в стандартной вольере площадью 600 кв. м в питомнике обезьян Института медицинской приматологии РАН. 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 животные были перевезены в вольеры Адлерского питомника. Изучаемая нами группа представляла собой результат естественного развития одной из частей Туапсинского стада павианов гамадрилов.

Наблюдения проводились в 2007–2009 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, 5 старых самцов старше 18 лет и 4 почти взрослых самца 4–7 лет. С точки зрения социальной структуры группа соответствовала понятию «band», то есть «группа», и включала в себя 7 односамцовых единиц или гаремов, объединенных вместе с самцами-холостяками в два клана. Лидерами гаремов были 5 самцов 12–13 лет, в гаремах которых было от 4-х до 7 самок. Кроме того, два старых двадцатилетних самца сохранили по одной самке в своих гаремах. Все животные в группе имели индивидуальный номер и были идентифицированы. Для установления влияния состава участников конфликта на их структуру все особи, принимавшие участие в конфликтах, были разделены на 5 половозрелых категорий: 1) взрослые самцы, имеющие собственный гарем, 2) старые самцы, утратившие гарем, 3) почти взрослые 5–7 летние самцы, 4) взрослые самки, 5) неполовозрелые подростки и детеныши обоего пола.

Наблюдения осуществлялись с помощью стандартных этологических методик: сплошного протоколирования поведения особей группы и временного протоколирования поведения фокальных животных [Altmann, 1974; Дерягина и др., 1984]. В общей сложности было выполнено 600 часов наблюдения.

Для удобств анализа все формы агрессивного поведения были разделены на 7 категорий: угрозы, выпады, погони, толчки, удары, укусы, драки. Из выделенных категорий агрессивного поведения три – удары, укусы и драки – представляют собой жесткую агрессию высокой интенсивности (*severe aggression*), проявления которой могут быть реально опасны для здоровья и жизни противников. Исходя из этого мы использовали для совокупного обозначения такой агрессии термин «опасная агрессия». Соответственно, все остальные формы агрессивного поведения, в совокупности обозначены как «неопасная агрессия».

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием непараметрических критериев [Siegel, 1956].

Таблица 1. Структура агрессивных взаимодействий в зависимости от состава конфликтных пар у павианов гамадрилов

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
Старые самцы	29	24	26	0	35	3	17	2	136
Молодые самцы	22	13	20	0	39	4	10	0	108
Половозрелые самки	3	8	19	93	99	17	33	2	274
В целом у самцов	268	126	159	222	152	18	69	8	1022
В целом по группе	271	134	178	315	251	35	102	10	1296

Результаты

В табл. 1 показано число случаев агрессивного поведения павианов гамадрилов в зависимости от принадлежности агрессора и жертвы к одной из выделенных категорий. Как видно из таблицы, наиболее агрессивную часть сообщества составляли 7 взрослых самцов – лидеров гаремов, которые были агрессорами в 60% отмеченных в группе случаев агрессивных взаимодействий. Наименее агрессивными были 24 половозрелые самки группы, ответственные за 21% всех наблюдавшихся случаев агрессивного поведения. Пять старых самцов были агрессорами в 10.4% отмеченных агрессивных взаимодействий, 4 молодых самца – в 8.3% случаев. В целом половозрелые самцы группы, выступали в роли агрессоров в достоверно большем количестве случаев, чем самки (критерий Манн–Уитни, $t=15$, $n=22$, $W=276.5$, $P<0.001$). Число случаев агрессивного поведения у самцов – лидеров гаремов достоверно больше такового у других половозрелых самцов (критерий Манн–Уитни, $t=7$, $n=8$, $W=36$, $P<0.05$). Старые самцы не отличались в этом отношении от молодых холостяков (критерий Манн–Уитни, $t=4$, $n=4$, $W=16$, $P>0.05$).

