ИСТОКОВ СОЦИУМА

© 1993 г., ЭО, № 6

М. Л. Бутовская, А. Г. Козинцев,
Б. А. Козинцев

СТРУКТУРА СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ В СООБЩЕСТВЕ ПРИМАТОВ

Введение

Груминг является одной из важнейших форм аффилиативного (интегративно-дружелюбного) поведения в сообществах приматов [1]. В силу высокой частоты он радиционно рассматривается в качестве надежного маркера устойчивых социальных связей. Груминг может нести различные нагрузки. Это один из спосо-ов установления тесных связей между членами группы, средство для снятия апряженности, способ восстановления нарушенных отношений и предотвра-ения агрессии [2]. Груминг имеет и чисто гигиенические функции, будучи эф-ективным средством избавления от эктопаразитов. Многофункциональность руминга заставляет многих исследователей анализировать его связи с социаль-ыми и физиологическими характеристиками особей, прежде всего с доминан-ным статусом партнеров [3].

В приматологической литературе прочно укоренилось представление о том, то: 1) груминг служит ценным продуктом для социального «обмена»; 2) особь, на оторую направлен груминг, получает от него больше пользы, чем активный артнер; 3) асимметрия в социальном статусе создает исходные условия для ифференциального выбора партнеров по грумингу. На перечисленных выше оложениях базируется, в частности, предложенная Силк [4] гипотеза «вымогатель-ства», согласно которой высокоранговые особи могут контролировать социальные тношения в группе, чтобы получать в итоге как можно больше груминга, а самим руминговать как можно меньше.

В настоящее время, однако, появляется все больше работ, указывающих на тот акт, что связь между грумингом и доминантным статусом не проста и не одно-начна даже в различных популяциях у одного вида приматов [5].

Данная работа ставит целью проанализировать структуру аффилиативных связей в группе бурых макаков, используя возможности статистического анализа. ы проверяли следующие нулевые гипотезы:

1. Как активные, так и пассивные контакты каждой особи распределены слу-айно. Иными словами, вероятность активного контакта с данной фокальной находящейся в фокусе наблюдения) особью одинакова для всех прочих особей. ероятность пассивного контакта с этой особью может быть иной, но она также динакова для всех. У других фокальных особей соответствующие вероятности огут быть иными.

2. Особи не различаются ни по общей груминговой активности, ни по общей ривлекательности в качестве объектов груминга.

3. Не существует индивидуальных предпочтений по грумингу. В частности, сли обезьяна А грумингует обезьяну В чаще, чем обезьяну С, то это объясняется е какими-либо особенностями А, но тем, что В — вообще (т. е. и для других собей) более привлекательный объект, чем С. Если же особь А грумингует особь чаще, чем это делает С, то это вызвано не особенностями В, но лишь тем, что А

вообще более активна, чем С. Короче говоря, гипотеза 1 может быть неверна только из-за того, что неверна гипотеза 2.

4. Особи не различаются по соотношению активного и пассивного груминга. Иными словами, для каждой особи активные и пассивные контакты равновероятны, хотя интенсивность контактов может быть различной у разных особей (т. е. гипотеза 2 может быть неверна).

5. Не существует зависимости между активным и пассивным грумингом.

6. Не существует зависимости между грумингом и иными показателями группового поведения, в частности основным рангом по доминированию.

Помимо проверки этих гипотез анализировалась структура аффилиативных связей между особями с использованием методов многомерного анализа.

Объекты и методы исследования

Наблюдения за группой бурых макаков проводили летом и осенью 1986 г. в Тамышском филиале Сухумского приматологического центра. Обезьяны содержались в вольере природного типа общей площадью 600 м^2, снабженной внутренним помещением для сна и кормления. Общие сведения о возрастно-половом составе группы представлены в предыдущих публикациях [6]. Все особи индивидуально опознавались, родственные связи между животными были известны. Наблюдения проводили как за всей группой, так и фокально. Общее время наблюдений составило 190 ч. Фокальные наблюдения проводили за 19 половозрелыми животными — самцом-лидером (С-1) и 18 самками. За период наблюдений было зафиксировано 742 случая груминга.

Частота и направленность груминга отражены в матрице (табл. 1), в которой на пересечении i-й строки с j-м столбцом записано число случаев (g_{ij}), когда i-я особь груминговала j-ю, а на пересечении j-й строки с i-м столбцом — число случаев (g_{ji}), когда соотношение ролей было обратным. В качестве одностороннего груминга рассматривали случаи, когда особь А груминговала особь В, но та не груминговала особь А. К двусторонним отнесены все случаи, когда особь А груминговала особь В, а В груминговала А, независимо от того, были ли эти события одновременны или разделены во времени.

На основании данных о доминировании и подчинении в исследованной группе [7] вычисляли основные ранги с помощью индекса доминирования [8]. Использованы также данные об индивидуальной активности особей, частоте дружелюбного неконтактного поведения, агрессии и пространственной близости обезьян друг к другу.

Для проверки гипотезы 1 для каждой строки и каждого столбца матрицы груминга подсчитывали коэффициент дисперсии (CD) — отношение дисперсии числа контактов к среднему их числу [9]. При отсутствии существенной неоднородности распределение частот в пределах строки и столбца должно подчиняться закону Пуассона и $CD \approx 1$. Если $CD > 1$, это указывает на неоднородность, значимость которой оценивали по формуле $\chi^2 = 17\,CD$, где 17 — число степеней свободы при 18 возможных партнерах.

