

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ САМЦОВ И ДЕТЕНЬШЕЙ У МАКАКОВ И ПАВИАНОВ (СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

Я.Ю. Липина, Н.В. Мейшвили, В.Г. Чалян

ФГБУ «Научно-исследовательский институт медицинский приматологии», Сочи-Адлер

*Отцовская забота, в целом, нехарактерна для самцов млекопитающих и в основном ассоциирована с моногамией. Забота о детенышах у самцов приматов также тесно связана с моногамией, но необязательно с генетическим отцовством. Она не только повышает выживаемость детенышей в группе, но и служит для установления или укрепления связи с самкой-матерью детеныша. Особенно это характерно для мультисамцовых сообществ, в которых самцу почти невозможно определить, является ли данный детеныш его собственным. Были проведены наблюдения за макаками резусами (*Macaca mulatta*), макаками яванскими (*Macaca fascicularis*), макаками лапундерами (*Macaca nemestrina*), павианами гамадрилами (*Papio hamadryas*), павианами анубисами (*Papio anubis*). Проводилось исследование групп разнополых животных, в которых на момент наблюдения имелся хотя бы один взрослый самец и хотя бы один детеныш в возрасте от 2 недель до 1 года. При проведении исследования были использованы стандартные этологические методики и методы статистической обработки данных. В общей сложности, у 44.5% всех наблюдавшихся самцов отношение к детенышу было полностью индифферентным. С наиболее высокой частотой с детенышами взаимодействовали самцы макаков яванских, с наиболее низкой частотой - самцы павианов гамадрилов. Наибольший процент игнорирований показали макаки лапундеры, наименьший – павианы анубисы. Аффiliationные взаимодействия были наиболее частыми у обоих видов павианов, а у макаков лапундеров не наблюдались. Суммарное проявление агрессивности к детенышу было максимальным у макаков яванских и лапундеров, а остальные три вида показывали примерно равный, вдвое меньший, уровень. Выживаемость детенышей в среднем составила: у макаков резусов 81.12%, у макаков яванских 82.54%, у макаков лапундеров 58.66%, у павианов гамадрилов 73.24% и у павианов анубисов 79.03%. Таким образом, можно видеть, насколько разными могут быть стратегии родительского поведения самцов приматов. Очевидно, что отцовское поведение каждого отдельного самца может меняться, как под воздействием различных факторов, так и по отношению к каждому отдельному детенышу.*

Ключевые слова: антропология, приматология, макаки, павианы, самцы, детеныши, выживаемость, родительское поведение

Введение

Отцовское поведение, то есть направленное на родного детеныша поведение самца, широко распространено, например, у птиц и проявляется, как правило, в снабжении пищей и защите, то есть повышает выживаемость потомства. Для самцов млекопитающих возможности проявления заботы о потомстве ограничены, поскольку детенышей почти полностью опекает самка-мать, сначала во время беременности, затем в период послеродового вскармливания. К тому же, у самца, не занятого заботой о детенышах, больше возможностей для поиска других партнерш для спарива-

ния. Таким образом, отцовская забота в целом нехарактерна для самцов млекопитающих, и, действительно, она проявляется менее чем у 10% видов [Makwana, 1978]. Отцовская забота, повышающая выживаемость потомства, осуществляется, если она не влияет на возможность спаривания самца с другими самками и, если высока вероятность того, что потомство является родным для этого самца. То есть, отцовская забота у млекопитающих в основном ассоциирована с моногамией.

У приматов забота самца о потомстве распространена гораздо больше, чем в целом у млекопитающих, примерно у 40% видов [Frederick,

1998]. Интенсивная самцовая забота о детенышах у приматов также тесно связана с моногамией, но не обязательно с генетическим отцовством. Забота самцов не только повышает выживаемость детенышей в группе, но и служит для установления или укрепления связи с самкой-матерью детеныша для последующего спаривания с ней и большей уверенности в собственном отцовстве.

Особенно это характерно для мультисамцовых сообществ приматов с промискуитетным спариванием, в которых не только самцы спариваются с несколькими самками, но и самки имеют нескольких партнеров. В таких группах самцу почти невозможно определить, является ли данный детеныш его собственным [Charpentier et al., 2008]. Для павианов, например, показано, что во время социальных конфликтов детеныши получают поддержку и защиту преимущественно от своих заботящихся самцов, что детеныши находятся в непосредственной близости к заботящемуся самцу на переправах через воду, когда высок риск нападения хищников [Moscovice et al., 2009]. При этом заботящиеся самцы, хотя и могли бы быть отцами этих детенышей, фактически заботились о чужих детенышах, поскольку в данном исследовании только 35% молодых павианов имели отцов, находящихся в группе, и эти отцы составляли всего 25% от общего количества самцов группы. При изучении поведения макаков маготов (*Macaca sylvanus*) в природе было замечено, что взаимодействия между самцами и детенышами довольно частые, что необычно для рода *Macaca* [Deag, 1980]. Самцы нередко садились тесно с самками с детенышами, брали детеныша. С детенышами редко обращались грубо, но при конфликтах взрослых особей детеныши страдали чаще, чем, например, подростки. Также присутствие детеныша при взаимодействии двух самцов между собой определяло во многом характер этих взаимодействий: при наличии детеныша они проходили более мирно. Но даже наличие родственной связи между самцом и детенышем у маготов не всегда определяло аффилиативный характер взаимодействий между ними [Taub, 1980].

