

ОРИГИНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

НЕЙРОНАУКИ

ПЕРЕАДРЕСОВАННАЯ АГРЕССИЯ И УТЕШЕНИЕ  
У ПАВИАНОВ ГАМАДРИЛОВ

© М. Л. Бутовская,<sup>1</sup> Н. В. Мейшвили,<sup>2</sup> В. Г. Чалян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт этнологии и антропологии РАН,  
Россия, 117334, Москва, Ленинский пр., 32а, корп. Б,  
e-mail: marina butovskaya@gmail.com;

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт медицинской приматологии РАН,  
Россия, 354376, Сочи-А, Веселое-1

У содержащихся в неволе павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) были исследованы результаты постконфликтных взаимодействий между жертвами агрессии и третьими особями, не вовлеченными в конфликт членами группы. Наблюдения проводились в Российском приматологическом центре (ФГБУ НИИ МП РАН, г. Адлер) в 1996—1997 гг. Представлены результаты анализа переадресованной агрессии, аффилиативного объединения жертв с третьими особями, и утешения — объединения третьих особей с жертвами. В общей сложности было проанализировано поведение 445 пар, представляющих различные социальные категории животных (пары: самец и самка одного гарема, самки одного гарема, родственники, самки из разных гаремов, самцы, самка и почти взрослый самец). Использовались метод аттрактивных пар и временной метод (time-rule method). Установлено, что переадресация агрессии практиковалась в основном только у самцов, оказавшихся в роли жертв агрессии. И для жертв самцов, и для жертв самок было типично инициировать непосредственно после конфликта аффилиативные взаимодействия с третьей особью. Утешение практиковалось у павианов гамадрилов, но исключительно у пар самцов и самок одного гарема. При этом утешающие самцы использовали специфические образцы аффилиативного поведения. Это первый случай описания утешения у павианов.

**Ключевые слова:** павианы гамадрилы, постконфликтное поведение, переадресованная агрессия, примирение, утешение, аффилиация.

Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 99. № 6. С. 000—000. 2013

*M. L. Butovskaya*,<sup>1</sup> *N. V. Meishvili*,<sup>2</sup> *V. G. Chalian*.<sup>2</sup> REDIRECTION AND CONSOLATION IN HAMADRYAS BABOONS. <sup>1</sup> Institute of Ethnology & Anthropology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117334, Leninsky Ave., 32a, korp. B, Russia, e-mail: marina butovskaya@gmail.com; <sup>2</sup> Institute of Medical Primatology, Russian Academy of Medical Sciences, Sochi-A, 354591, Veseloje-1, Russia.

Post-conflict interactions between victims and non-involved group members was investigated in the troop of hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. Observations were done in the Russian Primate Center, Adler in 1996—1997. Redirected aggression, initiation of affiliation from the side of victims towards third parties and consolation were registered during this study. The analyses was done on 445 PC-MC pairs of animals, represented different social classes (harem male-female pairs, harem females, relations, females from different harems, male-male pairs, female-subadult

pairs). The attracted-pairs method and the time-rule method were used. Redirected aggression was practiced mainly by male aggresses. It was typical for victims, both males and females, to initiate affiliative interactions with third parties soon after the conflict. Consolation was practiced by hamadryas baboons, but it was limited to harem male-female pairs only. Special affiliative patterns were used by male-consoler. This is the first case, when consolation was demonstrated in baboons.

*Key words:* hamadryas baboons, post-conflict behavior, redirected aggression, reconciliation, consolation, affiliation.

RUSSIAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY. V. 99. N 6. P. 000—000. 2013