Для проверки гипотезы 2 оценивали неоднородность строчных и столбцовых сумм матрицы груминга (n_a и n_p) по отдельности, а также неоднородность распределения особей по числу пассивных и активных партнеров (тоже по отдельности). Использовали формулу $\chi^2 = 18\,CD$, где 18 — число степеней свободы при 19 особях.

Для проверки гипотезы 3 с помощью итеративного алгоритма Вагнера [10] вычисляли ожидаемую частоту для каждой клетки матрицы груминга, а затем применяли критерий χ^2 при числе степеней свободы, равном $k\,(k - 3) + 1$.

Для проверки гипотезы 4 число активных контактов и пассивных партнеров сопоставляли с числом пассивных контактов и активных партнеров соответствен-

Таблица 1

Частота груминга у бурых макаков (ч. 1)

Активные партнеры	Пассивные партнеры								
	C-1	F-1	A-1	G-1	D-1	1-1	E-1	B-1	A-2
C-1	—	4	5	0	1	11	6	9	7
F-1	0	—	0	5	0	0	1	1	6
A-1	0	1	—	0	0	12	0	3	4
G-1	0	5	0	—	1	0	0	3	2
D-1	2	0	0	0	—	4	1	0	5
1-1	8	0	14	0	1	—	7	0	4
E-1	3	0	2	0	0	1	—	0	0
B-1	3	0	0	2	0	1	0	—	1
A-2	0	3	2	0	3	1	0	0	—
H-1	18	9	9	1	15	0	0	4	12
B-4	1	22	0	6	2	1	0	10	8
C-2	22	0	0	0	15	0	0	2	2
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J-1	1	0	0	0	0	1	0	10	3
K-1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
F-2	0	0	0	0	0	4	0	1	0
L-1	1	0	3	0	1	1	1	1	1
D-3	4	2	2	2	0	0	10	0	0
G-2	0	0	1	2	0	1	0	0	0
n_p	63	46	38	18	39	38	26	44	58
x_p	3,5	2,6	2,1	1,0	2,2	2,1	1,4	2,4	3,2
s_p	6,4	5,4	3,8	1,8	4,7	3,6	3,0	3,6	3,4
CD_p	11,6	11,6	6,8	3,3	10,4	6,2	6,1	5,2	3,5
n_t	169	85	83	35	79	87	49	70	82
x_t	9,4	4,7	4,6	1,9	4,4	4,8	2,7	3,9	4,6
s_t	11,1	10,7	7,4	2,9	9,8	6,9	5,3	6,0	4,8
CD_t	13,0	24,0	11,9	4,4	22,1	9,8	10,2	9,3	5,0
A	10	7	8	6	8	11	6	10	13
AA	0	3	3	2	3	3	2	5	5
T	16	9	12	9	10	14	10	14	14
Статус	23,5	52,5	44,0	46,2	51,7	44,6	43,5	56,8	73,0
Ранг	17	9	15	12	10	14	16	8	2

(ч. 2)

H-1	B-4	C-2	1	J-1	K-1	F-2	L-1	D-3	G-2	n_a
12	4	21	0	5	3	2	8	4	4	106
0	23	0	0	0	0	0	0	3	0	39
13	0	5	0	0	2	0	2	3	0	45
0	1	2	0	0	0	0	0	0	3	17
2	0	25	0	0	0	0	0	1	0	40
3	0	0	0	2	3	0	1	3	3	49
0	0	1	0	0	1	2	2	11	0	23
0	2	0	1	13	0	2	0	1	0	26
6	2	0	0	3	3	1	0	0	0	24
—	2	10	3	5	4	1	3	5	0	101
0	—	2	2	5	7	5	0	0	2	73
1	0	—	0	0	3	0	0	0	0	45
0	0	0	—	0	25	0	1	0	2	28
0	0	0	1	—	2	3	0	0	0	21
0	0	5	10	3	—	0	4	5	0	30
0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	5

(*продолжение таблицы*)

H-1	B-4	C-2	1	J-1	K-1	F-2	L-1	D-3	G-2	n_a
0	0	4	0	0	0	3	—	3	0	19
5	0	4	0	1	3	5	3	—	3	44
0	0	0	2	0	0	0	1	0	—	7
42	34	79	19	37	56	24	25	39	17	742
2,3	1,9	4,4	1,1	2,1	3,1	1,3	1,4	2,2	0,9	—
4,1	5,4	7,3	2,4	3,4	5,8	1,7	2,1	2,9	1,4	—
7,3	15,4	12,2	5,5	5,5	10,8	2,2	3,1	3,8	2,2	—
143	107	124	47	58	86	29	44	83	24	—
7,9	5,9	6,9	2,6	3,2	4,8	1,6	2,4	4,6	1,3	—
8,6	10,4	13,0	8,2	5,5	8,1	1,8	2,5	5,1	1,8	—
9,3	18,1	24,4	25,6	9,3	13,6	2,1	2,5	5,6	2,5	—
7	6	10	6	8	11	9	9	10	6	—
1	1	6	4	3	6	8	4	3	3	—
16	14	12	7	10	12	10	14	15	8	—
19,0	20,1	72,1	68,4	61,7	69,7	86,7	49,7	45,7	60,6	—
19	18	3	5	6	4	1	11	13	7	—