Структура агрессии половозрелых самцов с точки зрения ее направленности, то есть числа агрессивных проявлений, адресованных особям разных категорий, достоверно отличалась от таковой половозрелых самок (критерий χ квадрат = 183.6, $d.f. = 8$, $P<0.001$). В 54% случаев объектом агрессии самцов являлись другие самцы, в 37% случаев – взрослые самки и в 9% случаев – подростки и детеныши. Объектом агрессии самок являлись самки соседних гаремов (36%), самки своего гарема (33% случаев), подростки обоего пола (12%) и молодые самцы холостяки (7%). Имелись достоверные отличия в числе случаев агрессивных проявлений, адресованных особям различных категорий у самцов-лидеров гаремов и старых самцов (χ квадрат = 81.5, $d.f. = 8$, $P<0.001$), самцов-лидеров гаремов и молодых самцов (χ квадрат = 88.8, $d.f. = 8$, $P<0.001$). Объектом агрессии самцов-лидеров гаремов чаще являлись самки собственных гаремов (28.5% случаев) и другие самцы-лидеры гаремов (27.8% случаев). Объектом агрессии старых самцов являлись преимущественно самки из гаремов других самцов (35%), самцы-лидеры гаремов (21.3%), молодые самцы-холостяки (19%) и другие старые

Таблица 2. Формы агрессивных взаимодействий у павианов гамадрилов

Агрессоры	угрозы	выпады	погоны	толчки	удары	укусы	драки	Неопасная агрессия	Опасная агрессия	всего
Самцы-лидеры гаремов	256	35	232	9	4	168	74	532	246	778
Старые самцы	62	2	48	1	0	10	13	113	23	136
Молодые самцы	36	4	34	3	0	23	8	77	31	108
Половозрелые самки	139	23	30	11	16	41	14	203	71	274
В целом у самцов	354	41	314	13	4	201	95	722	300	1022
В целом по группе	493	64	344	24	20	242	109	925	371	1296

самцы (17.6%). Структура агрессии старых самцов с точки зрения ее направленности не отличалась от структуры агрессии молодых самцов (χ квадрат = 6.1, d.f. = 8, $P > 0.05$).

В табл. 2 представлена структура агрессивных взаимодействий павианов гамадрилов, рассмотренных с точки зрения формы агрессии, вне зависимости от того, на кого эта агрессия направлена. Хотя в целом по группе угрозы у павианов отмечались чаще, чем другие формы агрессии, а неопасная агрессия преобладала над опасной жесткой агрессией (по самцам: Вилкоксон, $T^* = 120$, $N = 15$, $P < 0.001$; по самкам: Вилкоксон, $T^* = 208.5$, $N = 20$, $P < 0.001$), тем не менее, имелись различия между категориями обезьян в структуре агрессии по формам агрессивных проявлений. В частности, имелись достоверные различия между самцами и самками в числе случаев различных форм агрессивного поведения (критерий χ квадрат = 112.3, d.f. = 6, $P < 0.001$). Более того, имелись достоверные различия в форме агрессивных проявлений, демонстрируемых самцами-лидерами гаремов и старыми самцами (χ квадрат = 22.0, d.f. = 6, $P < 0.01$), самцами-лидерами гаремов и самками (χ квадрат = 99.8, d.f. = 6, $P < 0.001$), старыми сам-

цами и молодыми самцами-холостяками (χ квадрат = 14.2, d.f. = 6, $P < 0.05$), старыми самцами и самками (χ квадрат = 54.1, d.f. = 6, $P < 0.001$), молодыми самцами и самками (χ квадрат = 36.2, d.f. = 6, $P < 0.001$). Из всех категорий обезьян доля опасной контактной агрессии была наибольшей в агрессивном поведении самцов-лидеров гаремов (32%), и наименьшей у старых самцов (10%). У самок доля опасной агрессии составила 26%. Анализ наиболее часто отмечавшихся форм агрессивного поведения в зависимости от того, на кого это поведение направлено (рис.1, 2), показывает тесную связь между направленностью и формой агрессии. Имелись достоверные отличия в формах агрессивного поведения самцов, направленного на других самцов, либо на самок (критерий χ квадрат = 259.3, d.f. = 3, $P < 0.001$), а также в формах агрессивного поведения самцов, направленного на самок, либо на детенышей и подростков (критерий χ квадрат = 50.7, d.f. = 3, $P < 0.001$). Среди форм агрессивного поведения самцов, направленного на других самцов, преобладали погони (39%) и угрозы (38%), хотя часто отмечались и драки (17.4%). В агрессивном поведении самцов, адресованном самкам, преобладающей