Внутригрупповые конфликты угрожают социальной стабильности группы, и не удивительно, что в конфликт обычно включаются не только собственно противники, но и другие члены группы [35]. Такого рода вмешательство может быть разного типа: поддержка агрессора или жертвы, агрессия, переадресованная на третью особь, попытки участников конфликта получить поддержку третьих особей и постконфликтные аффилиативные взаимодействия третьих особей с участниками конфликта, известные как «утешение» [7, 20, 37]. Переадресованная агрессия не является универсальным феноменом всех социально живущих приматов. Она в большей степени свойственна тем видам, которые характеризуются деспотическими иерархическими отношениями и преобладанием прямой агрессии, например макакам яванским (*Macaca fascicularis*), японским макакам (*Macaca fuscata*) и макакам лапундерам (*Macaca nemestrina*) [5, 7, 24]. В то же время у видов с сильнее выраженными эгалитарными отношениями и с высокой вероятностью обратной агрессии переадресованная агрессия отмечается реже (павианы анубисы, *Papio anubis*) [12]. Предполагается также, что у видов с сильно выраженным половым диморфизмом (горные гориллы, *Gorilla gorilla beringei*, павианы анубисы) перенос агрессии на третью особь отсутствует по причине слишком высокой цены такого поведения [12, 38]. Кроме того, предполагается, что вероятность переадресации агрессии зависит от характера пищевой стратегии приматов [12]. У широко рассеивающихся в пространстве при фуражировании видов (павианы анубисы, горные гориллы) переадресация агрессии менее вероятна. В то же время у макаков яванских, у которых одновременно все особи одной группы могут кормиться на одном дереве, переадресованная агрессия встречается очень часто. Павианы гамадрилы являются оптимальным видом для проверки справедливости этих гипотез, поскольку подобно павианам анубисам обладают сильно выраженным половым диморфизмом и высоким уровнем обратной агрессии. В то же время подобно яванским макакам особи одной гаремной единицы павианов гамадрилов в течение дня остаются в пространственной близости друг от друга [16, 26]. Из-за того, что неблагоприятные последствия агрессии угрожают благополучию всей группы, другие ее члены, помимо агрессора и жертвы, могут быть заинтересованы в постконфликтных взаимодействиях, способствующих восстановлению мира и прерванных конфликтом отношений. В частности, у целого ряда видов отмечается увеличение постконфликтных взаимодействий между бывшим агрессором и родственниками жертвы: яванских макаков, японских макаков, макаков маготов (*Macaca sylvanus*), черных макаков (*Macaca nigra*), а также гвинейских павианов (*Papio papio*) [5, 7, 29, 30]. При этом никакого увеличения аффилиативных контактов между жертвой и родственниками агрессора у этих видов обнаружено не было. У большинства видов макаков не было также обнаружено признаков аффилиации между жертвами и их собственными родственниками, подобно той, которая была описана у гвинейских павианов [5, 7, 30]. Представляется, что вероятность постконфликтной аффилиации по инициативе противников с другими членами группы различается у представителей разных половозрастных классов. Животные обычно предпочитают объединяться с теми членами группы, с которыми они образуют сильные связи. Так, самки горилл, находясь в роли

жертвы агрессии, обычно инициируют аффилиацию со своим самцом — лидером [38]. В то же время проявление этого поведенческого паттерна может быть связано с уровнем страдания жертвы и ее фрустрации [13]. В отличие от примирения утешение является редким феноменом [37]. Практически до самого настоящего времени оно описано в основном только у человекообразных обезьян (*Pan troglodytes*, *P. paniscus*, *Gorilla gorilla beringei*), хотя отмечено также у бурых капуцинов (*Cebus apella*) и бурых макаков (*Macaca arctoides*) [11, 18, 22, 27, 28, 31, 35, 38]. Утешение не обнаружено у мартышек, остальных макаков или павианов [14, 20, 27]. Исходя из того, что утешение является преимущественно приоритетом человекообразных обезьян, предполагается, что для его проявления необходимы более развитые интеллектуальные способности, чем те, которыми обладают низшие обезьяны (гипотеза социального интеллекта) [36]. Тем не менее данные по капуцинам и бурым макакам показывают, что некоторые из низших обезьян способны к определенному виду утешения [11, 34]. В свете этого факта становятся возможными и другие объяснения отсутствия утешения у обезьян, в частности гипотеза «социального ограничения» [36]. При этом могут существовать межвидовые различия в выраженности социального ограничения со стороны третьих особей. Учитывая, что павианы гамадрилы обладают сложной социальной и пространственной структурой [2, 15, 17, 26], они кажутся наиболее подходящим видом для проверки основных гипотез о функциях утешения в сообществе приматов, так же как для проверки представлений о необходимости для его проявления определенных ментальных способностей.

Целью настоящей работы явилось исследование наличия следующих постконфликтных социальных проявлений: переадресованной на других членов группы агрессии жертв, инициирования жертвами аффилиации с другими членами группы и инициирования другими членами группы аффилиации с жертвами (утешения).