С другой стороны, самцы, по крайней мере, некоторых видов с мультисамцовой социальной организацией могут каким-то образом определять наличие родства с детенышами и проявлять отцовскую заботу в форме поддержки при нападении других особей. Подобная избирательность отмечена у павианов бабуинов (*Papio cynocephalus*), лангуров хануманов (*Presbytis entellus*), мандрилов (*Mandrillus sphenax*), дымчатых мангабеев (*Cercocebus atys*).

При возникновении конфликтов самцы бабуинов помогали своим собственным детенышам

значительно чаще, чем неродственным [Buchan et al., 2003]. 12 из 15 самцов, которые могли помочь как своему, так и чужому детенышу, больше заботились о своем. В 69 случаях самцы оказывали агрессивную поддержку в конфликте, нападая на обидчика, собственному детенышу и только в 4 – неродственному.

В 65% случаев нападения на детенышей у лангуров защиту осуществляли взрослые самцы [Borries et al., 1999]. Защищал детеныша, как правило, отец или тот самец, который был резидентным на момент вероятного зачатия детеныша. Самцы, которые вошли в группу много позже зачатия детеныша, могли нападать на детеныша и никогда не были замечены в его защите.

У мандрилов отцовское поведение почти полностью выражено в защите [Laidre, Yorzinski, 2008]. При отсутствии отца вовлеченность потомка в конфликты возрастает. Защитное поведение самцов мандрилов отмечается в различных социальных условиях (в гаремных группах и в мультисамцовых), в различных экологических условиях (в клетках и в вольерах), отсутствует, когда самец не является отцом детеныша, и проявляется редко, когда вероятность отцовства низкая.

Более молодые и высокоранговые самцы-иммигранты мангабеев более склонны к совершенной инфантицида, чем самцы старшего возраста и более низкого ранга, особенно если отец не защищает детеныша [Fruteau et al., 2010]. Потенциальные отцы защищали детенышей и самок при вторжении самцов-иммигрантов в течение всего периода зависимости детенышей. Подобная защита была настолько эффективна, что из семи детенышей погиб только один.

Поскольку отцовская забота распространена у приматов не только в моногамных, но и в мультисамцовых группах, эта форма поведения должна приносить пользу самцам. Во-первых, помощь самца сокращает энергетические затраты самки на выращивание детеныша, сокращает межродовые интервалы, и, таким образом, самец может произвести больше потомства от этой самки. Во-вторых, самец, заботясь о потомстве, повышает его выживаемость [Woodroffe, Vincent, 1994]. Отмечено, что у тех видов приматов, где самцы оказывают помощь в заботе о детенышах, выше уровень выживаемости потомства и короче межродовые интервалы у самок, по сравнению с теми видами, где только самки заботятся о детенышах [Mitani, Watts, 1997].

Чаще всего отцовская забота у приматов проявляется в защите детеныша в течение первого года жизни не только от хищников, но и от других особей того же вида [Charpentier et al., 2008]. Самцы препятствуют участию детеныша во внутри-

групповых конфликтах или по отношению к новорожденным, защищают их от инфантицида. Такое поведение самца может как снижать воздействие стрессовых факторов на детеныша, так и служить примером для его социализации. Кроме того, отец, как правило, более терпим к присутствию рядом с ним во время кормления собственного детеныша, по сравнению с другими членами группы, при этом детеныш не только лучше питается, получая доступ к большему количеству пищи, либо к пище более качественной, но и приобретает более эффективные навыки добычи пищи.

Макаки резусы (*Macaca mulatta*) – вид, для которого отцовская забота обычно считается нехарактерной. Но при изучении в лабораторных условиях нуклеарных групп самцы макаков резусов показали четкую дифференциацию поведения [Suomi, 1977]: играли со своим детенышем, производили груминг со своей самкой, угрожали посторонним особям. Более 60% социальных действий самцов были направлены на детенышей, это почти треть всех взаимодействий. Взрослые самцы одинаково часто защищали своих детенышей, как самцов, так и самок, и значительно меньше или никогда не защищали других особей. Агрессию (обычно в форме дистанционных угроз) самцы чаще проявляли к чужим детенышам, чем к своим, и к чужим детенышам-самцам, чем к детенышам-самкам. Таким образом, изучение поведения самцов резусов показало, что они не только дифференцируют своих и чужих детенышей, но и по-разному ведут себя с детенышами разного пола.

В нашем исследовании была поставлена цель: сравнить взаимоотношения между взрослым самцом, потенциальным отцом, и детенышем у нескольких видов обезьян, выявить наличие общих тенденций и различий.

Задачами наших исследований было: выявить проявления поведения, направленного на детенышей, у самцов обезьян разных видов; установить, существует ли разница в проявлении такого поведения у разных видов, является ли эта разница количественной или качественной; существует ли зависимость выживаемости детенышей от отношения к ним потенциальных отцов.

Материалы и методы

Исследования проводились с 2006 по 2012 г. на обезьянах нескольких видов, содержащихся в Адлерском приматологическом центре при ФГБУ «НИИ медицинской приматологии» РАН. Были проведены наблюдения за макаками резусами

(*Macaca mulatta*), макаками яванскими (*Macaca fascicularis*), макаками лапундерами (*Macaca nemestrina*), павианами гамадрилами (*Papio hamadryas*), павианами анубисами (*Papio anubis*).