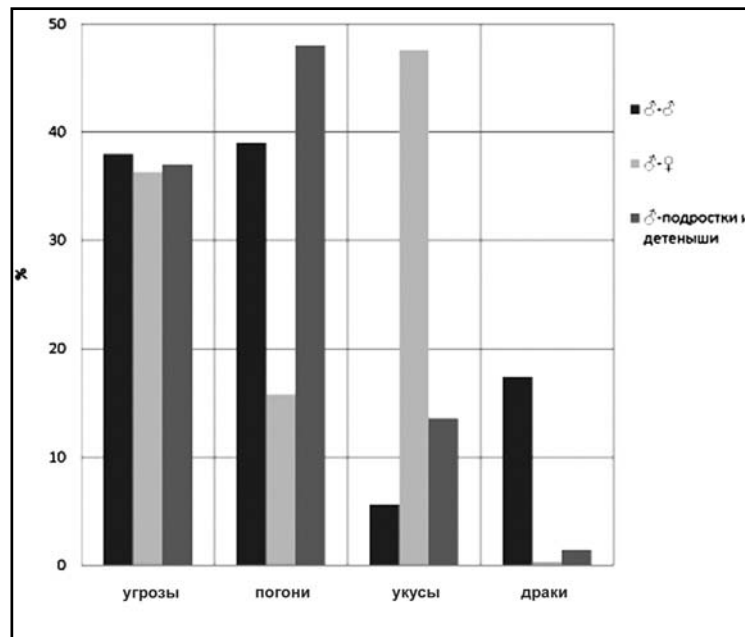


Рис. 1. Направленность и форма агрессии самцов к членам группы

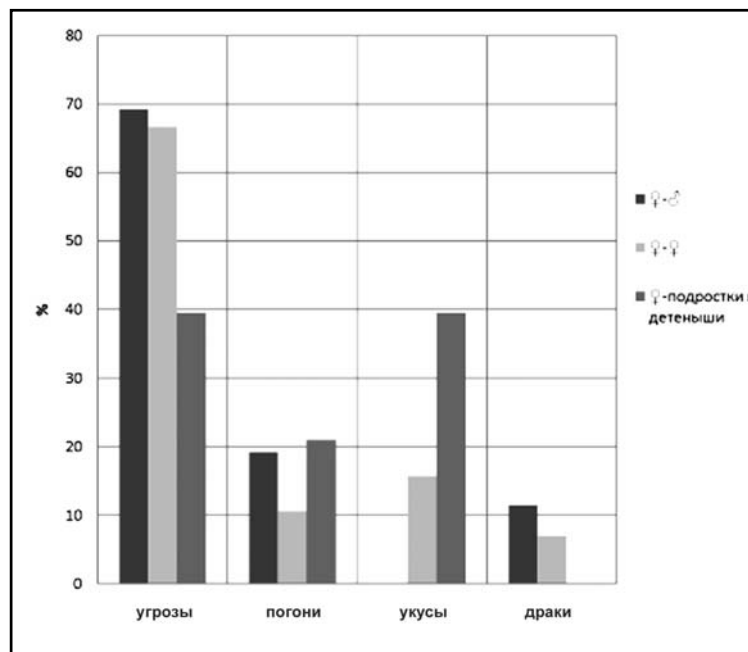


Рис. 2. Направленность и форма агрессии самок к членам группы

формой были укусы (47%) и угрозы (36%). Имелись достоверные отличия в формах агрессивного поведения самцов-лидеров гаремов по отношению к другим самцам-лидерам, либо по отношению к молодым самцам (χ квадрат=32.4, d.f.=3, $P<0.001$), по отношению к другим самцам-лидерам или старым самцам (χ квадрат=41.7, d.f.=3, $P<0.001$), по отношению к старым или молодым самцам (χ квадрат = 10.4, d.f.=3, $P<0.02$). Аналогично имелись достоверные отличия в формах агрессивного поведения, направляемого самцами-лидерами гаремов самкам своего гарема, либо чужого гарема (χ квадрат=30.6, d.f.=3, $P<0.001$). Анализ форм агрессивного поведения самок показывает, что структура их агрессивного поведения, адресованного взрослым животным – другим самкам и самцам сходна. В этих случаях с высокой частотой отмечаются угрозы (50% случаев).

Обсуждение

Агрессивное поведение играет очень важную роль в существовании сообщества павианов гамадрилов. Конфликты между членами группы, либо между членами соседних групп, сопровождающиеся громкими криками участников и сочувствующих им наблюдателей, представляют собой примечательную и неотъемлемую часть социальной жизни этих обезьян. Тем не менее, агрессия проявляется у павианов гамадрилов 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 павианов гамадрилов, включая драки и укусы, крайне редко завершаются травмами их участников. За трехлетний период наблюдений ни одно из отмеченных в группе 1296 агрессивных взаимодействий не привело к ранению, которое потребовало бы вмешательства ветеринаров. Вместе с тем, сравнительный анализ показывает, что особи различных половозрастных и социальных категорий вносят различный вклад в агрессивную составляющую социальной жизни павианов. Основными агрессорами у павианов гамадрилов, безусловно, являются самцы. 16 половозрелых самцов группы были агрессорами в 79% всех отмеченных случаев агрессивного поведения, 24 половозрелые самки выступали в роли агрессоров только в 21% случаев агрессивного поведения, подростки и детеныши никогда не являлись агрессорами по отношению к более старшим половозрелым животным обоего пола. Такое соотношение