## МЕТОДИКА

Работа была проведена в сентябре—ноябре 1996 и 1997 гг. в Российском приматологическом центре (ФГБУ НИИ МП РАМН), расположенном в г. Адлер [1]. Изучаемая группа павианов гамадрилов состояла из 60—66 особей и содержалась в вольере площадью 600 кв. м. Проводился анализ переадресованной агрессии жертв, инициирования аффилиации жертв с другими членами группы и инициирования аффилиации других членов группы с жертвами (более детальное описание изучаемой группы и использовавшихся методик представлено в ранее опубликованной нами статье, посвященной примирению у павианов гамадрилов [1]). Были выделены следующие категории пар: самец—самка одного гарема, самка—самец одного гарема, самка—самка одного гарема, родственник—родственник (мать и дочь, материнские сиблинги). Все случаи переадресованной агрессии, инициирования аффилиации с жертвой, инициирования жертвой объединения с третьими особями были протестированы путем сопоставления постконфликтных и контрольных наблюдений (РС-МС метод) [1]. В этом исследовании были использованы два метода: метод аттрактивных пар [1] и временной метод «time-rule method» [4]. Все агрессивные взаимодействия, инициированные жертвой в постконфликтном периоде (РС) в отношении третьих особей, не принимавших участия в конфликте, были рассмотрены в качестве переадресованной агрессии. Контролем к ним служили агрессивные действия, инициированные в контрольном периоде (МС) жертвой в отношении третьих особей. Под аффилиацией жертв с третьими особями и аффилиацией третьих особей с жертвами здесь понимаются следующие контактные паттерны поведения: груминг, сидение тесно рядом, обнимание, осматривание гениталий, покрывание, накрывание собой, подставление с телесным контактом и удерживание руками [17, 26]. В общей сложности были рассмотрены результаты сравнения постконфликтных и контрольных наблюдений 445 пар. Для анализа были использованы непараметрические методы. Для выявления тенденции в аффилиативных постконфликтных взаимодействиях были использованы следующие показатели: 1) абсолютный показатель аффилиатив-

ной тенденции, устанавливающийся как результат деления разницы между количеством аттрактивных и дисперсных пар на общее количество пар (в тексте обозначено как индекс V) [33]; 2) относительный показатель аффилиативной тенденции, устанавливающийся в результате деления разницы между аттрактивными и дисперсными парами на сумму аттрактивных и дисперсных пар, обозначенный в тексте как индекс R [10, 25]; 3) показатель общей аффилиации, устанавливающийся в результате деления суммы между аттрактивными и дисперсными парами на общее число аттрактивных, дисперсных и нейтральных пар, обозначенный в тексте как индекс T [10, 25]. Качество отношений между особями оценивалось исходя из частоты груминга у каждой пары особей и пространственной близости, т. е. среднего расстояния между особями [1].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Переадресованная агрессия.** По всей группе в целом жертвы демонстрировали переадресованную агрессию в 42 случаях из 445 постконфликтных наблюдений, а в контрольном периоде — в 15 случаях из 445 контрольных наблюдений. Различия между числом аттрактивных и дисперсных пар достоверны ( $\chi^2 = 11.86$ ,  $p < 0.001$ ) (Вилкоксон,  $z = 2.38$ ,  $n = 25$ ,  $p < 0.017$ ). Переадресация агрессии была наиболее вероятна в первые 30 с после конфликта. Из 225 РС-МС пар, в которых жертвами агрессии были самки, переадресация агрессии жертв отмечалась раньше в постконфликтном периоде в 21 случае, в контрольном периоде — в 10 случаях (биномиальный тест,  $p > 0.05$ ). Установлено, что из 59 РС-МС пар, у которых агрессор и жертва были самцы, 20 пар было аттрактивных и 2 дисперсных. Различия в числе аттрактивных и дисперсных пар достоверны (биномиальный тест,  $p < 0.01$ ) (Вилкоксон,  $T^+ = 21$ ,  $n = 6$ ,  $p < 0.03$ ). В 45 % случаев самцы, жертвы конфликтов с другими самцами, переадресовывали свою агрессию самкам либо подросткам своего гарема, в 20 % случаев объектом переадресованной агрессии самцов являлись самцы той же группы и в 35 % случаев самцы переадресовывали свою агрессию самцам соседней вольеры гамадрилов.