Проводилось исследование групп разнополых животных, в которых на момент наблюдения имелся хотя бы один взрослый, половозрелый самец, находившийся в этой группе не менее 1 года, и хотя бы один детеныш в возрасте от 2 недель до 1 года. В общей сложности были проведены наблюдения за 164 самцами, содержащимися как в односамцовых, так и в многосамцовых группах, вне зависимости от вероятности их отцовства (табл. 1). Общее время наблюдений составило 681 час.

Таблица 1. Число наблюдавшихся самцов разных видов и количество исследованных групп

	Кол-во групп	Число самцов
Макаки резусы (<i>Macaca mulatta</i>)	36	57
Макаки яванские (<i>Macaca fascicularis</i>)	24	38
Макаки лапундеры (<i>Macaca nemestrina</i>)	6	8
Павианы гамадрилы (<i>Papio hamadryas</i>)	14	39
Павианы анубисы (<i>Papio anubis</i>)	7	22
Всего	87	164

При проведении исследования были использованы стандартные этологические методики [Дерягина с соавт., 1984, Altmann, 1974]:

1. Метод регистрации отдельных поведенческих проявлений. Во время наблюдения фиксируются все случаи проявления изучаемых действий (в нашем случае – проявление взаимодействий самца и детеныша).
2. Метод сплошного протоколирования. Непрерывная и максимально полная запись всех действий животного (в нашем случае – каждого взрослого самца группы) в течение определенного отрезка времени.
3. Метод свободного наблюдения. Свободная по форме запись происходящего в наблюдаемой группе.

Таблица 2. Число самцов, у которых имелись, либо отсутствовали, взаимодействия с детенышами

	Самцы, которые вступали во взаимодействия с детенышами	Самцы, которые не вступали во взаимодействия с детенышами	Достоверность различий (биномиальный тест)	% самцов, не вступавших во взаимодействия с детенышами
Макаки резусы	28	29	P>0.05	50.9
Макаки яванские	25	13	P>0.05	34.2
Макаки лапундеры	4	4	P>0.05	50.0
Павианы гамадрилы	21	18	P>0.05	46.2
Павианы анубисы	13	9	P>0.05	40.9
Всего	91	73		44.5

4. Фотографирование. В условиях наблюдения за удаленными объектами, такими как обезьяны в вольере, фотография позволяет выявить незамеченные при визуальном наблюдении, несущественные тонкие детали элементов поведения, например, поднятые брови при угрозе.
5. Вспомогательные методы:
 - присутствие на аутопсиях, проводимых патологоанатомической лабораторией Института, с фотофиксацией последствий агрессивного воздействия самцов на детенышей;
 - изучение материалов и архивов зоотехнического отдела Института (личных карточек обезьян, зоотехнических журналов текущего года и прошлых лет).
6. Статистические методы обработки данных: биномиальный критерий, критерий χ^2 .

Результаты

В табл. 2 показано число самцов, у которых наблюдались, либо не наблюдались взаимодействия с детенышами. В категорию взаимодействовавших с детенышами самцов вошли те самцы, у которых отмечались любые взаимодействия с детенышами независимо от того, кто был их инициатором, самец или детеныш, и какова была их форма и характер. Самцы, которые во время наблюдений не приближались к детенышам на расстояние 1–2 м, достаточное для возникновения какого-либо взаимодействия, относились к категории тех, у кого полностью отсутствовали взаимодействия с детенышами. При этом детеныши также не приближались к этим самцам, и между ними не происходил обмен какими-либо звуковыми сигналами.

Как видно из табл. 2, полное отсутствие каких-либо взаимодействий с детенышами было отмечено у 73 самцов в 20 группах. В общей слож-

ности, у 44.5% всех наблюдавшихся самцов павианов и макаков отношение к детенышу было полностью индифферентным. Индифферентное отношение самцов к детенышам обнаруживается у значительной части самцов всех наблюдавшихся видов. Наибольший процент не взаимодействовавших с детенышами самцов был отмечен у макаков резусов, наименьший – у макаков яванских. Отсутствуют достоверные межвидовые различия в количестве самцов, которые вступали, либо не вступали во взаимодействия с детенышами (критерий χ^2 , P>0.05).

Частота взаимодействий с детенышами тех самцов, у которых такие взаимодействия вообще отмечались, могла сильно варьировать. Анализ средней частоты взаимодействий самцов с детенышами у обезьян разных видов (рис. 1) показывает, что с наиболее высокой средней частотой (2.917 случаев на 1 самца за 1 час наблюдения) взаимодействовали самцы макаков яванских, с наиболее низкой частотой – самцы павианов гамадрилов (0.155 случаев на 1 самца за 1 час наблюдения).

Для установления характера взаимоотношений с детенышами самцов разных видов нами были выделены следующие категории поведенческих проявлений, отмечавшихся во время взаимодействий самцов и детенышей:

1. Игнорирование: самец не обращал внимания на детеныша, который находился в пределах 1–0.5 м, т.е. самец продолжал вести себя так же, как и до приближения детеныша.
2. Избегание: самец избегал приближения детеныша ближе 0.5 м, т.е. уходил или отсаживался, сохраняя или увеличивая дистанцию.
3. Терпимость: детеныш сидел рядом с самцом, мог сидеть на голове, спине, шее самца; самец не проявлял ни агрессивного, ни аффилиативного поведения.
4. Аффилиативное поведение: самец держал детеныша руками (сидя или стоя), держал детеныша ногами (сидя), обнимал детеныша.

