
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ЛЕТАЛЬНАЯ АГРЕССИЯ У СОДЕРЖАЩИХСЯ В НЕВОЛЕ ОБЕЗЬЯН

© 2023 г. В. Г. Чалян¹, Н. В. Мейшвили^{1, *}, И. Г. Пачулия¹,
Е. Н. Аникаева¹, Д. В. Задорожный¹

¹Научно-исследовательский институт медицинской приматологии, Сочи, Россия

*E-mail: natela_prim@list.ru

Поступила в редакцию 24.10.2022 г.

После доработки 13.12.2022 г.

Принята к публикации 23.12.2022 г.

Установление особенностей летальной агрессии обезьян, оценка половозрастной принадлежности агрессоров и жертв, характера действий агрессоров представляется необходимым для выявления эволюционных корней случаев летальной агрессии человека. Кроме того, исследование особенностей летальной агрессии может рассматриваться в качестве условия для разработки мер, направленных на предупреждение ее проявлений у содержащихся в неволе обезьян. Целью исследования явилось изучение видоспецифических особенностей летальной агрессии у содержащихся в неволе макак, павианов и мартышек. Был проведен анализ случаев внутригрупповой летальной агрессии, имевших место в течение 10-летнего периода у содержащихся социальными группами макак резусов (*Macaca mulatta*), макак яванских (*Macaca fascicularis*), макак лапундеров (*Macaca nemestrina*), павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*), павианов анубисов (*Papio anubis*) и зеленых мартышек (*Chlorocebus aethiops*). Установлено, что случаи летальной агрессии отмечаются у всех 6 исследованных видов обезьян. Показано, что в группах, состоящих из взрослых самцов, наибольшая частота случаев летальной агрессии отмечена у макак резусов, наименьшая — у павианов гамадрилов. Обнаружены видоспецифические различия в характере летальной агрессии в семейных группах обезьян, состоящих из самцов, самок, детенышей и подростков. Установлено, что у павианов гамадрилов, павианов анубисов и макак лапундеров, то есть у видов с выраженным половым диморфизмом в размерах тела и в социальном статусе, основной формой летальной агрессии в семейных группах является инфантицид, совершаемый одиночным половозрелым самцом. У макак резусов, макак яванских и зеленых мартышек, то есть тех видов, для которых характерны относительно слабо выраженный половой диморфизм в размерах тела и в социальном статусе, преобладающей формой летальной агрессии в семейных группах являются коллективные действия самок, направленные на молодых и взрослых членов группы.

Ключевые слова: павианы, макаки, мартышки, летальная агрессия, инфантицид, агрессоры, жертвы

DOI: 10.31857/S0869813923020036, **EDN:** NDLFHG

ВВЕДЕНИЕ

Внутривидовая летальная агрессия, то есть, агрессивные действия, приводящие к смерти жертвы своего вида, описаны у 40% видов млекопитающих [1], включая человека [2]. Случаи убийства особей своего вида описаны у 132 видов приматов [3] как в естественных условиях [4–6], так и в условиях зоопарков и питомников [7, 8].

К числу видов приматов, наиболее склонных к летальной внутривидовой агрессии, относятся, прежде всего, шимпанзе (*Pan troglodytes*), у которых подобные случаи с разной частотой отмечаются в большинстве изученных популяций [9–12]. Случаи смерти особей от травм, нанесенных другими особями своего вида, отмечаются также у кошачьих лемуров (*Lemur catta*) [13], ревунов (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) [6], макаков резусов (*Macaca mulatta*) [14], капуцинов (*Cebus capucinus*) [4], паукообразных обезьян (*Brachyteles arachnoides*) [5], горилл (*Gorilla beringei*) [15] и многих других видов.

Список приматов, способных нанести смертельную травму особям своего вида, включает в себя даже те виды, которые принято рассматривать как наименее склонных к жесткой агрессии. Так, крайне редко, но отмечаются случаи летальной агрессии у гиббонов (*Hylobates lar*) [16], орангутанов (*Pongo pygmaeus*) [17] и бонобо (*Pan paniscus*) [12]. У человека уровень летальной агрессии рассматривается как сопоставимый с уровнем шимпанзе [18] и может достигать 2% от общей смертности [1].

Среди агрессоров первое место принадлежит самцам [5, 8, 12, 19], активные действия которых, по разным данным, обеспечивают основную часть отмечаемой в группах летальной агрессии. Тем не менее, случаи нанесения смертельных травм самками также достаточно многочисленны [7, 13, 17, 20, 21].

Представляется, что исследование проявлений летальной агрессии у приматов имеет большое научное значение. Прежде всего, очевидно, что установление особенностей летальной агрессии, оценка половозрастной принадлежности агрессоров и жертв, характера действий агрессоров является необходимым для выявления эволюционных корней происходящего. Кроме того, несомненно, важным является проведение подобных исследований для предупреждения этого негативного феномена у содержащихся в неволе социальными группами лабораторных приматов. При этом исследование особенностей летальной агрессии может рассматриваться в качестве условия для разработки мер, направленных на предупреждение проявлений летальной агрессии в группах обезьян. Исходя из вышесказанного, нами была сделана попытка проанализировать видовую специфику случаев летальной агрессии у содержащихся социальными группами низших узконосых обезьян.

Следует отметить, что содержание обезьян в неволе и связанные с этим некоторые воздействия и ограничения оказывают определенное влияние на их биологию и поведение. В частности, содержащиеся в неволе обезьяны, неизбежно, испытывают скученность, а также ограничения, связанные с отсутствием условий для свободного обмена особями между группами. Тем не менее, представляется, что содержание обезьян группами в просторных вольерах в значительной степени устраняет последствия негативного влияния неволи и создает возможности для изучения механизмов, лежащих в основе таких сложных и опасных поведенческих проявлений как летальная агрессия.