**Инициирование аффилиативных контактов с третьей особью.** По этому показателю из 445 РС-МС пар по всей группе в целом 260 пар составили аттрактивные, 90 — дисперсные, остальные — нейтральные. Имеются достоверные различия между аттрактивными и дисперсными парами ( $\chi^2 = 81.6$ ,  $p < 0.0001$ ). Тенденция к аффилиативному объединению с третьей особью была максимально выражена в первые 30 с после завершения конфликта (Колмогоров—Смирнов,  $m = 312$ ,  $n = 204$ ,  $D = 0.371$ ,  $p < 0.001$ ). Анализ постконфликтной аффилиации жертв конфликтов, в которых потерпевшей стороной были самки, показал, что из 306 пар самка-жертва конфликта — третья особь, 201 пара были аттрактивными, а 60 — дисперсными ( $\chi^2 = 75.1$ ,  $p < 0.0001$ ) (Вилкоксон,  $T^+ = 457$ ,  $n = 27$ ,  $p < 0.001$ ). Из 59 случаев, когда жертвами агрессии были самцы, в 31 случае самцы-жертвы раньше объединялись с третьими особями в постконфликтном периоде, в 14 случаях — в контрольном периоде (биномиальный тест,  $p < 0.05$ ) (Вилкоксон,  $T^+ = 36$ ,  $n = 8$ ,  $p < 0.02$ ).

**Утешение.** При анализе данных по всей группе достоверные различия между числом аттрактивных и дисперсных пар для диад третья особь-жертва отсутствовали ( $a = 159$ ,  $d = 143$ ,  $p > 0.05$ ). Учитывая обнаруженное нами ранее влияние состава пар на вероятность постконфликтного примирения [1], мы провели анализ постконфликтной аффилиации у следующих категорий пар животных: самка того же гарема — самка-жертва, самка того же гарема — самец-жертва, родственник — родственник-жертва, самец того же гарема — самка-жертва (см. таблицу). Анализ показал, что из 210 случаев, в которых самки были жертвами конфликтов, в 27 случаях третьи особи — неродственные самки того же гарема — приближались к жертвам и демонстрировали аффилиативное объединение с ними в постконфликтном периоде раньше, чем в контрольном. Напротив, в контрольном

Утешение у разных социальных категорий павианов гамадрилов

Пары	a	d	n	V, %	R, %	T, %
Самец—самка одного гарема	69	29	62	25	40.8	61.3
Родственник—родственник	25	15	17	17.5	25.0	70.2
Неродственные самка—самка одного гарема	27	19	164	3.8	17.4	21.9
Самка—самец одного гарема	18	20	21	3.4	5.3	64.0

периоде такое поведение третьих особей — неродственных самок того же гарема — отмечалось по времени раньше в 19 случаях. Хотя различия в числе аттрактивных и дисперсных пар у этой категории пар недостоверны, тем не менее можно говорить о существовании тенденции к утешению пострадавшей от агрессии самки третьими особями — самками ее гарема. Показатели утешения при этом были следующие: абсолютный показатель утешения V — 3.8 %, относительный показатель утешения R — 17.4 %, общий показатель аффилиации T — 21.9 %. Для тех случаев, когда в роли жертв агрессии других самцов оказывались самцы, вероятность аффилиации с ними самок их собственного гарема была низкой. Из 59 таких пар 18 пар было аттрактивных, 20 — дисперсных, различия между аттрактивными и дисперсными парами недостоверны (%): V = -3.4, R = -5.3, T = 64. Самки, по-видимому, предпочитали избегать своих самцов-лидеров непосредственно после их конфликтов с другими самцами. Из 57 постконфликтных и контрольных пар родственник—родственник-жертва, аттрактивных пар было 25, дисперсных — 15. Хотя различия и в этом случае недостоверны, тем не менее имеет место некоторая тенденция к утешению родственников после конфликтов (%): V = 17.5, R = 25, T = 70.2. Из категории пар «третья особь — самец, жертва — самка» было исследовано 160 пар. При этом были установлены достоверные различия между числом аттрактивных и дисперсных пар (a = 69, d = 29,  $\chi^2 = 15.52$ ,  $p < 0.001$ ). Кроме того, была установлена более высокая вероятность аффилиации утешающего самца с жертвой самкой на протяжении интервала от 15 с до 1 мин 15 с после завершения конфликта (Колмогоров—Смирнов, D = 0.45,  $p < 0.01$ ). Абсолютный показатель утешения V был самым высоким по сравнению с другими категориями пар — 25 %, относительный показатель утешения R также был самым высоким по сравнению с другими категориями пар — 40.8 %, T = 61.3 %.