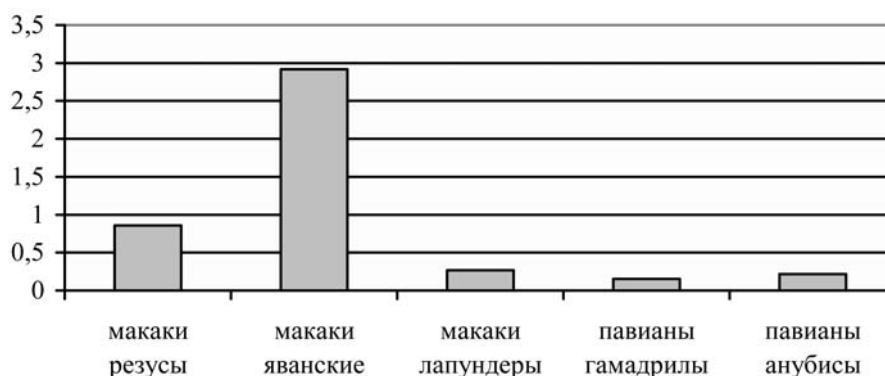


Рис. 1. Частота взаимодействий самцов с детенышами (количество случаев в час на 1 самца)

В эту же группу внесены элементы: трогал детеныша, играл с детенышем (игровая погоня, борьба, детеныш лазал или прыгал по телу самца), носил детеныша (как правило, на спине, реже на животе), звуки (самец издавал дружелюбные или социальные звуки в адрес детеныша) и производил (принимал) груминг детеныша.

5. Иерархические отношения (избегание детенышем самца): самец вытеснял детеныша, детеныш избегал самца, детеныш демонстрировал подчинение самцу (поза, гримаса). Вытеснение-избегание является основным проявлением иерархических отношений в группе обезьян. Приближение особи, имеющей более высокий ранг, вызывает у нижестоящей по рангу особи желание уйти, отодвинуться, уступить место, обычно это сопровождается характерной мимикой (гримаса подчинения) и/или позой (сгибание всех конечностей, прижимание животом к субстрату).
6. Защита: самец проявлял агрессивность по отношению к любой особи, которая вела себя агрессивно по отношению к детенышу. Варианты агрессивного поведения самца в случае защиты им детеныша были из всего спектра агрессии (различные угрозы, пробежки и погони, толчки и укусы).
7. Присваивание: самец хватал детеныша, удерживал детеныша (детеныш при этом пытался уйти), самец отбирал детеныша у самки-матери.
8. Грубость: манипуляции грубого характера самца с детенышем (таскал, например, в руке, за хвост, во рту), придавливал к земле, катал по земле, бросал об землю, наступал на детеныша).
9. Угрозы: самец демонстрировал различные паттерны дистанционной агрессии, представ-

ляющие собой мимическое, жестовое или звуковое (либо их сочетание) предупреждение об агрессивных намерениях (угроза открытым ртом, вокализация, поднятие бровей, прижатие ушей, пристальный взгляд, выпад, качание туловищем или головой в сторону детеныша).

10. Мягкая контактная агрессия: слабые и средние толчки.
11. Жесткая контактная агрессия: самец кусал детеныша, грубо отбрасывал детеныша.

В табл. 3 показана частота различных вариантов взаимодействий, подсчитанная для тех самцов, у которых имели место взаимодействия с детенышами во время наблюдений. Обнаружено, что у макаков резусов взаимоотношения самцов с детенышами отличаются наибольшим разнообразием. Наблюдаются все выделенные варианты взаимодействий. Наиболее часто отмечающимся типом отношения самца к детенышу у макаков резусов было игнорирование, которое отмечалось почти в 27% случаев взаимодействий (рис. 2). Самцы макаков резусов достоверно чаще реагировали на детеныша игнорированием, чем какой-либо другой формой реакции (критерий $\chi^2=43.7$, d.f.=1, $P<0.001$). Кроме того, у макаков резусов с высокой частотой отмечалось терпимое отношение самцов к детенышам (22.1% случаев). Самцы макаков резусов в достоверно большем числе случаев реагировали терпимым отношением на приближение детеныша, чем избегали его (критерий $\chi^2=14.3$, d.f.=1, $P<0.001$). Наконец, у самцов этого вида с высокой частотой отмечались affiliative действия по отношению к детенышу, такие как груминг детеныша, обнимание и прочее (12.2% случаев). Отсутствуют достоверные различия между числом случаев, когда самцы демонстрировали affiliative, дружелюбное, отношение к детенышу и числом случаев, когда они

Таблица 3. Структура взаимодействий между самцами и детенышами (частота в час)

Типы взаимодействий	Макаки резусы (n=28)	Макаки яванские (n=25)	Макаки лапундеры (n=4)	Павианы гамадрилы (n=21)	Павианы анубисы (n=13)
Игнорирование	0.229	1.417	0.142	0.045	0.013
Избегание	0.064	0.167	–	–	0.005
Терпимость самца по отношению к детенышу	0.189	0.104	–	0.040	0.027
Аффилиативное поведение	0.104	0.146	–	0.063	0.064
Избегание детенышем самца	0.040	0.542	0.042	–	–
Защита	0.044	–	0.025	0.001	–
Присваивание	0.040	–	0.008	0.004	0.047
Грубое манипулирование	0.008	–	–	0.005	0.037
Угрозы самца детенышу	0.008	0.458	0.042	0.007	0.005
Мягкая агрессия самца	0.060	–	0.008	0.005	0.010
Жесткая агрессия самца	0.024	0.042	–	0.001	0.005