Целью исследования явилось изучение видоспецифических особенностей летальной агрессии у содержащихся в неволе макаков, павианов и мартышек.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представлены результаты анализа случаев летальной агрессии, имевших место у 6 видов обезьян питомника Института медицинской приматологии на протяжении периода времени с 2001 по 2010 гг.: макаков резусов (*Macaca mulatta*), макаков яванских (*Macaca fascicularis*), макаков лапундеров (*Macaca nemestrina*), мартышек зеленых (*Chlorocebus aethiops*), павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) и павианов анубисов (*Papio anubis*). Животные содержались социальными группами в 112 вольерах и 158 групповых клетках питомника. Каждая вольера представляла собой конструкцию, состоящую из наружной части, площадью 200–600 кв м и примыка-

ющего отапливаемого помещения. В каждой вольере, в зависимости от площади, содержалось 30–70 животных. В групповых клетках, площадью 9 кв. м каждая, содержалось по 3–5 животных. Все животные были точно идентифицированы, имели индивидуальный номер, родственные отношения были известны. Использовался метод содержания обезьян, предполагающий ограничение вмешательства персонала в жизнь обезьян только необходимыми процедурами: ежедневной уборкой и кормлением, отловом животных, по крайней мере, один раз в год для профилактического осмотра, отловом детенышей для нанесения татуировкой индивидуальных номеров и отловом больных животных, по мере необходимости. Ежедневно персоналом осуществлялись визуальные наблюдения всех животных для оценки их состояния, выявления больных, слабых, погибших, оценки социального климата и происходящих изменений в поведении членов каждой группы.

Численность обезьян, содержавшихся социальными группами в вольерах и групповых клетках питомника, варьировала в разные годы изучаемого периода следующим образом: макаки резусы — от 978 до 1846 особей, макаки яванские — от 578 до 992 особей, макаки лапундеры — от 57 до 99 особей, мартышки зеленые — от 118 до 167 особей, павианы гамадрилы — от 465 до 1135 особей, павианы анубисы — от 94 до 279 особей. При этом основная часть животных содержалась в так называемых “семейных” группах, включающих самцов, самок, подростков и детенышей. Численность особей в семейных группах в разные годы изучаемого периода составила: макаки резусы — 1012–1520 особей; макаки яванские — 553–852 особей, макаки лапундеры — 73–88 особей, зеленые мартышки — 100–144 особи, павианы гамадрилы — 442–1093 особи, павианы анубисы — 94–279 особей. Кроме семейных групп, некоторая — сравнительно небольшая часть животных содержалась в этот период в так называемых “самцовых” группах, состоящих исключительно из взрослых самцов. Количество самцов, содержащихся в таких группах, варьировало в разные годы: от 73 до 287 макаков резусов, от 25 до 176 макаков яванских, от 15 до 17 зеленых мартышек, от 23 до 86 павианов гамадрилов. Самцовых групп павианов анубисов и макаков лапундеров в этот период времени в питомнике не было.

В анализ включены 302 случая летальной внутригрупповой агрессии, то есть тех случаев, когда особям — членам социальной группы другими членами группы были нанесены травмы, завершившиеся смертью животного, независимо от того, получали ли животные лечение после обнаружения персоналом травмы или нет. При этом в анализ включены только те случаи, когда смерть животного являлась непосредственным следствием травмы, а не была вызвана имеющимися заболеваниями. В анализ не были включены случаи, когда получившее травму животное было пролечено и выздоровело. Для установления уровня летальной агрессии у обезьян разных видов и разных половозрастных категорий использовались следующие показатели: 1) общее число жертв летальной агрессии, зафиксированных к концу каждого года в группах с соответствующей структурой — семейных или самцовых; 2) средний процент жертв летальной агрессии, вычислявшийся по формуле — количество жертв в течение каждого года/среднее количество особей во всех соответствующих группах по данным на начало и конец каждого года; 3) число и половозрастная принадлежность агрессоров, принимавших участие в актах летальной агрессии в течение каждого года. Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием непараметрического *U*-критерия Манн–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В течение 10 лет исследованного периода случаи летальной агрессии были отмечены у всех шести изучавшихся видов обезьян питомника. В общей сложности за это время были зафиксированы 302 случая гибели животных от травм, нанесенных

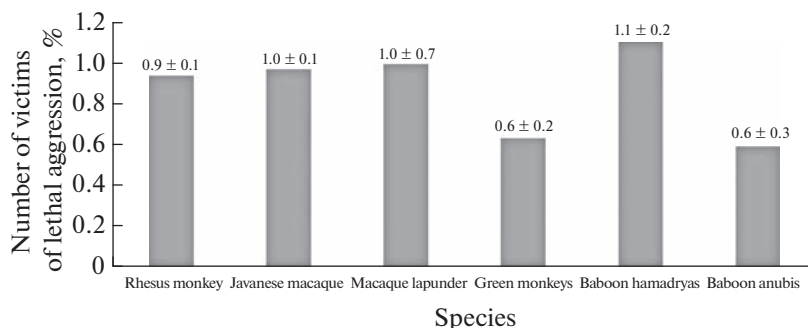


Рис. 1. Средний ежегодный процент содержащихся в социальных группах обезьян, ставших жертвами летальной агрессии.

членами группы. В среднем, среди обезьян питомника, содержащихся социальными группами, от последствий летальной агрессии ежегодно погибало $0.87 \pm 0.14\%$ общего числа животных. На рис. 1 показана средняя доля обезьян, становившихся ежегодно жертвами летальной агрессии, подсчитанная исходя из количества жертв и количества обезьян данного вида, содержащихся социальными группами.

У макаков резусов, макаков яванских, макаков лапундеров и павианов гамадрилов, средний уровень особей, ежегодно становящихся жертвами внутригрупповой летальной агрессии, приближался к 1% общей численности содержащихся группами животных. У павианов анубисов и мартышек зеленых показатели ежегодной смертности вследствие летальной агрессии были несколько ниже — они находились на уровне 0.6% общей численности животных в социальных группах. Тем не менее, отсутствовали достоверные межвидовые различия в доле ежегодно погибающих в социальных группах от последствий летальной агрессии обезьян разных видов (макаки резусы—макаки яванские, $p = 0.85$; макаки резусы—макаки лапундеры, $p = 0.06$; макаки резусы—мартышки зеленые, $p = 0.15$; макаки резусы—павианы гамадрилы, $p = 0.71$; макаки резусы—павианы анубисы, $p = 0.16$; макаки яванские—макаки лапундеры, $p = 0.06$; макаки яванские—мартышки зеленые, $p = 0.20$; макаки яванские—павианы гамадрилы, $p = 0.68$; макаки яванские—павианы анубисы, $p = 0.14$; макаки лапундеры—зеленые мартышки, $p = 0.37$; макаки лапундеры—павианы гамадрилы, $p = 0.09$; макаки лапундеры—павианы анубисы, $p = 0.82$; зеленые мартышки—павианы гамадрилы, $p = 0.12$; зеленые мартышки—павианы анубисы, $p = 0.72$; павианы гамадрилы—павианы анубисы, $p = 0.18$).