(ч. 3)

					Доминирование	
$\bar{x}_a$	s_a	CD_a	P	PP	статус	ранг
5,9	5,1	4,4	16	6	100,0	1
2,2	5,5	14,0	6	2	0,0	17,5
2,5	4,0	6,3	9	4	87,5	2
0,9	1,5	2,3	7	3	62,5	5
2,2	5,9	15,5	7	2	52,8	9
2,7	3,7	5,0	11	3	81,8	3
1,3	2,6	5,3	8	4	66,7	4
1,4	3,0	6,4	9	4	34,8	11
1,3	1,7	2,2	9	1	31,8	12
5,6	5,4	5,2	15	9	53,2	8
4,1	5,5	7,3	13	8	25,0	13,5
2,5	6,0	14,5	6	2	56,3	6,5
1,6	5,9	22,2	3	1	0,0	17,5
1,2	2,4	5,1	7	2	0,0	17,5
1,7	2,8	4,7	6	1	58,3	6,5
0,3	1,0	3,3	2	1	12,5	15
1,1	1,3	1,6	10	5	46,4	10
2,4	2,6	2,8	12	5	25,0	13,5
0,4	0,7	1,3	5	2	0,0	17,5
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	161	—	—	—
—	—	—	—	65	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—

Примечание. n_a, $\bar{x}_a$, s_a, CD_a — общее число, средняя арифметическая, стандартное отклонение и коэффициент дисперсии числа активных контактов; n_p, $\bar{x}_p$, s_p, CD_p, n_t, $\bar{x}_t$, s_t, CD_t — то же для пассивных и общего числа контактов; A — число активных партнеров; AA — только активных, P — пассивных, PP — только пассивных, T — общее число партнеров. Показатели статуса по груумингу и доминированию даны в процентах. Объяснения смотри в тексте.

Части 1, 2, 3 формируют единую социометрическую матрицу.

но при помощи критерия Стюарта [11]. Кроме того, частоты в симметричных клетках матрицы груминга сравнивали при помощи биномиального критерия.

Гипотезы 5 и 6 проверяли с помощью коэффициентов ранговой корреляции Спирмэна и тестов со случайными перестановками строк и столбцов одной из двух матриц [12].

Результаты

Прежде чем перейти к проверке сформулированных гипотез, оценим общую интенсивность груминговых связей в изученной группе. Как видно из табл. 1, нет ни одной особи, которая бы не имела груминговых отношений с другими (минимальное число партнеров — 7, контактов — 24). Нет также ни одной особи, которая бы имела отношения со всеми остальными (максимальное число партнеров — 16 из 18 возможных при 169 контактах). Различия между особями по числу партнеров недостоверны (CD = 0,6); в среднем на одну особь приходилось 11,9 партнеров, в том числе по 3,4 односторонних (только активных и только пассивных) и 5,1 — двусторонних. Различия по числу контактов достоверны в высшей степени (CD = 18,7, $p < 0{,}001$), среднее число — 78,1; т. е. по 39 активных и пассивных.

Рассмотрение величин CD_a и CD_p для разных особей (табл. 1) показывает, что они всегда больше 1 и иногда достигают 22, что свидетельствует о резкой неоднородности. В 34 случаях из 38 значения χ^2 достоверны (30 из них — на уровне 0,1%) и лишь в 4 случаях (активные контакты L-1 и G-2; пассивные — F-2 и G-2) отклонения от случайности незначимы, вероятно, из-за «неконтактности» этих особей. Таким образом, гипотеза 1 неверна: для подавляющего большинства особей как активные, так и пассивные контакты с разными партнерами не равновероятны. Чем это вызвано?

Обратимся к гипотезе 2. Межиндивидуальная изменчивость общего числа активных контактов огромна — от 5 до 106 и оценивается величиной CD, равной 19,8. Колебания числа пассивных контактов значительно слабее (17—79) и CD тут почти втрое ниже (6,9), хотя тоже достоверен на высшем уровне. Еще более отчетлив контраст между изменчивостью числа пассивных партнеров (от 2 до 16, CD = 1,6, $p < 0{,}05$) и активных (от 6 до 13 при CD = 0,5, что означает достоверное понижение изменчивости). Гипотеза 2, таким образом, тоже отвергается, причем груминговая активность оказывается гораздо более вариабельным показателем, чем привлекательность особи как объекта груминга.

Перейдем к гипотезе 3. Прежде всего отметим, что в изученной группе зафиксировано лишь $^2/_3$ от возможного числа груминговых пар — 113 из 171 (66%). Среди этих пар менее половины (48) были двусторонними, тогда как в 65 наблюдался односторонний груминг. Сравнение частот в сокращенной матрице груминга 9×9 с теоретическими (10 особей, для которых некоторые ожидаемые частоты опускались ниже 1, пришлось исключить) дало величину χ^2, равную 618,3 и при 55 степенях свободы существенную на уровне 0,1%. Почти $^3/_4$ (72%) этой величины приходится на следующие двусторонние пары: C-1 и C-2, F-1 и B-4; A-1 и I-1; D-1 и C-2. Контакты в пределах этих пар происходили гораздо чаще, чем можно было бы ожидать при отсутствии индивидуальных предпочтений. В первой паре избыток вызван в основном повышенной активностью самки (C-2) по отношению к самцу (C-1), в остальных парах учащение контактов было двусторонним.