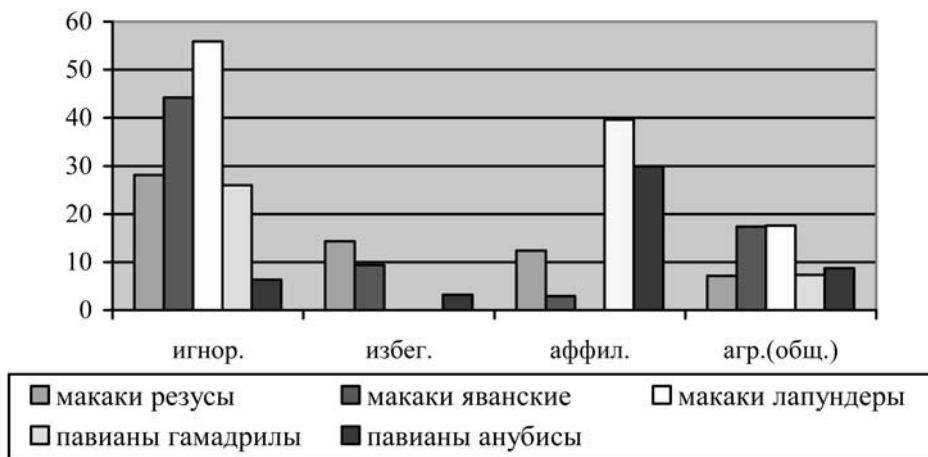


Рис. 2. Структура взаимоотношений самцов и детенышей (%)

демонстрировали направленную на детеныша агрессию (критерий $\chi^2 = 0.04$, d.f.=1, $P > 0.05$).

У макаков яванских на фоне очень высокой общей частоты взаимодействий самцов с детенышами репертуар их взаимодействий был беднее. Чаще всего самцы демонстрировали по отношению к детенышу игнорирование (48.6% случаев). Это означает, что во многих группах детеныши у макаков яванских не избегали приближаться к самцам (т.е. не боялись их), но самцы никак не реагировали на их приближение. Кроме того, в некоторых группах макаков яванских с высокой частотой отмечался и противоположный тип взаимоотношений – избегание детенышами самцов (18.6% случаев). По-видимому, такое отношение

детенышей к самцам было реакцией на высокую вероятность агрессии самцов по отношению к детенышам (рис. 2). Число случаев агрессивных действий самцов макаков яванских по отношению к детенышам было достоверно больше, чем число случаев аффилиативного поведения (биномиальный критерий, $P < 0.01$). Тем не менее, в агрессивных действиях самцов макаков яванских по отношению к детенышам преобладали предупредительные неконтактные формы (15.7% всех случаев взаимодействий). Жесткая контактная агрессия в действиях самцов не отмечалась, также как присваивание и грубое манипулирование детенышем. Кроме того, самцы макаков яванских никогда не защищали детенышей.

У самцов макаков лапундеров взаимоотношения самцов с детенышами были скорее жесткими, чем мягкими. На фоне относительно низкой общей частоты взаимодействий самцов с детенышами отмечалось преобладание игнорирования самцом близости детеныша (53.1% случаев). Детеныши также избегали самцов (15.6% случаев), а самцы часто угрожали детенышам (15.6% случаев). Самцы макаков лапундеров никогда не вступали в аффилиативные взаимодействия с детенышем. Вместе с тем, у самцов макаков лапундеров был обнаружен самый высокий процент защиты детенышей (9.3% случаев).

У павианов гамадрилов общая частота взаимодействий самцов и детенышей самая низкая по сравнению с остальными наблюдавшимися видами (рис. 1). Однако структура взаимодействий самцов и детенышей у павианов гамадрилов иная. Наиболее часто встречающимся типом поведения самцов по отношению к детенышам являлось аффилиативное поведение (40.7% случаев). В частности, установлено, что аффилиативное поведение самцов отмечалось в достоверно большем числе случаев, чем агрессивное поведение (биномиальный критерий, $P < 0.01$). Из других вариантов взаимодействий, кроме аффилиативного поведения, обычными были игнорирование (29.1% случаев) и терпимость (25.6% случаев). При этом самцы достоверно реже игнорировали близость детенышей, чем не игнорировали (критерий $\chi^2 = 21.8$, $d.f. = 1$, $P < 0.001$). Самцы павианов гамадрилов могли присваивать детенышей (2.3% случаев) и грубо манипулировать ими (3.5% случаев). Тем не менее, детеныши павианов гамадрилов никогда не избегали приближающихся самцов.

Самцы павианов анубисов также сравнительно редко вступали во взаимодействия с детенышами (рис. 1), однако также как и у павианов гамадрилов, в их взаимодействиях преобладали демонстрации дружелюбного отношения самцов к детенышам. Самцы демонстрировали аффилиативное поведение в 29.4% всех взаимодействий, что достоверно больше, чем число агрессивных проявлений (биномиальный критерий, $P < 0.01$). Самцы павианов анубисов демонстрировали терпимость во взаимоотношениях с детенышами в 12.4% случаев, с очень высокой частотой присваивали детенышей (21.7% случаев) и грубо манипулировали ими (17.1% случаев). Самцы павианов анубисов в достоверно большем числе случаев не игнорировали детеныша, чем игнорировали его приближение (критерий $\chi^2 = 98.9$, $d.f. = 1$, $P < 0.001$). Детеныши у павианов анубисов никогда не избегали самцов.