На следующем этапе мы провели независимый анализ тенденции самцов к утешению самок в зависимости от того, кем был агрессор, от действий которого она пострадала — самкой своего гарема или самкой чужого гарема. В общей сложности были исследованы действия самца у 85 пар «третья особь—самец и самка—жертва конфликта с самкой чужого гарема». При этом были получены результаты, свидетельствующие о высокой вероятности утешения самцом самки, поссорившейся с самкой чужого гарема (a = 52, d = 16,  $\chi^2 = 18.01$ ,  $p < 0.001$ ; V = 42.4 %; R = 52.9 %; T = 80 %). Напротив, если самка была жертвой агрессии самки своего гарема, вероятность утешения самцом жертвы такого конфликта резко снижалась. Из 75 таких пар, аттрактивных было 17, дисперсных — 13, различия недостоверны, V = 5.3 %, R = 13.3 %, T = 40 %. Анализ поведенческих паттернов, отмечавшихся при утешении самцами самок своего гарема, показал, что имеются достоверные отличия в структуре репертуара поведения самцов в постконфликтный и контрольный периоды ( $\chi^2 = 65.62$ , df = 12,  $p < 0.001$ ). Достоверно чаще в постконфликтный период отмечался образец поведения «самец держит самку за круп» ( $\chi^2 = 11.79$ , df = 1,  $p < 0.001$ ) и «самец накрывает собой самку» ( $\chi^2 = 14.5$ , df = 1,  $p < 0.001$ ). В то же время груминг чаще отмечался в контрольном периоде ( $\chi^2 = 13.77$ , df = 1,  $p < 0.001$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

*Переадресованная агрессия, доминирование и «хорошие отношения».* Павианы гамадрилы жертвы агрессии склонны к переадресации своей агрессии третьим особям. В этом отношении они сходны, скорее, с филогенетически далекими от них видами макаков (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*), чем с близкими к ним павианами анубисами [3, 7, 12], что можно объяснить с позиций социозкологии. Для состоящих в одном гареме павианов гамадрилов, которые постоянно находятся в пространственной близости друг от друга, так же как и для кормящихся на одном дереве макаков яванских, значительно легче найти объект для переадресации агрессии, чем для широко рассеивающихся в пространстве павианов анубисов. Было установлено, что переадресация агрессии практикуется в основном жертвами — самцами, которые обычно переадресовывают свою агрессию самкам своего гарема либо подросткам, т. е., тем особям, с которыми они поддерживают хорошие отношения и с которыми им легко в дальнейшем помириться. Причина, по которой самцы с низкой вероятностью переадресовывают свою агрессию другим самцам, заключается в том, что такого рода переадресация, по своей сути, представляет собой эскалацию конфликта, которая может в будущем дорого стоить самцу. Самки павианов гамадрилов не переадресовывают полученную агрессию, в этом отношении они не отличаются от самок горилл [38]. Различия между самцами и самками павианов гамадрилов в вероятности проявления переадресованной агрессии могут быть также обусловлены различиями во времени, когда самцы и самки проявляют тенденцию к примирению. Как было показано нами ранее [1], самки павианов гамадрилов склонны примиряться в первую минуту после прекращения конфликта, тогда как самцы это делают, как правило, на 4-й минуте после его завершения. Быстрое примирение предоставляет самкам больше шансов для снятия вызванного конфликтом стресса и напряжения и устраняет необходимость в продолжении конфликта. В отличие от самок самцы за 4 мин, прошедшие после конфликта, могут переадресовать свою агрессию или успокоиться посредством аффилиации с третьей особью и в последнюю очередь примириться со своим противником.