Сравнение наблюдаемых и ожидаемых частот в полной (несокращенной) матрице груминга 19×19 выявило помимо уже отмеченных еще три пары с резко повышенным числом контактов: E-1 и D-3; B-1 и J-1; 1 и K-1. Во всех этих случаях увеличение активности было двусторонним. В общем индивидуальные предпочтения выражены здесь столь ярко, что и гипотезу 3, без сомнения, следует отвергнуть. Противоположное явление — взаимное избегание — при таком объеме выборки зафиксировать не удается, поскольку и ожидаемые численности, как правило, достаточно малы.

Что касается гипотезы 4, то, как показывает анализ попарных связей, в 8 случаях асимметрия активных и пассивных контактов статистически значима согласно биномиальному критерию. Правда, учитывая уровень значимости (5% — для 6 пар, 1% — для двух) и общее число возможных пар (171), такой результат можно приписать случайности. Слишком малые ожидаемые частоты не позволяют применить общий тест на асимметрию матрицы, однако критерий Стюарта ($Q = 101{,}4$ при 18 степенях свободы) свидетельствует о том, что соотношение общего числа активных и пассивных контактов у разных особей в высшей степени различно. Следовательно, хотя различия в соотношении числа пассивных и активных партнеров недостоверны ($Q = 15{,}2$), гипотеза 4 не может быть принята.

Исходя из этого, можно предложить показатель, формально аналогичный индексу доминантности [13], но измеряющий относительный статус особи не в качестве субъекта, а в качестве объекта. Подчеркнем, что речь идет именно об относительном статусе, т. е. о доле получаемого груминга в общем числе груминговых контактов. С помощью такого показателя можно проверить, в частности, «гипотезу вымогательства». Определим груминговый статус i-й особи относительно j-й как отношение $g_{ji}/(g_{ij} + g_{ii})$, а для оценки общего грумингового статуса i-й особи усредним данное отношение по всем ее партнерам (табл. 1). Этот индекс колеблется от 19,0% у H-1 (если стратегия «больше получать и меньше давать» действительно практикуется, это нужно считать низшим статусом) до 86,7% у F-2 («высший статус»). Индекс обнаруживает сильную отрицательную зависимость от активного груминга — числа активных контактов ($r_s = -0{,}58$) и пассивных партнеров ($r_s = -0{,}77$), но практически не зависит от пассивного груминга (0,05 и 0,32 соответственно).

Не выдерживает проверки и гипотеза 5. Коэффициент ранговой корреляции между числом активных и пассивных контактов (n_a и n_p) равен +0,60; как показал тест с 1000 случайных перестановок, уровень значимости здесь равен 4,2%. Вероятность случайности становится еще меньше (0,2%), если учесть не только краевые суммы, но и все попарные контакты, применив перестановочный тест для оценки корреляции между исходной матрицей груминга и транспонированной (табл. 2). Следовательно, особи, активно грумингующие других членов группы, имеют больше шансов получить ответную чистку. Впрочем, корреляция между числом пассивных и активных партнеров несущественна ($r_s = 0{,}23$).

Как показывают табл. 2 и 3, неверна и гипотеза 6: груминг обнаруживает связи с некоторыми из изученных характеристик группового поведения. В частности, чем выше ранг по доминированию, тем выше груминговая активность (частота активных контактов, число пассивных партнеров) и тем соответственно ниже статус по грумингу ($r_s = -0{,}48$, $p < 0{,}05$). Больше всего активных контактов и пассивных партнеров было у самца-лидера, занимающего по своему груминговому статусу 17-е, т. е. одно из последних мест в группе. На противоположном полюсе (самая низкая активность и самый высокий груминговый статус) — молодая самка F-2, имеющая очень низкий (15-й) ранг на шкале доминирования. Нет ни одной особи с высоким статусом и по грумингу, и по доминированию. Противоположные же случаи (низкий статус по обоим показателям) имеются и несколько нарушают общую тенденцию, в особенности это относится к самке B-4. У пассивного груминга нет достоверных связей ни с доминированием, ни с подчинением. По-видимому, привлекательность особи в качестве объекта груминга (а значит, и ее общая привлекательность как социального партнера) не зависит от ее доминантного ранга.

Как явствует из табл. 2, груминговые контакты между животными, обычно проводящими время поблизости друг от друга, происходят в общем значительно чаще, чем между прочими членами группы. Особи, чаще становящиеся объектами дружелюбных неконтактных действий (чмоканье, обнажение зубов и т. д.), чаще подвергаются чистке (табл. 3). Ни от возраста, ни от индивидуальной активности,

Таблица 2

Корреляция между грумингом и другими показателями: ранговые тесты со случайными перестановками

Показатель	K	p	R	p
1. Активный груминг — пассивный груминг (корреляция между исходной матрицей и транспонированной)	740*	0,002	34099,25*	0,002
2. Груминг — доминирование				
а) Обе матрицы исходные				
активный груминг — доминирование	229*	0,008	31885,5*	0,020
пассивный груминг — подчинение	96	0,110	31321,5	0,068
в целом	325*	0,014	—	—
б) Одна из матриц транспонирована				
активный груминг — подчинение	—7	0,517	30831,25	0,517
пассивный груминг — доминирование	115	0,072	31408,25	0,066
в целом	108	0,208	—	—
в) Дистанция по грумингу — различие в статусе по доминированию	187	0,130	31733,5	0,094
3. Дистанция по грумингу — различие в возрасте	374*	0,006	32649,0*	0,012
4. Груминг — пространственная близость				
активный груминг	1048*	0,002	35356,0*	0,002
пассивный груминг	1062*	0,002	35356,0*	0,002
в целом	2110*	0,002	—	—
5. Дистанция по грумингу — различие в груминговом статусе	—221	0,912	29872,5	0,910