Вероятность проявления летальной агрессии, в определенной степени, была связана с составом социальных групп. В общей сложности за 10 лет наблюдений жертвами агрессии других самцов в самцовых группах стали 39 животных, включая 23 макака резуса, 12 макаков яванских, 2 зеленые мартышки и 2 павиана гамадрила. На рис. 2 показаны средние ежегодные значения доли жертв летальной агрессии в самцовых группах, подсчитанные, исходя из ежегодного количества жертв и среднего ежегодного количества особей в таких группах.

Как видно из рис. 2, имеются достигающие достоверного уровня различия в показателях смертности от летальной агрессии в самцовых группах 4 видов обезьян. Самые низкие показатели смертности от травм, полученных вследствие проявлений агрессии другими членами группы, отмечены в самцовых группах павианов гамадрилов (павианы гамадрилы—макаки резусы, $p < 0.05$; павианы гамадрилы—макаки яванские, $p = 0.09$; павианы гамадрилы—зеленые мартышки, $p = 0.84$), самые

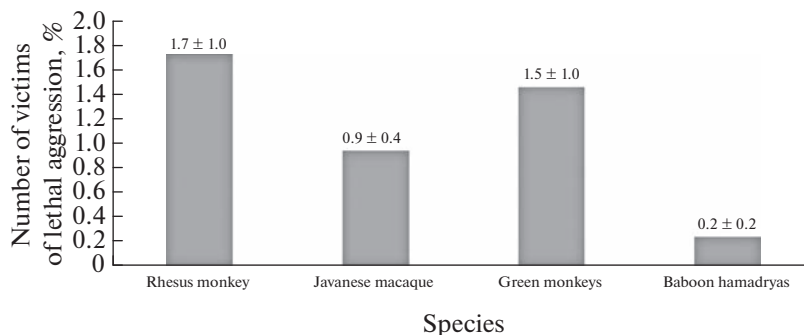


Рис. 2. Средний ежегодный процент жертв летальной агрессии в самцовых группах.

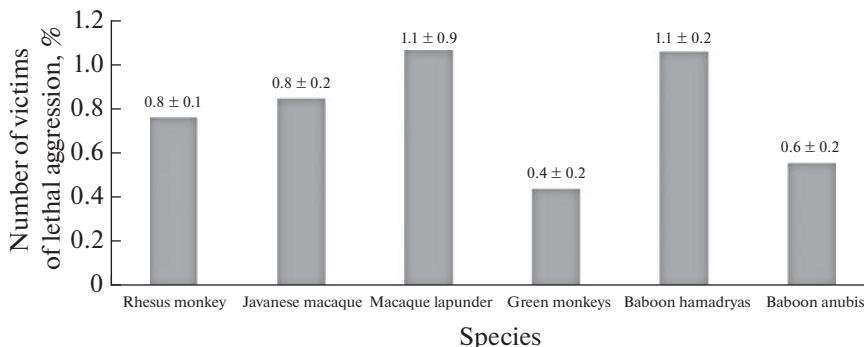


Рис. 3. Средний ежегодный процент жертв летальной агрессии в семейных группах.

высокие — в самцовых группах макаков резусов. Сопоставимо с макаками резусами высокие показатели смертности самцов от летальной агрессии в самцовых группах обнаруживают мартышки зеленые ($p = 0.18$) и макаки яванские ($p = 0.19$).

В семейных группах обезьян питомника за 10-летний период времени было зафиксировано в общей сложности 263 случая нанесения смертельной травмы особям, включая 91 случай у макаков резусов, 89 случаев у павианов гамадрилов, 59 случаев в группах макаков яванских, 13 случаев в группах павианов анубисов, соответственно 6 и 5 случаев в группах макаков лапундеров и зеленых мартышек. Анализ средней ежегодной доли жертв летальной агрессии в семейных группах, подсчитанной, исходя из общего количества особей в таких группах, показал следующее (рис. 3).

Самый высокий и сопоставимый ($p = 0.09$) процент жертв летальной агрессии в семейных группах был отмечен в этот период времени у павианов гамадрилов и макаков лапундеров. Умеренно высокий и сопоставимый процент особей, погибающих ежегодно от летальной агрессии в семейных группах, демонстрировали макаки резусы и макаки яванские ($p = 0.79$). Самые низкие показатели смертности вследствие травм, нанесенных жертвам в семейных группах, отмечены у мартышек зеленых (мартышки зеленые—макаки резусы, $p = 0.26$; мартышки зеленые—макаки яванские, $p = 0.06$; мартышки зеленые—макаки лапундеры, $p = 0.39$; мартышки зеленые—павианы гамадрилы, $p = 0.13$) и у павианов анубисов (павианы анубисы—мака-

Таблица 1. Половозрастная структура жертв летальной агрессии в семейных группах обезьян (%)

Возраст	% в общем числе жертв и соотношение полов	Вид					
		макаки резусы	макаки яванские	макаки лапундеры	мартышки зеленые	павианы гамадрилы	павианы анубисы
До 1 года	% в общем числе жертв	15.9	26.6	71.4	28.6	78/6	78.6
	Самцы/самки	1/0.64	1/1.12	1/0.67	1/1	1/0.55	1/1.20
1–3 года	% в общем числе жертв	9.7	14.1	14.3	28.6	2.2	Нет данных
	Самцы/самки	1/0.57	1/1.25	0/1.00	0/2.00	1/1.00	Нет данных
3–7 лет	% в общем числе жертв	30.1	20.3	Нет данных	42.9	10.1	7.1
	Самцы/самки	1/1.27	1/12.00	Нет данных	1/2.00	1/3.50	0/1.00
7 лет и старше	% в общем числе жертв	44.2	39.1	14.3	Нет данных	9.0	14.3
	Самцы/самки	1/2.85	1/11.5	0/1.0	Нет данных	1/7.0	0/1.0
Всего	Самцы/самки	1/1.26	1/3.27	1/1.33	1/2.50	1/0.81	1/2.50

ки резусы, $p = 0.30$; павианы анубисы—макаки яванские, $p = 0.18$; павианы анубисы—павианы гамадрилы, $p = 0.15$). Тем не менее, достоверного уровня межвидовые различия достигают только в показателях павианов анубисов и макаков лапундеров ($p < 0.05$). При этом ежегодные значения доли жертв летальной агрессии в семейных группах мартышек зеленых и павианов анубисов существенно не отличаются ($p = 0.71$).