числа случаев, в которых в роли агрессоров выступают особи разных половозрастных категорий, отражает, прежде всего, одну из наиболее ярких особенностей сообщества павианов гамадрилов – иерархичность организации и отношений. Она выражается в разделении сообщества на три иерархически подчиненные когорты – 1) самцов, 2) самок, 3) подростков и детенышей [Chalyan, Meishvili, 2001]. В доминирующей над двумя другими когортами когорте самцов имеется своя иерархия, на вершине которой находятся обладающие собственными гаремами самцы 9–16 летнего возраста. Взрослые самцы, обладающие собственными гаремами, и занимающие верхнюю позицию в системе иерархии группы являлись агрессорами в 60% случаев отмеченных агрессивных взаимодействий и представляли собой, таким образом, наиболее агрессивную часть сообщества павианов гамадрилов. Утратившие собственный гарем старые самцы и, особенно, относительно недавно вступившие в иерархию самцов молодые самцы-холостяки, занимают относительно них подчиненное положение. Возрастная динамика агрессивности самцов павианов гамадрилов соответствует возрастной динамике их иерархического и репродуктивного статуса [Chalyan, Meishvili, 2001], и, по-видимому, связана с возрастной динамикой уровня тестостерона. Исследования показали, что высокий уровень тестостерона определяет доминантное поведение у грызунов и приматов [Alberts et al., 1992; Giammanko, et al., 2005] и, что имеется возрастная динамика уровня тестостерона [Beehner et al., 2009]. Обнаружена также возрастная динамика репродуктивного и иерархического статуса самцов горилл и макаков резусов [Stoinski et al., 2002; Bercovitch et al., 2003]. Кроме того, связь социального статуса самцов павианов гамадрилов с их возрастом обнаружена в исследовании павианов гамадрилов [Romero, Castellanos, 2010].