Примечание. K — тест Кендэла, R — тест Спирмэна (оба — в ненормированной форме). Частоты ранжировались по строкам и по столбцам матриц. Для обоих тестов в каждом случае проведено по 500 случайных перестановок. Уровень значимости (p) подсчитывался по формуле $(L + 1)/(M + 1)$, где L — число перестановок, для которых значение критерия равно или больше исходного, M — общее число перестановок. Статистически значимые величины помечены звездочками.

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции между параметрами груминга и другими показателями

Показатель	$\bar{x}_a$	p	$\bar{x}_p$	A	$\bar{x}_t$	T	Статус по грумингу
Статус по доминированию	0,44	0,46*	0,31	0,29	0,43	0,42	—0,48*
Возраст	0,21	0,08	0,16	—0,20	0,16	—0,16	—0,30
Индивидуальная активность	0,10	0,32	0,07	0,14	0,25	0,26	—0,14
Дружелюбные неконтактные действия (произведенные)	0,22	0,22	0,07	0,01	0,23	0,24	—0,24
Дружелюбные неконтактные действия (полученные)	0,08	0,04	0,52*	0,60**	0,22	0,30	0,33
Статус по агрессии	0,26	0,44	0,30	0,18	0,32	0,38	—0,44

Примечание. Обозначения — как в табл. 1.

* $p < 0,05$.
** $p < 0,01$.

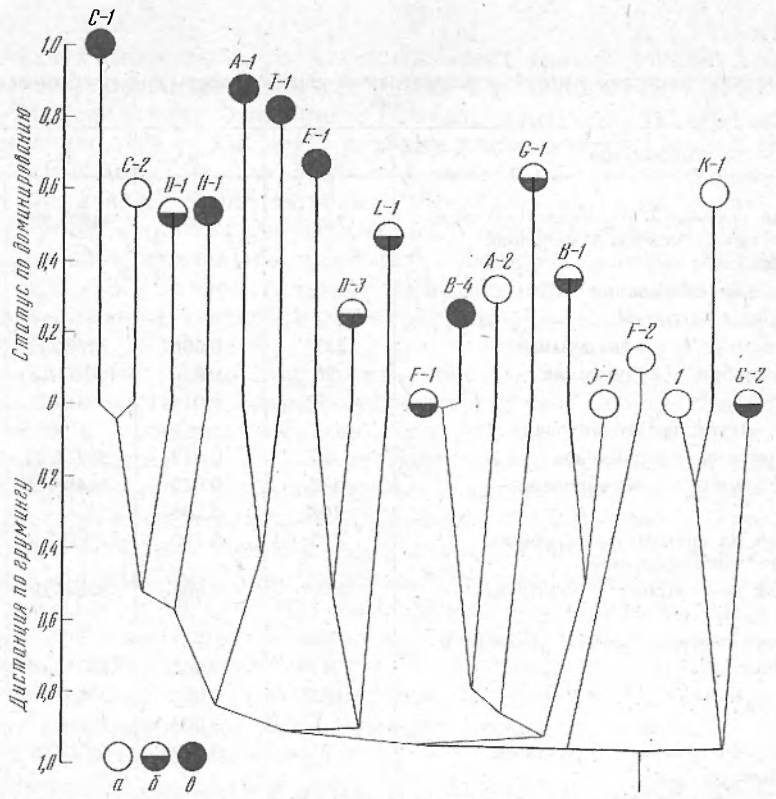

Рис. 1. Результаты кластерного анализа дистанций по груумингу. Ранги по груумингу в соответствии с гипотезой «вымогательства»: *а* — «высший» (1—6); *б* — «средний» (7—13); *в* — «низший» (14—19).

по нашим данным, груминг не зависит. Статус по агрессии (доля агрессивных действий, исходящих от особи, в общем числе ее агонистических контактов) обнаруживает такие же корреляции с грумингом, как и статус по доминированию, но более слабые (табл. 3).

Проанализируем теперь структуру груминговых связей, рассматривая группу как целое. Введем понятие дистанции по груумингу и подсчитаем индекс дистанции между каждыми двумя особями по формуле

$$d_{ij} = 1 - n_{ij}/n_{\max},$$

где $n_{ij} = g_{ij} + g_{ji}$ (общее число контактов между i-й и j-й особями), $n_{\max}$ — максимальное число контактов, наблюдавшееся между двумя особями в данной серии наблюдений. Следовательно, коэффициент d_{ij} изменяется от 0 (если максимальное количество контактов наблюдалось между особями i и j) до 1 (если между этими особями не было зафиксировано ни одного контакта). Матрица (d_{ij}) симметрична $(d_{ij} = d_{ji})$.

Поскольку d_{ij} в некотором смысле является показателем расстояния, обрабатывать матрицы этих коэффициентов можно теми же способами, которые применяются для обработки матриц расстояний, а именно с помощью кластерного анализа и иных методов отображения данных в пространстве малой размерности. Впервые это было сделано С. Исли с соавт., изучавшими груминг у павианов [14].