Сравнение процента особей, погибающих ежегодно вследствие летальной агрессии в самцовых и в семейных группах, показывает, что у макаков резусов, макаков яванских и мартышек зеленых в самцовых группах он выше, чем в семейных группах, хотя различия недостоверны (макаки резусы, $p = 0.97$; макаки яванские, $p = 0.56$; мартышки зеленые, $p = 0.39$). Напротив, у павианов гамадрилов процент особей, погибающих ежегодно в результате внутригрупповой летальной агрессии, в семейных группах достоверно выше, чем в самцовых группах ($p < 0.01$).

В табл. 1 показана доля жертв различного возраста, показанная в процентах к общему числу жертв данного вида в семейных группах, а также отношение числа самок, приходящихся на одного самца среди жертв разных возрастных категорий.

Как видно из табл. 1, чаще всего жертвами летальной агрессии в семейных группах макаков резусов и макаков яванских становились взрослые животные старше 7 лет. Число жертв старше 7-летнего возраста в семейных группах макаков резусов было достоверно больше, чем число погибших от летальной агрессии детенышей ($p < 0.01$) и число подростков 1–3-летнего возраста ($p < 0.001$). У макаков яванских животные старше 7 лет также чаще погибали по сравнению с детенышами ($p = 0.31$) и достоверно чаще погибали в результате летальной агрессии по сравнению с подростками 1–3-летнего возраста ($p < 0.05$). У мартышек зеленых наибольшее количество жертв летальной агрессии было отмечено среди животных возрастной категории 3–7 лет. У павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров, чаще всего по сравнению с другими возрастными категориями, жертвами летальной агрессии в группах становились детеныши первого года жизни (павианы гамадрилы: детеныши до 1 года—подростки 1–3 лет, $p < 0.001$; детеныши до 1 года—животные 3–7 лет, $p < 0.001$; детеныши 1-го года—животные старше 7 лет, $p < 0.01$; павианы анубисы: детеныши до 1 года—подростки 1–3 лет, $p < 0.05$; детеныши до 1 года—животные 3–7 лет, $p = 0.11$; детеныши 1-го года—животные старше 7 лет, $p = 0.24$; макаки лапундеры: детеныши до 1 года—подростки 1–3 лет, $p = 0.36$; детеныши до 1 года—животные 3–7 лет, $p = 0.36$; детеныши 1-го года—животные старше 7 лет, $p = 0.67$).

Установлено, что детеныши первого года жизни составили достоверно меньшую часть жертв летальной агрессии у макаков резусов ($p < 0.01$) и макаков яванских ($p < 0.05$) и меньшую часть жертв летальной агрессии у мартышек зеленых ($p = 0.18$). При этом у павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров детеныши первого года жизни составили большую часть жертв летальной агрессии (павианы гамадрилы, $p < 0.01$; павианы анубисы, $p = 0.42$; макаки лапундеры, $p = 0.07$). Следовательно, преимущественным типом летальной агрессии у этих трех видов обезьян является инфантицид.

Высокая частота инфантицида в группах павианов гамадрилов обеспечивает более высокие показатели летальной агрессии в семейных группах этих обезьян по сравнению с самцовыми группами. Так, из 89 случаев летальной агрессии, отмеченных в семейных группах павианов гамадрилов, в 70 случаях жертвами были детеныши, не достигшие годовалого возраста.

Следует отметить, что в семейных группах макаков резусов и макаков яванских реже всего жертвами летальной агрессии становились ювенильные животные 1–3-летнего возраста. Число таких жертв у макаков резусов было достоверно меньше, чем число жертв 3–7-летнего возраста ($p < 0.05$). У макаков яванских подростки 1–3-летнего возраста достоверно реже становились жертвами летальной агрессии, чем взрослые животные возрастной категории 7 лет и старше ($p < 0.05$).

Анализ половозрастной структуры жертв летальной агрессии (табл. 1) обнаруживает также определенные различия в гендерной принадлежности жертв у разных видов обезьян. За исключением павианов гамадрилов, у пяти остальных видов обезьян среди жертв летальной агрессии в целом преобладают самки (макаки резусы, $p = 0.22$; макаки яванские, $p < 0.05$; макаки лапундеры, $p = 0.38$; мартышки зеленые, $p = 0.32$; павианы анубисы, $p = 0.58$). У павианов гамадрилов среди жертв летальной агрессии преобладают самцы ($p = 0.32$). Из 70 детенышей, умерщвленных гамадрилами в своих группах за 10-летний период, было только 25 самок. При этом у всех 6 видов имеются определенные различия среди разных возрастных категорий. Так, среди жертв — детенышей макаков резусов, макаков лапундеров и павианов гамадрилов преобладают самцы (макаки резусы, $p = 0.29$; макаки лапундеры, $p = 0.10$; павианы гамадрилы, $p = 0.06$), тогда как у макаков яванских, зеленых мартышек и павианов анубисов число самцов и самок среди детенышей — жертв летальной агрессии сопоставимо (макаки яванские, $p = 0.58$; зеленые мартышки, $p = 1.00$; павианы анубисы, $p = 0.76$). Среди подростков 1–3 лет самцы составляют большую часть жертв только у макаков резусов ($p = 0.46$). Практически у всех видов обезьян более старших возрастных категорий среди жертв летальной агрессии отмечается преобладание самок (жертвы 3–7 лет: макаки резусы, $p = 0.90$; макаки яванские, $p < 0.05$; мартышки зеленые, $p = 0.58$; павианы гамадрилы, $p = 0.25$; павианы анубисы, $p = 0.36$; жертвы старше 7 лет: макаки резусы, $p < 0.01$; макаки яванские, $p < 0.01$; макаки лапундеры, $p = 0.16$; павианы гамадрилы, $p = 0.06$; павианы анубисы, $p = 0.56$).