*Постконфликтная аффилиация жертв с третьими особями.* Обнаружено, что у павианов гамадрилов жертвы (и самцы, и самки) после завершения конфликта предпринимают попытки к аффилиативному объединению с третьими особями. В этом отношении они более сходны с шимпанзе, гориллами и бурыми капуцинами, чем макаки или павианы анубисы [5, 12, 34, 36]. В отличие от макаков и павианов анубисов, у которых отмечается аффилиация жертв со своими родственниками, у павианов гамадрилов самки — жертвы агрессии — предпочитают вступать в аффилиативные взаимодействия со своим самцом—лидером. Примерно также ведут себя самцы — жертвы агрессии, которые стараются после конфликта объединиться с самками своего гарема. Причина различий в характере постконфликтных аффилиаций у двух видов павианов, по-видимому, заключается в различиях социальной структуры гамадрилов и анубисов [15, 19, 26, 32], а также в различиях стиля доминантных отношений — деспотическом у павианов гамадрилов и эгалитарном — у павианов анубисов.

*Возможно ли утешение у мартышковых обезьян?* 20 с небольшим лет назад специалисты по когнитивным способностям животных полагали, что примирение является свойством только человекообразных приматов, поскольку только они обладают уровнем когнитивных способностей, необходимым для обеспечения собственной безопасности, проявления эмпатии и привязанности [23]. За прошедшее время примирение было обнаружено у многих видов приматов, включая лемууров. На сегодняшний день большинство приматологов должны согласиться с предположением де Ваала и Йошихары [36], что память, самоосознание и стремление к дружелюбным контактам после конфликтов создают все необходимые условия для примирения. По-видимому, со временем будет пред-

ставлено больше доказательств в пользу наличия феномена утешения у низших обезьян. На сегодня утешение описано у бурых капуцинов, а также бурых макаков. Результаты этой работы, рассмотренные вместе с результатами некоторых предыдущих исследований [9, 39], показывают, что утешение имеет место и у павианов гамадрилов, хотя оно практикуется почти исключительно взрослыми самцами по отношению к своим самкам. Такого рода поведение самцов является практически единственным способом снятия высокого уровня стресса самок (об уровне испытываемого самками стресса можно судить по их визгу и высокой частоте мочеиспускания и дефекации) в ситуации, когда примирение жертвы с агрессором маловероятно.

Утешение у павианов гамадрилов напоминает аналогичное поведение горных горилл в природе. Самцы горных горилл утешают и успокаивают своих самок после конфликта в ответ на их активные просьбы [38]. Так же как и у горилл, но в отличие от капуцинов выпрашивание утешения практикуется у павианов гамадрилов, главным образом, в парах самка—самец [34, 38]. Кроме того, некоторая положительная тенденция к утешению обнаружена также у пар родственников. Самки обычно избегают тесного общения со своим самцом непосредственно после того, как он стал жертвой агрессии другого самца. Это не удивительно, так как вероятность переадресации самцом агрессии у павианов гамадрилов очень велика. Так же как и у горилл, у павианов гамадрилов не обнаружено никаких признаков утешения в парах неродственных самок, принадлежащих к одному гарему [38].

У павианов гамадрилов образцы поведения самца, направленные на утешение самки, как правило, ассоциируются с демонстрацией угроз в направлении ее противника, что свидетельствует о том, что самец готов броситься на ее защиту. У этого вида отчетливо выражены социальные ограничения. Поэтому, в отличие от павианов анубисов, у утешающего самца риск стать в результате такого действия целью переадресованной агрессии не выше, чем, если бы он предпочел избегать самку — жертву агрессии. Таким образом, селективное утешение может рассматриваться как часть преимуществ, получаемых самками от стабильных взаимоотношений с самцами [36].

Утешение может являться важным компонентом поведенческой стратегии самцов, с помощью которого они добиваются постоянного успеха у самок. Кроме того, оно может являться эффективным способом сокращения напряженности между разными гаремами. Самцы, менее способные к демонстрации утешения, могут быть также менее успешными в удержании самок — постоянных партнеров. Напротив, утешение самцом самок после их конфликтов с самками своего гарема менее благоприятно для самцов, поскольку в этом случае вмешательство самцов способствует усилению противоречий между самками и уменьшает стабильность их гаремов. Ненадобность вмешательства самцов в таких случаях определяется также тем, что имеется довольно высокая вероятность примирения самок одного гарема. Стратегия к утешению самок могла у павианов гамадрилов сформироваться параллельно с эволюцией поведения пастьбы «herding behavior» с использованием специфических утешающих паттернов поведения (самец удерживает руками круп самки — hold-bottom, самец накрывает собой самку — lie-on).