Результатом кластерного анализа, который мы провели невзвешенным парно-групповым методом [15], является дендрограмма, приблизительно отражающая структуру груминговых связей группы. Для увеличения информативности графика сверху, над нулевым уровнем надстроена еще одна ось — статус по

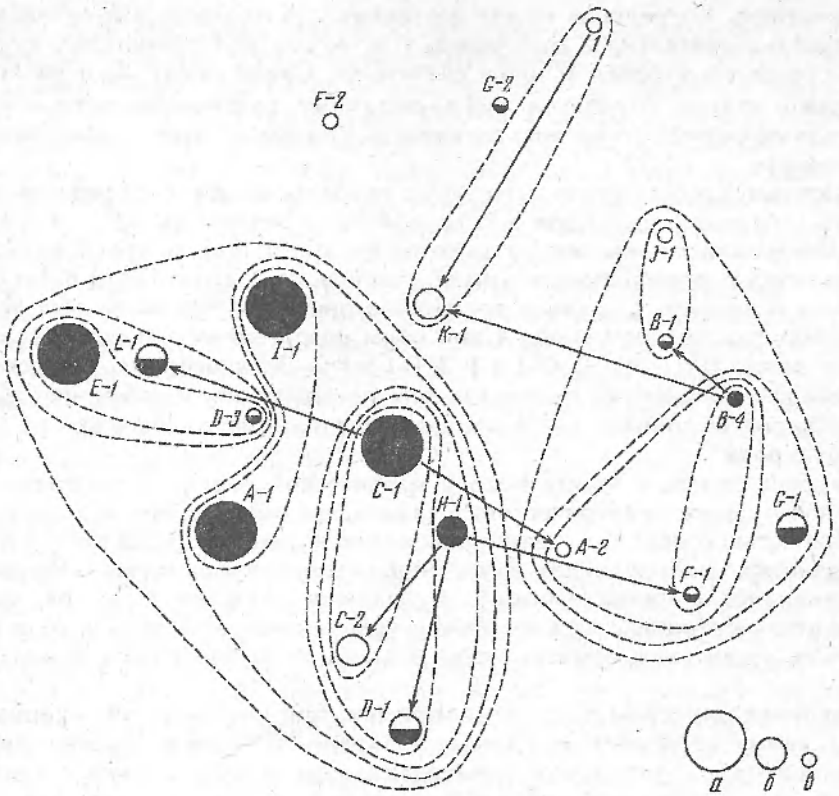

Рис. 2. Результаты многомерного неметрического шкалирования груминговых дистанций (по данным о логарифмически трансформированном числе контактов). Ранги по доминированию: *а* — высший (1—4), *б* — средний (5—10), *в* — низший (11—17,5). Обозначения рангов по грумингу — как на рис. 1. Стрелками показаны достоверные различия в груминговом статусе при непосредственных контактах. Обведены группировки, полученные путем кластерного анализа

доминированию. Концы ветвей (особи) при этом оказываются не на одном уровне, а на разных, в зависимости от ранга животных. Статус по грумингу показан неодинаковым заполнением кружков (рис. 1).

Коэффициент кофенетической корреляции (между d_{ij} и расстоянием, разделяющим соответствующих особей на дендрограмме — уровнем ближайшей общей «развилки») достаточно высок — 0,86, из чего следует, что дендрограмма удовлетворительно отражает исходные данные.

Структура груминговых связей рассматриваемого сообщества довольно аморфна (см. рис. 1). Выделяются два нечетко очерченных кластера. Первый, самый многочисленный, состоит из девяти особей (C-1 — L-1). Сюда попали все четыре высокоранговых члена группы (C-1, A-1, I-1, E-1), а также четыре особи среднего ранга и лишь одна — низкоранговая. В отношении грумингового статуса членов этого кластера дело обстоит как раз наоборот: у большинства особей (пяти) он низкий, у трех — средний и лишь у одной — высокий. Второй кластер включает шесть особей (F-1 — J-1), в том числе пять самок низкого ранга по доминантности и одну среднеранговую. Груминговый же статус у всех этих особей, кроме одной,— высокий или средний. Имеется также одна обособленная пара, состоящая из среднеранговой (K-1) и низкоранговой особи (1) — обе они характеризуются высоким статусом по грумингу. Молодые низкоранговые самки F-2 и G-2 настолько изолированы, что их можно считать самостоятельными единицами.

Как показывает табл. 2, существует тенденция (правда, недостоверная) к положительной связи между дистанцией по грумингу и различием в статусе по

доминированию. Корреляция между дистанцией по грумингу и различием в возрасте тоже положительна и достоверна, т. е. возрастная разница между партнерами в среднем несколько меньше случайной. Связь между d_{ij} и различием в груминговом статусе отрицательна (по-видимому, партнерами чаще становятся особи, различающиеся по уровню активности), но она немного не достигает уровня значимости.

Характеризуя выявленную структуру с точки зрения фактора родства, следует отметить, что лишь одна пара родственников — самец-лидер C-1 и его сестра C-2 — объединялась повышенной частотой груминга, причем это было вызвано в основном особой активностью сестры по отношению к брату. Пары B-1 и B-4, D-1 и D-3 хотя и входили в единое груминговое пространство, но не обнаруживали явных взаимных предпочтений. А три пары родственников просто оказались в разных кластерах: A-1 и A-2, G-1 и G-2, F-1 и F-2. Дендрограмма, построенная на основании компонентов χ^2, показывающих предпочтения и избегания, сближает некоторых родственников, но и она не позволяет приписать фактору родства решающую роль.