В табл. 2–5 показано в процентах число случаев летальной агрессии, направленных на жертв разного возраста и рассмотренных в зависимости от того, являлись ли данные случаи результатом коллективных действий нескольких самцов, нескольких самок или же совершались единичными особями.

В целом, у всех видов обезьян, рассмотренных в совокупности, агрессивные действия, приводящие к смерти детенышей, в 91% случаев совершали одиночные самцы. Самцовый инфантицид, то есть, агрессивные действия одного самца, являлся ведущей причиной гибели от летальной агрессии детенышей, не достигших годовалого возраста, у всех 6 видов исследованных обезьян. У павианов гамадрилов и павианов анубисов одиночные самцы являлись агрессорами в достоверно большем числе случаев летальной агрессии, демонстрируемой в семейных группах по отношению к детенышам (павианы гамадрилы, $p < 0.001$; павианы анубисы, $p < 0.05$).

Таблица 2. Агрессоры, осуществлявшие летальную агрессию по отношению к детенышам, не достигшим годовалого возраста

Агрессоры Виды	Одна особь		Несколько особей	
	самец	самка	самцы	самки
Макаки резусы	63.6	9.1	0	27.3
Макаки яванские	85.7	7.1	0	7.1
Макаки лапундеры	100.0	0	0	0
Мартышки зеленые	100.0	0	0	0
Павианы гамадрилы	95.4	1.5	3.0	0
Павианы анубисы	100.0	0	0	0

В таблице приведено число случаев летальной агрессии, выраженное в процентах.

Таблица 3. Агрессоры, осуществлявшие летальную агрессию по отношению к подросткам 1–3 лет

Агрессоры Виды	Одна особь		Несколько особей	
	самец	самка	самцы	самки
Макаки резусы	27.3	18.2	18.2	36.4
Макаки яванские	12.5	0	50.0	37.5
Макаки лапундеры	0	0	0	100.0
Мартышки зеленые	100.0	0	0	0
Павианы гамадрилы	100.0	0	0	0
Павианы анубисы	0	0	0	0

В таблице приведено число случаев летальной агрессии, выраженное в процентах.

У макаков лапундеров, макаков резусов, макаков яванских и зеленых мартышек одиночные самцы также являлись агрессорами, демонстрировавшими летальную агрессию по отношению к детенышам, в большем числе таких случаев (макаки лапундеры, $p = 0.37$; макаки резусы, $p = 0.58$; макаки яванские, $p = 0.06$; зеленые мартышки, $p = 0.16$). Кроме самцов, поведение, которое необходимо оценивать как инфантицид, в единичных случаях демонстрировали самки. За 10 лет исследования в семейных группах макаков резусов, макаков яванских и павианов гамадрилов было отмечено по одному случаю демонстрируемой отдельной самкой летальной агрессии, направленной на детеныша другой самки.

Коллективная агрессия, приводившая к гибели детенышей, также отмечалась у макаков резусов, макаков яванских и павианов гамадрилов. У макаков резусов и макаков яванских из числа случаев, когда жертвами летальной агрессии были детеныши, соответственно в 2 и в 1 случаях, агрессорами являлись одновременно несколько самок. У павианов гамадрилов в двух случаях детеныши погибали от последовательных действий 2 самцов.

В табл. 3 в процентах показано количество случаев, рассмотренных в зависимости от того, кто являлся агрессором при проявлении летальной агрессии, направленной на ювенильных особей.

Несмотря на общую относительную немногочисленность случаев летальной агрессии, направленной на подростков в группах, сравнение действий агрессоров обнаруживает определенные межвидовые различия. У макаков резусов и особенно у макаков яванских летальная агрессия, приводящая к смерти особей ювенильного

Таблица 4. Агрессоры, осуществлявшие летальную агрессию по отношению к жертвам 3–7-летнего возраста

Агрессоры Виды	Одна особь		Несколько особей	
	самец	самка	самцы	самки
Макаки резусы	14.3	0	39.3	46.4
Макаки яванские	11.8	0	23.5	64.7
Макаки лапундеры	0	0	0	0
Мартышки зеленые	50.0	0	0	50.0
Павианы гамадрилы	88.9	0	11.1	0
Павианы анубисы	100.0	0	0	0

В таблице приведено число случаев летальной агрессии, выраженное в процентах.

Таблица 5. Агрессоры, осуществлявшие летальную агрессию по отношению к взрослым жертвам 7 лет и старше

Агрессоры Виды	Одна особь		Несколько особей	
	самец	самка	самцы	самки
Макаки резусы	13.6	2.3	15.9	68.2
Макаки яванские	3.8	0	19.2	76.9
Макаки лапундеры	100.0	0	0	0
Мартышки зеленые	0	0	0	0
Павианы гамадрилы	87.5	0	0	12.5
Павианы анубисы	100.0	0	0	0

В таблице приведено число случаев летальной агрессии, выраженное в процентах.

возраста, в большем числе случаев выступает в форме коллективных действий агрессоров — самцов или самок (макаки резусы, $p = 0.14$; макаки яванские, $p = 0.06$).

Действия агрессоров по отношению к молодым особям 3–7-летнего возраста (табл. 4) также обнаруживают выраженную видовую специфику. У макаков яванских к смерти жертв такого возраста в большинстве случаев приводят коллективные действия других членов группы ($p = 0.12$), чаще самок ($p = 0.12$). У макаков резусов жертвы 3–7-летнего возраста достоверно чаще погибали также в результате коллективных действий других особей группы ($p < 0.05$). У павианов гамадрилов и павианов анубисов коллективная агрессия по отношению к особям 3–7-летнего возраста является редкостью, а агрессором, совершающим действия, приводящие к гибели жертвы, обычно является один взрослый самец (павианы гамадрилы, $p = 0.12$). Практически такая же видовая специфика характерна для случаев летальной агрессии, отмеченной в семейных группах обезьян по отношению к взрослым жертвам старше 7-летнего возраста (табл. 5).