Следует сказать, что пример с павианами гамадрилами является хорошей иллюстрацией применения гипотезы социального ограничения [36]. Хотя у павианов гамадрилов мы наблюдаем поведение, которое по своей внешней форме выглядит как утешение, мы не можем точно судить о когнитивной стороне этого феномена. В то же самое время нельзя забывать, что павианы располагают самой большой долей неокортекса, по сравнению с другими мартишковыми обезьянами [21], что дает некоторые основания предполагать у них наличие эмпатии. Наличие поведения утешения у павианов гамадрилов может быть ассоциировано со сложной социальной структурой и высокодифференцированными социальными

отношениями. Однако это не означает, что «теория сознания» не может быть использована для объяснения феномена утешения у разных видов.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Переадресованная агрессия практикуется у павианов гамадрилов. В основном она отмечается у самцов — жертв агрессии. При этом жертвы нападают на особей значительно более низкого социального статуса, что позволяет им в будущем легко восстановить отношения.

И для жертв-самцов, и для жертв-самок характерно выпрашивание поддержки третьих особей непосредственно после прекращения конфликта.

Утешение практикуется у павианов гамадрилов, но оно в основном характерно только для пар «гаремных самца—самки». Это первый случай описания утешения у павианов.

Утешение у павианов гамадрилов выражается специфическими паттернами поведения.

Работа была поддержана грантами РФФИ: 96-06-80405, 99-06-80346. Мы благодарны Александру Козинцеву, Одиль Петит и Бернарду Тьерри за обсуждение, комментарии и советы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Бутовская М. Л., Чалян В. Г., Мейшвили Н. В. Примирение у павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*): проверка гипотезы качества отношений. Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 97(8) : 870 — 876. 2011.
- [2] Чалян В. Г., Мейшвили Н. В., Бутовская М. Л. Роль самок в сообществе павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*). 1. Иерархия доминирования самок в стаде Гумистинского заказника. Вестник антропологии. 3 : 126—145. 1997.
- [3] Aureli F. Post-conflict behavior among wild long — tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Behav. Ecol. Sociobiol. 31 : 329—337. 1992.
- [4] Aureli F., van Schaik C. P., van Hooff J. A. R. A. M. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Am. J. Primatol. 19 : 39—51. 1989.
- [5] Aureli F., van Schaik C. P. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). 1. The social events. Ethology. 89 : 89—100. 1991.
- [6] Aureli F., van Schaik C. P. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). II. Coping with uncertainty. Ethology. 89 : 101—114. 1991.
- [7] Aureli F., Veenema C., van Panthaleon, van Eck C. J., van Hooff J. A. R. A. M. Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). Behaviour. 124 : 1—21. 1993.
- [8] Barton R. A. Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio Anubis*. Anim. Behav. 46 : 791—802. 1993.
- [9] Butovskaya M. L., Kozintsev A. G., Meishvili N. V., Chalian V. G. Reconciliation in Gamadryas Baboons. Abstracts of the XVIIth Intern. Congr. of the Primatological Society, Antananarivo. August 10—14: 132. 1998.
- [10] Butovskaya M. L., Kozintsev A. G. Aggression, friendship, and reconciliation in Russian primary school children. Aggress. Behav. 25 : 125—139. 1999.
- [11] Call J., Aureli F., de Waal F. B. M. Post-conflict third-party affiliation in stump-tailed macaques. Anim. Behav. 63(2) : 209—216. 2002.
- [12] Castles D. L., Whiten A. Post-conflict behavior of wild olive baboons. I. Reconciliation, redirection and consolation. Ethology. 104 : 126—147. 1998.
- [13] Castles D. L., Whiten A. Post-conflict behavior of wild olive baboons. II. Stress and Self-directed. Behav. Ethology. 104: 148—160. 1998.
- [14] Cheney D. L., Seyfarth R. M. Redirected aggression and reconciliation among vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*. Behaviour. 110 : 258—275. 1989.