Принадлежность к когорте самцов и соответствующий статус в этой когорте определяет возможности самцов направлять агрессию на особей двух других когорт. Как показали наблюдения, объектом агрессии самцов-лидеров гаремов, старых самцов и молодых холостяков могут являться другие взрослые самцы, а также самки, подростки и детеныши. При этом частота агрессивных взаимодействий, в которых в роли агрессоров выступают самцы, и их форма тесно связаны с характером отношений, связывающих агрессора и жертву, с половозрастной и социальной принадлежностью жертвы. Так, для 7 самцов-лидеров одно-самцовых единиц, главным объектом агрессии являлись самки собственного гарема. Направленная на самок своего гарема агрессия сам-

цов инструментальна по своему характеру. Она связана с управлением поведением самок и поддержанием пространственного единства гарема. Следует отметить, что агрессивное управление самцами поведением самок, обозначаемое термином «поведение пастбы» (herding behavior), отмечается у многих видов обезьян (Harcourt, 1978; Sicotte, 1993; Sindha et al., 2005; Smut, Smuts, 1993; Fashing, 2001). Наиболее сильно оно выражено у павианов гамадрилов, у которых оно рассматривается в качестве важнейшей составляющей и условия целостности гаремов [Swedell, Schreier, 2009]. При этом наиболее часто демонстрируемые 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 пастбы 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.

Существенную часть конфликтов в группе павианов гамадрилов составляют конфликты между самцами, сопровождающиеся межсамцовой агрессией. Наблюдения показали, что межсамцовая агрессия в целом составляет более половины (54%) всех агрессивных взаимодействий в группе. Большинство отмечающихся агрессивных взаимодействий самцов имеют форму угроз и погонь и не представляют серьезной опасности для противников. Тем не менее, время от времени отмечаются драки между самцами, которые, однако, практически никогда не бывают кровопролитными. В целом, межсамцовая агрессия, 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. Направленная на других самцов агрессия 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 неизбежным атрибутом положения хозяина гарема, контролирующего с помощью агрессивного поведения поведение самцов-конкурентов из ближнего окружения. У молодых самцов, находящихся на стадии бурного физического и социального созревания, обнаруживается сопос-

тавимая с показателями самцов-лидеров гаремов жесткость агрессивных проявлений, направленных на других самцов. 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.

Анализ агрессивного поведения самок павианов гамадрилов показывает, что в их поведении, также как у самцов преобладают формы агрессии неопасного характера, прежде всего, угрозы, составляющие 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. Агрессивные проявления самок, адресованные половозрелым самцам, отмечались крайне редко. При этом, в роли объектов агрессии самок практически всегда выступали молодые самцы-холостяки. Обращает на себя внимание также факт отсутствия достоверных различий в числе агрессивных проявлений, адресованных самками самкам своего и чужих гаремов. По нашему мнению, этот факт может быть подтверждением того, что когорта самок в стаде павианов гамадрилов в определенной мере обладает некоторыми свойствами, типичными для обезьян с выраженной матрилинейной структурой [Чалян и др., 1997], в частности, обладает определенными целостностью и единством.

Заключение

Павианы гамадрилы обладают уникальной социальной организацией, построенной на принципах многоуровневости, патрилокальности и жесткости иерархических отношений. Проведенное исследование позволяет оценить место и роль агрессии в функционировании социальной организации этих обезьян. В частности, показано, что структура, форма и направленность агрессии строго организованы в соответствии с иерархическим статусом, гендерной и структурной принадлежностью участников конфликта.