Обратимся теперь к иному методу графической передачи результатов. Это метод многомерного неметрического шкалирования, позволяющий с достаточной эффективностью отображать взаимоположение изучаемых объектов в виде точек в пространстве с малым числом измерений, обычно на плоскости [16]. Метод также уже применялся в приматологии [17]. Исходными данными вновь служили коэффициенты дистанции, стартовая конфигурация оценивалась по методу Торгерсона в двух измерениях, неметрический этап проведен согласно алгоритму Гуттмана [18].

В морфометрическом анализе (например, при изучении обобщенных расстояний между группами по размерам черепа) многомерное шкалирование обычно позволяет более точно передавать исходную структуру матрицы различий, чем кластерный анализ, благодаря наличию не одного измерения, как на дендрограмме, а двух или трех. В нашем случае, однако, результат получился хуже: коэффициент кофенетической корреляции между d_{ij} и евклидовым расстоянием, разделяющим соответствующие точки в пространстве двух новых координат, равен всего 0,52. Причина, по-видимому, в том, что распределение коэффициентов дистанции обнаруживает сильную отрицательную асимметрию вследствие резкого преобладания пар с отсутствием или очень малым числом контактов. Такой характер распределения более соответствует структуре дендрограммы, где большие (межкластерные) расстояния могут преобладать над малыми (внутрикластерными), чем двумерной (плоскостной) модели, в которой распределение расстояний всегда характеризуется положительной асимметрией.

Логарифмическая трансформация величин $n_{ij} + 1$ приводит к некоторому улучшению результатов шкалирования — коэффициент кофенетической корреляции повышается до 0,65. Эта величина ниже той, которая была получена посредством кластерного анализа, однако шкалирование имеет некоторые важные преимущества (рис. 2). Прежде всего оно не связано с предположением о наличии в сообществе четко обособленных группировок и способно выявлять особей, занимающих промежуточное положение, что существенно для объективного отражения структуры социальных связей.

Вторым преимуществом является бо́льшая наглядность попарных связей на двумерном графике. Так, обозначив стрелками выявленные в ходе предшествующего анализа асимметричные пары, мы видим, что в некоторых из них (C-1 и A-2; C-1 и L-1; H-1 и F-1; H-1 и D-1) груминговая активность направлялась от более высокоранговых особей к более низкоранговым, тогда как в других (B-4 и B-1; B-4 и K-1; 1 и K-1; H-1 и C-2) соотношение было обратным. Некоторые из названных пар (C-1 и A-2; H-1 и F-1; B-4 и K-1) играли роль связующих звеньев между кластерами.

Анализ взаимных предпочтений по грумингу выявил несколько пар особей, находящихся в тесных дружественных отношениях друг с другом (эти связи можно характеризовать как сильные привязанности). Среди них — пара С-1 и С-2 (родные брат и сестра), а также пары взрослых самок, чаще всего близких по социальному статусу: высокоранговые А-1 и I-1, среднеранговые D-1 и С-2, низкоранговые В-4 и F-1, В-1 и J-1. Имеются, однако, и «мезальянсные» пары — Е-1 (пожилая самка высокого ранга) и D-3 (сравнительно молодая низкого ранга); К-1 (среднеранговая) и 1 (низкоранговая). Последняя пара отличалась исключительной степенью взаимной привязанности.

Итак, ни родство, ни социальный статус не являются главными факторами, определяющими структуру груминговых связей. Сходство в возрасте играет некоторую роль при выборе партнеров, но и этот фактор нельзя считать главным. Видимо, у бурых макаков существуют выраженные индивидуальные предпочтения между особями, относящимися как к одному, так и к противоположным полам. Показатели, изученные в этой статье, не позволяют однозначно судить о причинах такой избирательности.

Обсуждение

В отличие от данных, относящихся к павианам чакма [19] и гамадрилам [20] и свидетельствующих о том, что более высокоранговые представители этих видов получают больше груминга, чем низкоранговые, наши результаты не позволяют обнаружить связи между получаемым грумингом и доминантным статусом. В то же время между активным грумингом и доминантным статусом зафиксирована положительная связь. Благодаря этому доля получаемого груминга в общем числе груминговых контактов достоверно уменьшается с повышением иерархического положения. Таким образом, гипотеза «вымогательства» [21] материалами по бурым макакам не подтверждается: высокоранговые особи не стремились здесь получить побольше груминга от прочих членов группы, а напротив, сами активно поддерживали с ними аффилиативные связи. Как нам кажется, это одна из принципиально важных стратегий, позволяющая завоевывать и сохранять доминирующее положение в популяциях этого вида макаков. Возможно, высокая интенсивность активного груминга служит индикатором, предсказывающим повышение социального статуса в ближайшем будущем. Так, самка Н-1 — одна из самых активных особей по грумингу — через год после наших наблюдений стала одним из наиболее высокоранговых членов группы.