- [15] *Colmenares F.* Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. *Behaviour*. 120 : 61—94. 1992.
- [16] *Colmenares F., Lozano M. G., Torres P.* Harem social structure in a multiharem colony of baboons (*Papio spp.*): A test of the hypothesis of the «star-shaped» sociogram. In: *Current Primatology. II. Social Development, Learning and Behaviour.* (J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson, N. Herrenschmidt, eds). Strasbourg. University Louise Pasteur. 93—101. 1994.
- [17] *Colmenares F., Lozano-Perea C.* Greeting and grooming during social conflicts in baboons: Strategic uses and social functions. In: *Current Primatology. II. Social Development, Learning and Behaviour.* (J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson, N. Herrenschmidt, eds). Strasbourg. University Louise Pasteur. 165—174. 1994.
- [18] *Cordoni G., Palagi E., Borgognini Tarli S.* Reconciliation and consolation in captive Western Gorillas. *Int. J. Primatol.* 27(5) : 1365—1382. 2006.
- [19] *Cowlishaw G.* Behavioural patterns in baboon group encounters: The role of resource competition and male reproductive strategies. *Behaviour*. 131 : 75—86. 1995.
- [20] *Das M., Penke Z., van Hoof J. A. R. A. M.* Affiliation between aggressors and third parties following conflicts in long-tailed macaques. *Int. J. Primatol.* 18 : 159—181. 1997.
- [21] *Dunbar R. I. M.* Neocortex size as a constraint on group-size in primates. *J. Human Evol.* 22 : 469—493. 1992.
- [22] *Fraser O. N., Stahl D., Aureli F.* Stress reduction through consolation in chimpanzees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 105(25) : 8557—8562. 2008.
- [23] *Gallup G.* Self-awareness and the emergence of mind in primates. *Am. J. Primatol.* 2 : 237—248. 1982.
- [24] *Judge P. G.* Dyadic and triadic reconciliation in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Am. J. Primatol.* 23: 225—237. 1991.
- [25] *Kozintsev A. G.* On measuring reconciliation and friendship. *Adv. Ethology* 32 : 155. 1997.
- [26] *Kummer H.* Primate societies. Aldine. Chicago. 1971.
- [27] *Kutsukake N., Castles D.* Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates.* 45(3) : 157—165. 2004.
- [28] *Palagi E., Paoli T., Borgognini S. T.* Reconciliation and consolation in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Am. J. Primatol.* 62 (1) : 15—30. 2004.
- [29] *Petit O., Thierry B.* Reconciliation in a group of black macaques (*Macaca nigra*). *Dodo J. Wild. Preserv. Trasts* 30 : 89—95. 1994.
- [30] *Petit O., Thierry B.* Reconciliation in a group of Guinea baboons (*Papio papio*). In: *Current Primatology II: Social Development, Learning and Behaviour.* (J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson, N. Herrenschmidt, eds). Strasbourg. University Louis Pasteur. 1994.
- [31] *Romero T., Castellanos M., de Waal F. B. M.* Consolation as possible expression of sympathetic concern among chimpanzees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107(27) : 12 110—12 115. 2010.
- [32] *Seyfarth R. M.* Social relationships among adult male and female baboons. II. Behaviour throughout the female reproductive cycle. *Behaviour*. 64 : 227—247. 1978.
- [33] *Veenema H. C., Das M., Aureli F.* Methodological improvements for the study of reconciliation. *Behav. Process.* 31 : 29—37. 1994.
- [34] *Verbeek P., de Waal F. B. M.* Postconflict behavior of captive Brown Capuchins in the presence and absence of attractive food. *Int. J. Primatol.* 18 : 703—725. 1997.
- [35] *de Waal F. B. M.* Reconciliation among primates: a review of empirical evidence and unresolved issues. In: *Primate Social Conflict.* (W. A. Mason, S. P. Mendoza, eds). N. Y. State Univ. New York Press. Albany. 1993.
- [36] *de Waal F. B. M., Aureli F.* Consolation, reconciliation and possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. In: *Reaching into Thought: The minds of the Great Apes.* (A. E. Russon, K. A. Bard, S. T. Parker, eds). Cambridge. Cambridge University Press. 1996.
- [37] *de Waal F. B. M., van Roosmalen A.* Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5 : 55—66. 1979.
- [38] *Watts D. P.* Post-conflict social event in wild mountain gorillas. II. Redirection, side direction and consolation. *Ethology.* 100 : 158—174. 1995.
- [39] *Zaragoza F., Colmenares F.* Reconciliation and consolation in hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Adv. Ethology.* 32 : 158. 1997.

Поступила 23 VII 2012  
После доработки 22 V 2013