У макаков резусов и макаков яванских в достоверном большинстве случаев агрессорами, осуществляющими завершающиеся гибелью жертвы нападения на взрослых членов своей группы, являлось несколько взрослых самок (макаки резусы, $p < 0.05$; макаки яванские, $p < 0.05$). В семейных группах мартышек зеленых случаев летальной агрессии по отношению к взрослым жертвам в изучавшийся период времени не отмечалось. У павианов гамадрилов в большинстве случаев проявлений летальной агрессии по отношению к взрослым животным, агрессивные действия совершал один взрослый самец ($p = 0.13$), и только в одном случае агрес-

сорами по отношению к самке своей группы оказались другие самки этой группы. У павианов анубисов в обоих отмеченных случаях летальной агрессии, направленной на взрослых животных, агрессором был одиночный самец, а жертвой — самка.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таким образом, проведенный анализ случаев летальной агрессии у содержащихся социальными группами обезьян показал, что подобные проявления в условиях неволи отмечаются, причем с довольно высокой частотой, у всех шести изучавшихся видов — макаков резусов, макаков яванских, макаков лапундеров, зеленых мартышек, павианов гамадрилов и павианов анубисов. Факт обнаружения этого явления у различных представителей семейства мартышковых обезьян (*Cercopithecidae*) позволяет рассматривать внутривидовую и внутригрупповую летальную агрессию как общее свойство обезьян этого семейства. Этот вывод хорошо согласуется с многочисленными наблюдениями случаев летальной агрессии в группах мартышковых обезьян, выполненных исследователями как в условиях естественного обитания, так и в неволе [7, 20, 22, 27, 28, 31].

К числу наиболее важных заключений, которые можно сделать на основании полученных в исследовании результатов, следует отнести наличие выраженной видовой специфики в проявлениях летальной агрессии. Анализ возраста и пола жертв, пола агрессоров и отсутствие либо наличие коллективности в их действиях позволяет достаточно уверенно разделить изученные виды обезьян на две категории. К первой из них следует отнести павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров, у которых преобладающей формой летальной агрессии является самцовый инфантицид, то есть убийство детенышей, совершающееся преимущественно одиночными самцами. Случаи убийства взрослых обезьян для животных этих видов нехарактерны и отмечаются редко, так же как и коллективная агрессия. Также редко отмечаются проявления летальной агрессии самок. Оценивая эту категорию обезьян, следует отметить такие общие для этих трех видов особенности как сильно выраженный половой диморфизм в размерах тела и в социальном статусе. Самцы павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров значительно превосходят самок в размерах тела и положению в иерархии. При этом для павианов гамадрилов характерны 4 уровневость, патрилинейность и гаремное устройство социальной структуры. У павианов анубисов, так же, как и у макаков лапундеров, мультисамцовая социальная структура, нет выраженного деления на гаремы.

Самцовый инфантицид, то есть нанесение смертельных травм детенышам, является формой летальной агрессии, описанной у многих видов приматов [22–24]. В наших условиях самцовый инфантицид с наибольшей, по сравнению с другими видами обезьян частотой, отмечался в группах павианов гамадрилов. Учитывая существование многочисленных описаний случаев инфантицида у павианов гамадрилов [25–27], можно рассматривать его проявления как характерную особенность поведения взрослых самцов у этого вида обезьян, проявляющуюся в определенных условиях, прежде всего при смене лидера группы. Обращает на себя внимание впервые обнаруженный нами факт преимущественного убийства детенышей самцов. Случаи самцового инфантицида в наших условиях были характерны также для павианов анубисов и макаков лапундеров, но отмечались с меньшей частотой, чем у павианов гамадрилов. Кроме того, отмечены были случаи убийства взрослым самцом детенышей в группах макаков яванских. Случаи самцового инфантицида у макаков резусов и зеленых мартышек отмечались редко, но, тем не менее, имели место и являлись основной причиной гибели от полученных травм для детенышей этих обезьян.

Существуют несколько гипотез, объясняющих механизм самцового инфантицида у обезьян. Согласно гипотезе полового отбора [28], самец-киллер уничтожает потомство других самцов, повышая, тем самым, шансы на выживание своего потомства. Согласно другим точкам зрения, убийство детенышей либо является следствием патологического поведения самцов, проявляющегося, преимущественно, в условиях неволи [29, 30], либо рассматривается как результат переадресации агрессии с взрослых членов группы на детенышей в условиях нестабильности в группе [31].

В сообществах павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров взрослые самцы занимают лидирующую позицию в группах, доминируя над самками и молодыми животными. Этому способствует выраженный половой диморфизм в размерах тела этих обезьян, в соответствии с которым взрослые самцы значительно крупнее самок. Учитывая то, что самцы этих видов демонстрируют летальную агрессию практически только по отношению к детенышам, крайне редко делая это по отношению к подросткам, молодым и взрослым самцам и самкам, не следует, по-видимому, оценивать самцовый инфантицид как проявления патологии поведения. Целенаправленные действия самцов в отношении детенышей могут рассматриваться, прежде всего, как форма демонстрации высокого статуса самца, способствующая утверждению его лидерства. Захватывая детенышей, то есть тех членов группы, которые в сообществе павианов наиболее привлекательны как объект внимания для взрослых особей, и, осуществляя перенос агрессии с взрослых животных на детенышей, самец обеспечивает себя необходимыми в его социальной жизни возможностями управлять поведением самок. При этом преимущественный захват детенышей самцов может быть вызван тем, что по нашим многолетним наблюдениям за свободноживущими обезьянами [32], у павианов гамадрилов детеныши-самцы более привлекательны, чем детеныши-самки, как для самок матерей, так и для других членов группы. Положительным аспектом контролирующей функции поведения самцов по отношению к самкам можно считать то, что именно самцы своим контролирующим поведением обеспечивают свойственный этим видам низкий уровень летальной агрессии самок.