Сравнение структуры взаимоотношений самцов и детенышей у разных видов обезьян (рис. 2)

показывает, что наибольший процент игнорирований показали макаки лапундеры, наименьший – павианы анубисы.

Аффилиативные взаимодействия были наиболее частыми у обоих видов павианов, а у макаков лапундеров не наблюдались. Суммарное проявление наблюдавшейся агрессивности самцов по отношению к детенышу было максимальным у макаков яванских и лапундеров, при этом остальные три вида показывали примерно равный, вдвое меньший, уровень агрессивности. Имеются достоверные межвидовые различия в структуре взаимодействий с детенышами у самцов разных видов:

- макаки резусы и макаки яванские (критерий $\chi^2 = 76.108$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки резусы и макаки лапундеры (критерий $\chi^2 = 38.547$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки резусы и павианы гамадрилы (критерий $\chi^2 = 46.548$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки резусы и павианы анубисы (критерий $\chi^2 = 110.576$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки яванские и макаки лапундеры (критерий $\chi^2 = 24.33$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки яванские и павианы гамадрилы (критерий $\chi^2 = 100.54$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки яванские и павианы анубисы (критерий $\chi^2 = 168.947$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки лапундеры и павианы гамадрилы (критерий $\chi^2 = 51.386$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- макаки лапундеры и павианы анубисы (критерий $\chi^2 = 319.87$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$);
- павианы гамадрилы и павианы анубисы (критерий $\chi^2 = 47.64$, $d.f. = 10$, $P < 0.001$).

Выживаемость детенышей (т.е. количество детенышей, достигших возраста 1 год, по отношению к количеству рожденных детенышей) за период наблюдения, в среднем, составила у макаков резусов 81.12%, у макаков яванских – 82.54%, у макаков лапундеров – 58.66%, у павианов гамадрилов – 73.24% и у павианов анубисов – 79.03%.

Обсуждение результатов

Результаты исследования показывают, что при содержании в неволе отношения взрослых самцов, потенциальных отцов, к детенышам отличаются индивидуальным разнообразием. Значительная часть взрослых самцов характеризуется полностью индифферентным отношением к детенышам. Детеныши, не достигшие годовалого возраста, не являются социальными партнерами этих самцов, поэтому они во время наблюдений не приближались к детенышам на расстояние не-

обходимое для какого-либо взаимодействия, не защищали детенышей и не обменивались с ними зрительными и звуковыми сигналами. В свою очередь, детеныши также не вступали во взаимодействия с такими самцами. Обращает на себя внимание то, что доля таких самцов примерно одинаковая у разных видов обезьян, в среднем 40% самцов для всех пяти наблюдавшихся видов макаков и павианов.

У остальных 60% взрослых самцов, потенциальных отцов, общение с детенышами составляет важную часть репертуара их социальной жизни. Тем не менее, внутри этой когорты самцов также обнаруживается большое разнообразие во взаимоотношениях с детенышами, которое выражается как в частоте, так и в характере взаимодействий разных самцов с имеющимися в группе детенышами. Вместе с тем, несмотря на обнаруженное разнообразие отношений самцов с детенышами, выявлены некоторые видовые различия в характере этих отношений. Наиболее строгий стиль отношений самцов и детенышей обнаруживается у макаков лапундеров, у которых наиболее вероятной реакцией самца на приближение детеныша было игнорирование. Детеныши этих обезьян избегали приближаться к самцу, а самцы не демонстрировали по отношению к детенышам элементы дружелюбного поведения. При этом, взрослые самцы макаков лапундеров с высокой вероятностью демонстрировали защиту детеныша в тех ситуациях, когда это требовалось, а также крайне редко демонстрировали по отношению к детенышам контактную агрессию. Такой (строгий, но защищающий) стиль поведения самцов макаков лапундеров по отношению к детенышам ассоциируется с общим стилем поведения самцов этого вида обезьян, которые выполняют в своих группах контролирующую функцию [Oi, 1990] и обеспечивают своим вмешательством порядок и спокойствие.

Наибольшую частоту взаимодействий взрослых самцов с детенышами показали макаки яванские, у которых для большей части самцов взаимоотношения с детенышами, по-видимому, представляют важную часть социальной жизни. Взаимоотношения самцов и детенышей у этого вида макаков противоречивы. Самцы с высокой частотой игнорировали детенышей, угрожали им и даже кусали. Вместе с тем, у самцов макаков яванских обнаружена самая высокая, из всех видов макаков, частота дружелюбных взаимодействий с детенышами, включая груминг и игру с детенышами.

Наиболее разнообразный репертуар взаимоотношений взрослых самцов с детенышами наблюдался у макаков резусов, что соответствует максимальному индивидуальному разнообразию взаимоотношений самцов и детенышей у этого

вида обезьян. При сравнительно высокой частоте игнорирования самцами детенышей, у них отмечались и терпимое отношение к близости детеныша, и присваивание, и агрессия, и защита, и дружелюбное отношение. Представляется, что у макаков резусов, с их четко выраженной матрилинейностью и смазанными гендерными различиями в иерархическом положении, очень важное значение имеет структура конкретной группы и сложившийся в этой группе стиль взаимоотношений взрослых животных. Взаимоотношения самцов и детенышей, таким образом, подвержены очень сильному влиянию ранга самца и ранга матери детеныша.