Библиография

- Бутовская М.Л. О формах проявления агрессивного поведения у самцов павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) в связи с проблемами антропогенеза // Вопросы антропологии, 1984. Вып. 74. С. 121–129.
- Бутовская М.Л., Файнберг, Л.А. У истоков человеческого общества. Поведенческие аспекты человеческого общества. М.: Наука, 1993.
- Дерягина М.А., Бутовская М.Л. Эволюция манипуляционной активности и агрессивного поведения приматов и проблемы антропогенеза // Вопросы антропологии, 1986. Вып. 76. С. 14–25.
- 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.
- Дерягина М.А. Манипуляционная активность приматов (Этологический анализ в связи с проблемами антропогенеза). М.: Наука, 1986.
- Тух Н.А. Предыстория общества (Сравнительно-психологическое исследование). Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1970.
- Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Демографические характеристики стада приматов как модель аналогичных образований у ранних гоминид // Советская этнография, 1989. № 2. С. 115–122.
- Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., Бутовская М.Л. Роль самок в функционировании сообщества у павианов гамадрилов: 1. Иерархия доминирования самок в условиях Гумистинского заказника // Вестник антропологии. Альманах. Вып. 3. М., 1997. С. 126–137.
- Abegglen, J.J. On Socialization in Hamadryas Baboons. London: Associated University Press, 1984.
- Alberts S.C., Sapolsky R.M., Altmann J. Behavioral, endocrine, and immunological correlates of immigration by an aggressive male into a natural primate group // Hormones and Behavior, 1992. Vol. 26 (2). P. 167–178.
- Altmann J. Observational study: sampling methods // Behaviour, 1974. Vol. 49. P. 227–267.
- Beehner J., Cesquiere L., Seyfarth R.M., Cheney D.L., Alberts S.C., Altmann J. Testosterone related to age and life-history stages in male baboons and geladas // Hormones and Behavior, 2009. Vol. 56. P. 472–480.
- Bercovitch F. B., Widdig A., Trefilof A., Kessler M.J., Bernard J.D., Schmidtke J., Nurnberg P., Krawczak M. A longitudinal study of age-specific reproductive output and body condition among male rhesus macaques, *Macaca mulatta* // Naturwissenschaften, 2003. Vol. 90. P. 309–312.
- Chalyan V.G., Meishvili, N.V. The cases of cooperation and altruism in free-ranging hamadryas baboons // Antropologie, 2000. Vol. XXXVIII (2). P. 187–193.
- Chalyan V.G., Meishvili N.V. Hierarchical relationships in free-ranging hamadryas baboon males // Baltic. J. Lab. Anim. Sci., 2001, P. 74–80.
- Chalyan V.G., Meishvili, N.V. Study of social structure in free-ranging hamadryas baboons // Antropologie, 2003. Vol. XLI. N 1–2. P. 25–30.
- Fashing P.J. Male and female strategies during intergroup encounters in guerezas (*Colobus guereza*): evidence for resource defense mediated through males and comparison with other primates // Behav. Ecol. Sociobiol., 2001. Vol. 50. P. 219–230.
- Giammanco M., Tabacchi G., Giammanco S., Di Majo D., LaGuardia, M. Testosterone and aggressiveness // Med. Sci. Monit., 2005. Vol. 11. P. 136–145.
- Gore M.A. Dyadic and triadic aggression in adult female rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, and *Hamadryas baboons*, *Papio hamadryas* // Animal Behaviour., 1994. Vol. 48. P. 385–392.
- Harcourt A.H. Strategies of Emigration and Transfer by Primates, with particular References to Gorillas // Zeitschrift fur Tierpsychologie, 1978. Vol. 48. P. 401–420.
- Huffman K.L. Social conflicts models: can they inform as about human psychopathology? // Horm. Behav., 2006. Vol. 50. P. 640–646.
- Judge P.G., Griffaton, N.S., Fincke, A.M. Conflict management by hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) during crowding: a tension-reduction strategy // Am. J. Primatol., 2006. Vol. 68. N 1. P. 993–1006.
- Kummer H. Social organization of hamadryas baboons: a field study. Chicago: University of Chicago Press, 1986.
- Kummer H., Banaja A.A., Abo-Kwatwa, A.N., Gandour, A.M. Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian hamadryas baboons // Folia Primatologica, 1985. Vol. 45. P. 1–8.
- Romero T., Castellanos, M.A. Dominance relationships among male hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) // Journal of Ethology, 2010. Vol. 28. N 1. P. 113–121.
- Sicotte P. Inter-group encounters and female transfer in mountain gorillas: influence of group composition on male behavior // American Journal of Primatology, 1993. Vol. 30. N P. 21–36.
- Siegel S. Nonparametric statistics for the behavioral science. New York: Mc Graw. Hill. 1956.
- 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.
- Sinha A., Mukhopaladhyay K., Datta-Roy A., Ram S. Ecology proposes, behavior disposes: Ecological variability in social organization and male behavioural strategies among wild bonnet macaques // Current Science, 2005. Vol. 89 (7). P. 1166–1178.
- 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.
- Soma K.K., Scott M.A.L., Newman A.E.M., Charlier Th.D., Demas G.E. Novel mechanisms for neuroendocrine regulation of aggression // Frontier in Neuroendocrinology, 2008. Vol. 29. N 4. P. 476–489.
- Stoinski T.S., Czekala N., Lukas K.E., Maple T.L. Urinary androgen and corticoid levels in captive male Western lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*): Age- and social-related differences // American Journal of Primatology, 2002. Vol. 56(2) P. 73–87.