В отличие от павианов гамадрилов, павианов анубисов и макаков лапундеров жертвами летальной агрессии у макаков резусов, макаков яванских и зеленых мартышек в основном являются почти взрослые и взрослые особи группы. Случаи самцового инфантицида у этих обезьян имеют место быть, но отмечаются со сравнительно небольшой частотой. Этот факт позволяет выделить макаков резусов, макаков яванских и зеленых мартышек в категорию, для которой преимущественно характерна летальная агрессия, не являющаяся, как у павианов, формой демонстрации на детенышах своих агрессивных возможностей, а представляющая собой непосредственное и жесткое проявление отношений взрослых особей. Об этом свидетельствует, в частности, очень высокий уровень летальной агрессии в самцовых группах обезьян этой категории, несопоставимо более высокий, чем в самцовых группах павианов гамадрилов. При этом в семейных группах макаков резусов, макаков яванских и зеленых мартышек летальная агрессия характеризуется высоким процентом самок как среди жертв, так и среди агрессоров, так же, как и высоким уровнем коллективной агрессии. Следует отметить, что у макаков яванских, и особенно у макаков резусов и зеленых мартышек половой диморфизм в размерах тела самцов и самок выражен значительно слабее, а положение самцов в иерархии группы сопоставимо с положением самок. Социальная структура макаков резусов, макаков яванских и мартышек зеленых характеризуется выраженной матрилинейностью. Положение каждой особи в иерархии особей группы у этих видов сравнительно слабо связано с полом и определяется, прежде всего, принадлежностью к определенной матрилинии. Чаще всего летальная агрессия у этих обезьян пред-

ставляет собой внешнее проявление борьбы матрилиний за лидерство, которое осуществляется совместными агрессивными действиями особей [33]. При этом также может происходить перенос агрессии на детеныша самки, являющейся объектом агрессии в этих отношениях, хотя основной целью обычно является собственнo мать детеныша. В некоторых случаях отмечаются совместные действия членов группы по отношению к новым членам группы, претендующим на высокое место в иерархии, например, при интродукции новых самцов в группу самок со сложившимися устойчивыми отношениями.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования проводились в соответствии с международными правилами по использованию лабораторных животных [34]. На проведение исследования было получено разрешение Комиссии по этике Научно-исследовательского института медицинской приматологии.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнялась в рамках плановой научной темы “Комплексное исследование поведенческих, когнитивных и биохимических показателей обезьян. Сохранение и расширение коллекции лабораторных приматов с целью моделирования социально-значимых заболеваний человека и оценки качества препаратов”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов при публикации данного исследования отсутствует.

ВКЛАД АВТОРОВ

Идея и планирование работы: В.Г.Ч., Н.В.М. Сбор данных: Н.В.М., И.Г.П., Е.Н.А., Д.В.З. Обработка данных: Н.В.М., И.Г.П., Е.Н.А., Д.В.З. Написание и редактирование манускрипта: В.Г.Ч., Н.В.М., И.Г.П., Е.Н.А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gomez J, Verdu M, Gonzales-Megias A, Mendez M (2016) The phylogenetic roots of human lethal violence. *Nature* 538(7624): 233–237.
<https://doi.org/10.1038/nature19758>
2. Macfarland S, Walker R, Flinn M (2014) Lethal coalitionary aggression and long-term alliance formation among Yamomomo men. *PNAS* 111(47): 16662–16669.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1418639111>
3. Itani J (1982) Intraspecific killing among non-human primates. *J Social and Biol Struct* 5(4): 361–368.
4. Gros-Louis J, Perry S, Manson J (2003) Violent coalitionary attacks and intraspecific killing in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Primates* 44: 341–346.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10329-003-0050-z>
5. Talebi M, Bertrao-Mendez R, Lee P (2009) Intra-Community Coalitionary Lethal attack of an Adult Male Southern Muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *Am J Primatol* 71: 860–867.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20713>
6. Valero A, Schaffner C, Vick L, Aurell F, Ramos-Fernandez G (2006) Intragroup Lethal Aggression in Wild Spider Monkeys. *Am J Primatol* 68: 732–737.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20263>
7. Charpentier J, Drea M (2013) Victims of Infanticide and Conspecific Bite Wounding in a Female-Dominant Primate: A Long-Term Study. *PLoS One* 8(12): e82830.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082830>
8. Davis N, Schaffner C, Wehnelt S (2009) Patterns of injury in zoo-housed spider monkeys: A problems with males? *Appl Animal Behav Sci* 116: 250–259.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2008.08.008>
9. Williams J, Lonsdorf E, Wilson M, Schumacher-Stankey J, Goodall J, Pusey A (2008) Causes of Death in the Kasekela Chimpanzees of Gombe National Park, Tanzania. *Am J Primatol* 70(8): 481–491.