Взаимоотношения взрослых самцов и детенышей у двух наблюдавшихся видов павианов стоят несколько особняком по сравнению с такими же взаимоотношениями макаков. Различия выражаются, прежде всего, в том, что у павианов при сравнительно небольшой (и примерно одинаковой) общей частоте взаимодействий самцов с детенышами, характер этих взаимодействий довольно сильно отличался. Очень важное место в структуре этих взаимодействий занимали дружелюбные взаимодействия. Другими словами, самцы сравнительно редко вступали во взаимодействия с детенышами, но эти взаимодействия происходили преимущественно в аффилиативной форме поведения. Самцы павианов гамадрилов обнимали своих детенышей, касались их, издавали характерные звуки общения с детенышем. Вместе с тем, и у павианов гамадрилов, и у павианов анубисов отмечались элементы, показывающие, что отношение самцов, потенциальных отцов, к детенышам у этих обезьян не ограничивается редкой демонстрацией отцовской заботы и может включать в себя такие формы поведения, как присваивание детеныша, грубое манипулирование и жесткая агрессия по отношению к детенышу. Присваивание детеныша, грубое манипулирование, а также факты инфантицида у павианов гамадрилов (случаи инфантицида не наблюдались непосредственно, а были установлены косвенно по зоотехническим данным и данным аутопсии [Рожкова с соавт., 2007]) являются, по-видимому, демонстрацией того, что в отношении самцов к детенышам у павианов, кроме сугубо отеческой заботы, входит и использование детенышей для достижения социальных целей. В частности, павианы анубисы практикуют использование манипуляций с детенышем в качестве буфера при взаимодействиях с другими самцами [Ransom, Ransom, 1971].

Анализ связи между стилем взаимоотношений взрослых самцов с детенышами и выживаемостью детенышей в группах показал, что отсутствие аффилиативных взаимодействий или даже терпимости к присутствию детеныша рядом у мака-

ков лапундеров, возможно, наряду с более авторитарным лидерством самца в группе и слабыми матрилиниями, является причиной наименьшего процента выживаемости детенышей у обезьян этого вида [Рожкова с соавт., 2011], даже несмотря на выраженную защиту потомков во внутригрупповых агрессивных конфликтах. Если рассматривать высокий уровень терпимости самца к присутствию рядом детеныша, наличие аффилиативных взаимодействий и минимальный уровень общей агрессивности (который во многом определяется сдерживающим влиянием сильных матрилиний) как положительные факторы у макаков резусов, этим можно объяснить высокую выживаемость детенышей у этого вида. Высокая выживаемость детенышей у макаков яванских, возможно, меньше зависит от отцовского поведения самцов этого вида, поскольку в нашем исследовании они показали большую склонность игнорировать детенышей, высокий уровень суммарной агрессивности и большее стремление к проявлению доминирования (если рассматривать вместе иерархические демонстрации и угрозы), и в таком случае действуют какие-то другие факторы. С другой стороны, дистанцируясь таким образом от родительских забот, возможно, самцы яванских макаков просто «не мешают» самкам благополучно выращивать детенышей.

Павианы гамадрилы в нашем исследовании проявили высокий процент терпимости самца к присутствию рядом детеныша и аффилиативных взаимодействий. Почти такие же данные были показаны и павианами анубисами, причем последние намного реже игнорировали детенышей, то есть, самцы анубисов чаще вступали во взаимодействия с детенышами, чем самцы гамадрилов. Уровень общей агрессивности у обоих видов павианов отличался ненамного. То, что выживаемость детенышей у анубисов выше, чем у гамадрилов, возможно, свидетельствует о том, что выраженное присваивание и грубое манипулирование у анубисов носит демонстративный (социальный) характер и не направлены на причинение вреда детенышу.

Поскольку вклад ресурсов в репродукцию для самца может быть направлен на повышение количества потомства (межсамцовая конкуренция) или на его качество (отцовская забота), то эти два пути могут быть независимыми, если выбор одного из них не влияет на исход другого [Levitis, Laskey, 2010]. Редко проявляющаяся непостоянная или непрямая забота не требует от самца больших энергетических и временных затрат и не мешает борьбе за самок. Соотношение степени развития отцовской заботы и вовлеченности в межсамцовую конкуренцию у приматов разнообразно и дает основу для различных репродуктив-

ных тактик и тактик выживания не только у разных видов, но даже у разных групп одного вида. Самцы приматов вынуждены выбирать репродуктивные тактики, заботу или борьбу, сообразно различным факторам и во многом индивидуально.

Выводы

Таким образом, на примере нескольких видов низших обезьян можно видеть насколько разными могут быть стратегии родительского поведения самцов приматов, в той или иной степени положительно влияя на выживаемость потомства, то есть, являясь в той или иной степени успешными. Можно предположить, что такой признак, как родительское поведение самцов, у разных видов обезьян находится в процессе эволюционного становления. Очевидно, что эта форма поведения подвержена сильному влиянию внешних (например, социальных) и внутренних (например, физиологических) факторов. Другими словами, в отличие от материнского, отцовское поведение приматов можно назвать изменчивым и в высокой степени индивидуальным. Отцовское поведение каждого отдельного самца может меняться, как в зависимости от воздействия различных факторов, так и по отношению к каждому отдельному детенышу.