Swedell L., Schreier A. Male aggression towards females in Hamadryas baboons: Conditioning coercion and control // Sexual coercion in Primates: An Evolutionary Perspective on Male Aggression Against Females. M. Muller R. Wrangham (eds). Harvard University Press, 2009. P. 244–268.

Veenema A.H. Early life stress, the development of aggression and neuroendocrine and neurobiological

correlates: What can we learn from animal models? // Frontiers in Neuroendocrinology, 2009. Vol. 30. P. 497–518.

Контактная информация:

Пачулия Ирина Гивиевна: e-mail: irma-1983@mail.ru.

Тел. 8 918 609 42 26;

Чалян Валерий Гургенович: e-mail: vg_chalyan@mail.ru.

Тел. 8 928 446 74 77;

Мейшвили Натела Владимировна: e-mail: natela.prim@list.ru.

Тел. 8 928 447 05 49.

THE STRUCTURE OF AGGRESSION IN HAMADRYAS BABOONS

I.G. Pachuliya, V.G.Chalyan, N.G. Meishvili

Institute of Medical Primatology, RAMS

Introduction. *The results of the study of hamadryas baboons' aggressive behavior as a component of species-specific spectrum of their social behavior are considered in the context of conflict pairs' membership as well as gender and age characteristics of conflicting pairs and their social status.*

Materials and methods. *The investigation was carried out on hamadryas baboons kept in the colony of the Institute of Medical Primatology, RAMS. The observation was performed in 2007-2009. The group considered as a «band», included seven one-male units or harems combined in two clans together with the bachelor males. To establish the influence of conflict participants on their structure all the participant of conflicts were divided into 5 categories according to their age and sex: adult males having their own harems, 2) old males who lost their harem, 3) sub-adult males 5-7 years old, 4) adult females, 5) sub-adults and infants of both sexes.*

Results and discussion. *The results of the three-years-study of the structure of aggressive behavior in hamadryas baboons kept in coral conditions in the monkey colony at the Institute of Medical Primatology, RAMS, are presented. The results show that the most aggressive part of the community, which accounted for 80% of aggressive manifestations in the group, included sexually mature adult males. Females accounted only for 21% of aggressive behavior; the sub-adults and infants never showed aggression towards the adult individuals, both females and males. The adult males having their own harems and a high status in the group hierarchy acted as aggressors only in 60% of aggressive relationships. Such a proportion in the number of cases in which individuals of different age and sex display aggressive behavior, reflects first of all one of the most impressive characteristics of hamadryas baboons' society – the hierarchy in their social organization and relations. Soft forms of aggression in the behavior of all categories of animals (threat, attack, chase and thrusts) were predominating over a dangerous hard aggression (hitting, biting, and fighting). The form and frequency of aggressive manifestations were strictly related to the characteristics of relationships between the aggressor and the victim and also with sex, age and social position of the victim.*

Conclusion. *The investigation allows estimating the role of aggression in the functioning of the social organization of these monkeys. It was shown that the form, structure and the direction of conflicts are strictly organized according to the hierarchical status, as well as the gender and structural characteristics of conflict participants.*

Keywords: *hamadryas baboons, form of aggression, hierarchy, males, females*