- 766–777.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20573>
10. Kaburu S, Inoue S, Newton-Fisher N (2013) Death of the Alpha: Within-Community Lethal Violence Among Chimpanzees of the Mahale Mountains National Park. *Am J Primatol* 75(8): 789–797.
<https://doi.org/10.1002/ajp.22135>
 11. Sandel A, Watts D (2021) Lethal Coalitional Aggression Associated with a Community Fission in Chimpanzees (*Pan troglodytes*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Int J Primatol* 42(1): 26–48.
<https://doi.org/10.1007/s10764-020-00185-0>
 12. Wilson M, Boesch Chr, Fruth B, Furuichi T, Gilby J (2014) Lethal aggression in Pan is better explained by adaptive strategies than human impacts. *Nature* 513: 414–417.
<https://doi.org/10.1038/nature13727>
 13. Kittler K, Dietzel S (2016) Female infanticide and female-directed lethal targeted aggression in a group of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Primate Biol* 3: 41–46.
<https://doi.org/10.5194/pb-3-41-2016>
 14. Buhl J, Bonn A, Ruiz-Lambides A, Gonzalez-Martinez J, Platt M, Brent L (2012) Response of rhesus Macaques (*Macaca mulatta*) to the Body of a Group Member that Died from a Fatal Attack. *Int J Primatol* 33(4): 860–871.
<https://doi.org/10.1007/s10764-9624-1>
 15. Rosenbaum S, Vecellio V, Stoinski T (2016) Observations of severe and lethal coalitional attacks in wild mountain gorilla. *Scient Rep* 6: 37018.
<https://doi.org/10.1038/srep37018>
 16. Palombit R (1993) Lethal territorial aggression in a white-handed gibbon. *Am J Primatol* 31(4): 311–318.
<https://doi.org/10.1002/ajp.1350310407>
 17. Marzec A, Kunz J, Falkner S, Atmoko S, Alavi Sh, Moldawer A, Vogel E, Schuppli C, van Schaik C, van Noordwijk M (2016) The dark side of the red ape: male-mediated lethal female competition in Bornean orangutans. *Behav Ecol Sociobiol* 70: 459–466.
<https://doi.org/10.1007/s00265-015-2053-3>
 18. Wrangham R, Wilson M, Muller M (2006) Comparative rates of violence in Chimpanzees and humans. *Primates* 46: 14–26.
<https://doi.org/10.1007/s103329-005-0140-1>
 19. Pruett J, Ontl K, Cleveland E, Lindshield S, Marshack J, Wessling E (2017) Intragroup Lethal Aggression in West African Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*): Inferred Killing of a Former Alpha Male at Fongoli, Senegal. *Int J Primatol* 58: 31–57.
<https://doi.org/10.1007/s10764-016-9942-9>
 20. Judge P, de Waal F, Paul K, Gordon Th (1994) Removal of a Trauma-Inflicting Alpha Matriline from a Group of Rhesus Macaques to Control Severe Wounding. *Lab Animal Sci* 44(4): 344–350.
 21. Pusey A, Murray C, Wallaner W, Wilson M, Wroblewski E, Goodall J (2008) Severe Aggression Among Female Pan Troglodytes schweinfurthii at Gombe National Park, Tanzania. *Int J Primatol* 29: 949–973.
<https://doi.org/10.1007/s10764-008-9281-6>
 22. Beehner J, Bergman Th (2008) Infant Mortality Following Male Takeovers in Wild Geladas. *Am J Primatol* 70: 1152–1159.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20614>
 23. Robbins A, Gray M, Basabose A, Uwingeli P, Mburanumwe I, Kagoda E, Robbins M (2013). Impact of Male Infanticide on the Social Structure of Mountain Gorillas. *PLoS One* 8(11): e78256.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078256>
 24. Yao H, Yu H, Yang B, Yang W, Xu H, Grueter C, Li M, Xiang Z (2016) Male Infanticide in the Golden Monkey (*Rhinopithecus roxellana*), a Seasonally Breeding Primate. *Int J Primatol* 37: 175–184.
<https://doi.org/10.1007/s10764-016-9892-2>
 25. Чалян В, Меишвили Н (1990) Инфантицид у павианов гамадрилов. *Биол науки* 3: 99–106. [Chalyan M, Meishvili T (1990) Infanticide among Hamadryas baboons. *Biol Sci* 3: 99–106. (In Russ)].
 26. Zinner D, Kaumanns W, Rohruher B (1993) Infant mortality in captive Hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Primate Rep* 36: 97–111.
 27. Swedell L, Tesfaye T (2003) Infant Mortality After Takeovers in Wild Ethiopian Hamadryas Baboons. *Am J Primatol* 60: 113–118.
<https://doi.org/10.1002/ajp.10096>
 28. Hrdy S (1979) Infanticide among animals: A review classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol and Sociobiol* 1: 13–40.

29. Boggess J (1979) Troop male membership changes and infant killing in langurs (*Presbytis entellus*). *Folia Primatol* 32: 67–107.
30. Dolhinov P (1977) Normal monkeys? *Am Sci* 65: 266.
31. Bartlett T, Sussman R, Cheverud J (1993) Infant killing in primates: a review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis. *Am J Antropol* 95: 958–990.
32. Чалян В, Мейшвили Н (2019). Павианы гамадрилы в лесах Черноморского побережья Кавказа. Дом ЯСК. Москва. [Chalyan V, Meishvili N (2019) Hamadryas baboons in the Subtropical Forest of the Coast of Black Sea. Pub Home ASK. Moscow. (In Russ)].
33. Samuels A, Henrickson R (1983) Outbreak of severe aggression in captive *Macaca mulatta*. *Am J Primatol* 5: 277–281.
34. National Research Council (2010) Guide for the care and use of Laboratory animals. Nat Acad Press.

Lethal Aggression in Captive Monkeys

V. G. Chalyan^a, N. V. Meishvili^a*, I. G. Pachulia^a, E. N. Anikaeva^a, and D. V. Zadorojnii^a

^a Scientific Research Institute of Medical Primatology, Sochi, Russia

*e-mail: natela_prim@list.ru

Establishing the characteristics of monkey lethal aggression, assessing the age and sex of aggressors and victims, and the nature of the aggressors' actions seems necessary to identify the evolutionary roots of cases of human lethal aggression. In addition, the study of the features of lethal aggression can be considered as a condition for the development of measures aimed at preventing its manifestations in captive monkeys. The aim of the study is to study the species-specific features of lethal aggression in captive macaques, baboons and guenons. An analysis was made of cases of intra-group lethal aggression that occurred over a 10-year period in Rhesus macaques (*Macaca mulatta*), Crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*), Pig-tail macaques (*Macaca nemestrina*), Green monkeys (*Chlorocebus aethiops*), Hamadryas baboons (*Papio hamadryas*), Anubis baboons (*Papio anubis*) kept by social groups. It has been established that cases of lethal aggression are observed in all 6 studied species of monkeys. It was shown that in groups consisting of adult males, the highest frequency of cases of lethal aggression was noted in Rhesus macaques, and the lowest in Hamadryas baboons. Species-specific differences were found in the nature of lethal aggression in monkey family groups consisting of males, females, infants, and adolescents. It has been established that in Hamadryas baboons, Anubis baboons and Pig-tail macaques, that is, in species with pronounced sexual dimorphism in body size and social status, the main form of lethal aggression in family groups is infanticide committed by a single sexually mature male. In Rhesus monkeys, Crab-eating macaques and Green monkeys, that is, those species that are characterized by relatively mild sexual dimorphism in body size and social status, the predominant form of lethal aggression in family groups is the collective actions of females aimed at young and adult members of the group.

Keywords: baboons, macaques, monkeys, lethal aggression, infanticide, aggressors, victims