Библиография

- 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.
- Рожкова Я.Ю., Мейшвили Н.В., Пачулия И.Г., Чалян В.Г. Отцовское поведение, его типы и влияние на выживаемость детенышей у низших обезьян // Матер. II международн. науч. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии», 2011. С. 262–268.
- Рожкова Я.Ю., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Инфантицид у обезьян Адлерского питомника // Матер. международной конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы медицины и биологии в опытах на обезьянах», 2007. С. 404–412.
- Altmann J. A study of observational behavior: sampling methods // Behaviour, 1974. Vol. 49. P. 229–267.
- Borries C., Launhardt K., Epplen C., Epplen J.T., Winkler P. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups: Defence pattern, paternity and sexual behaviour // Behav. Ecol. Sociobiol., 1999. Vol. 46. N 5. P. 350–356.
- Buchan J.C., Alberts S.C., Silk J.B., Altmann J. True paternal care in a multi-male primate society // Nature, 2003. Vol. 425. P. 179–181.

- Charpentier M.J.E., VanHorn R.C., Altmann J., Alberts S.C. Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society // Proc. Nat. Acad. Sci. of USA, 2008. Vol. 105. N 6. P. 1988–1992.
- Deag J.M. Interactions between males and unweaned Barbary macaques: Testing the agonistic buffering hypothesis // Behaviour, 1980. Vol. 75. N 1–2. P. 54–80.
- Frederick C. Observations of paternal care in *Perodicticus potto* at the Cincinnati Zoo and Botanical Garden // Folia Primatol., 1998. Vol. 69. N 5. P. 312–317.
- Fruteau C., Range F., Noa R. Infanticide risk and infant defence in multi-male free-ranging sooty mangabeys, *Cercocebus atys* // Behav. Processes, 2010. Vol. 83. N 1. P. 113–118.
- Laidre M.E., Yorzinski J.L. Offspring protection by male mandrills, *Mandrillus sphinx* // Primate Report, 2008. Vol. 76. P. 33–40.
- Levitis D.A., Lackey L.B. To care or to fight: must primate males choose? // Max Planck Institute for Demographic Research, 2010. Working Paper WP-2010-032.
- Makwana S.C. Paternal behavior of the rhesus macaque, *Macaca mulatta*, in nature // J. Bombay Nat. Hist. Soc., 1978. Vol. 75. N 2. P. 475–476.
- Mitani J.C., Watts D. The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates. Do helpers help? // Behavioral Ecology and Sociobiology, 1997. Vol. 40. P. 213–220.
- Moscovice L.R., Heesen M., Di Fiore A., Seyfarth R.M., Cheney D.L. Paternity alone does not predict long-term investment in juveniles by male baboons // Behav. Ecol. Sociobiol., 2009. Vol. 63. P. 1471–1482.
- Oi T. Patterns of dominance and affiliation in wild pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina nemestrina*) in West Sumatra // Int. J. Primatol., 1990. Vol. 11. N. 4. P. 339–356.
- Ransom T.W., Ransom B.S. Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*) // Folia Primatol., 1971. Vol. 16. N 3–4. P. 179–195.
- Suomi S.J. Adult male-infant interactions among monkeys living in nuclear families // Child Development, 1977. Vol. 48. P. 1255–1270.
- Taub D.M. Testing the «agonistic buffering» hypothesis. I. The dynamics of participation in the triadic interaction // Behav. Ecol. Sociobiol., 1980. Vol. 6. N 3. P. 187–197.
- Woodroffe R., Vincent A. Mother's little helpers: Patterns of male care in mammals // Trends in Ecology and Evolution, 1994. Vol. 9. N 8. P. 294–297.

Контактная информация:

Липина Яна Юрьевна: e-mail: acinonyx@lenta.ru;
Мейшвили Натела Владимировна: e-mail: natela.prim@list.ru;
Чалян Валерий Гурьевич: e-mail: vg_chalyan@mail.ru.

INTERACTIONS OF ADULT MALE AND INFANTS IN MACAQUES AND BABOONS (COMPARATIVE STUDY)

Y. Lipina, N. Meishvili, V. Chalyan

Institute of Medical Primatology RAMS, Sochi-Adler

*Parental care is mostly unusual for mammalian males and it is basically associated with monogamy. In primates, intensive paternal care is also closely associated with monogamy but it is not always connected with genetic paternity. The male's care not only raises the infants' survival rate but also makes bonds between male and female more stable. It is most typical for multimale primate societies where it is almost impossible for any male to determine if the infant is his own offspring or not. The study was carried out in monkeys of some species housed in Adler Primatological Centre at the Institute of Medical Primatology RAMS. There were rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*), pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*), hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and anubis baboons (*Papio anubis*).*

The groups we investigated consisted of one or more adult males, residing there at least one year, and one or more infants from 2 weeks till 1 year old. For our investigation we used standard ethological and statistical methods. Altogether, the attitude in 44.5% of all males towards infants was absolutely indifferent. The most high interaction rate was shown in crab-eating macaques, the lowest one – in anubis baboons. The most frequent affiliative interactions were noted in both baboon species, but pig-tailed macaques did not shown such behavior at all. Cumulative aggression towards infants was maximum in crab-eating and pig-tailed macaques, and the rest of species showed rather equal but halved level. The infants' survival rate was 81.12% in rhesus monkeys, 82.54% in crab-eating macaques, 58.66% in pig-tailed macaques, 73.24% in hamadryas and 79.03% in anubis baboons. Thus, we have found out that monkey males must choose tactics of their behavior towards infants in compliance with various factors with their own individuality and towards each infant individually.

Keywords: *anthropology, primatology, macaques, baboons, males, infants, survival rate, parental behavior*