Достоверной зависимости распределения груминговых контактов от социального ранга партнеров обнаружить не удалось. Родство также не было здесь определяющим фактором, что соответствует выводам, полученным для тонкинских макаков и павианов анубисов [22]. Вероятно, это отражает одну из важных социальных функций груминга у видов с «мягким» стилем доминирования, в условиях, когда социальные объединения состоят не только из родственников. Формирование устойчивых дружественных связей между неродственными животными существенно для увеличения размеров группы и образования сплоченных и постоянных по составу объединений.

Высокая груминговая активность самца вполне понятна, если учесть специфику формирования групп у макаков: достигнув зрелости, самцы вынуждены покидать родную группу и на новом месте в кратчайшие сроки завоевывать расположение взрослых самок и их детенышей. Самки же с раннего детства формируют связи с другими взрослыми самками (вследствие общей ориентации на матрилинейные связи) и несколькими самцами.

Несмотря на резкую неравномерность распределения груминговых связей, анализ не позволяет обнаружить в изученной нами популяции полностью изолированные группировки. Наиболее обособленными были молодые животные, по-видимому, еще не полностью включенные в систему социальных связей взрослых. Контакты молодых особей и подростков носили в основном игровой характер.

Таким образом, наряду с терпимостью высокоранговых особей к подчиненным и значительной индивидуальной свободой последних описанная модель груминга может рассматриваться в качестве характерного признака эгалитарного, «мягкого» стиля доминирования [23].

В среднем более низкая груминговая активность низкоранговых животных, вероятнее всего, отражает низкий уровень их общей социальной активности. Несмотря на сравнительно большую индивидуальную свободу и эгалитарность в сообществах бурых макаков, низкоранговые животные все же, как правило, предпочитают держаться подальше от доминантных и не склонны сами заводить с ними связи.

«Средняя статистическая особь» в нашей группе поддерживала груминговые контакты с 12 другими, не имея, таким образом, связей с каждым третьим из возможных партнеров. И хотя зафиксировать систематические «избегания» мы пока не можем, предпочтения прослеживаются столь отчетливо, что, как указывают и другие авторы, едва ли можно ожидать реализации всех возможных связей при увеличении числа наблюдений [24]. Не исключено, что виды с более гибкой и мягкой системой доминирования и большей интенсивностью дружелюбных контактов (тонкинские и бурые макаки) характеризуются более высоким средним количеством особей-друзей, чем виды с жесткой системой иерархических отношений (макаки резусы и яванские).

Если считать груминг ведущим показателем, позволяющим классифицировать отношения между особями как дружбу [25], то можно сказать, что индивидуальные симпатии — продукт взаимовлияния различных социальных и психологических факторов, большинство которых не было учтено в данной работе. Способность формировать долговременные дружеские привязанности между неродственными особями одного пола — самками в нашем случае, самцами у павианов анубисов [26] — важнейшее проявление индивидуальности у макаков и павианов, живущих сложными мультисамцовыми объединениями. Такая способность отражает отчетливые потребности животных к общению с себе подобными. Для поддержания устойчивой структуры группы индивидуальные симпатии имеют ничуть не меньшее значение (а у некоторых видов, в частности бурых макаков, возможно, даже большее), чем такие общеизвестные факторы социальной интеграции, как отношения доминирования-подчинения или родство.

Подводя итоги, следует отметить, что у приматов, сообщества которых отличаются мягким стилем доминирования (бурые и тонкинские макаки, обыкновенные шимпанзе, бонобо), имеет место система дисперсного распределения социальных и материальных преимуществ. Так, у шимпанзе прослеживается связь между грумингом и вероятностью дележа пищей. Более активный по грумингу партнер получает в среднем больше пищи от реципиента, чем тот от него [27]. Ранее было показано, что эти виды — хорошие модели, позволяющие представить себе общий характер взаимоотношений в сообществах ранних гоминидов [28]. Результаты данного исследования позволяют предположить, что существенными принципами формирования постоянных коллективов гоминидов служили индивидуализация социальных связей и заинтересованность доминантных индивидуумов в поддержке со стороны более низкоранговых членов группы.

Наши данные дают возможность оценить значение тактильных форм дружелюбного общения, пришедших на смену грумингу,— прикосновений, похлопываний, объятий, поцелуев и др. в социальной жизни коллектива. Наконец, эти данные важны для понимания общей схемы развития реципрокного альтруизма между представителями разных социальных рангов: высокоранговые члены группы не просто получали привилегии, но и прилагали массу усилий, чтобы привлечь на свою сторону сородичей. Внимание со стороны доминантов могло не ограничиваться только проявлениями дружеских чувств, но и принимать материальную форму в виде дележа пищи.

Укажем в заключение, что статистические методы, примененные нами для исследования структуры аффилиативных связей в группе, позволяют проводить

объективные межвидовые сопоставления и могут использоваться при анализе любых социальных взаимодействий на внутригрупповом и межгрупповом уровне как у животных, так и у человека.

Выводы

1. Члены изученной группы бурых макаков различаются как по груминговой активности, так и по привлекательности в качестве объектов груминга, причем активность — гораздо более изменчивый показатель, чем привлекательность.

2. В выборе партнеров по грумингу прослеживаются отчетливые индивидуальные предпочтения.

3. Соотношение активного и пассивного груминга у разных особей неодинаково.

4. Особи, чаще других занимающиеся активным грумингом, в среднем чаще становятся и его объектами.

5. С повышением социального статуса груминговая активность в среднем повышается, а доля получаемого груминга в общем числе груминговых контактов становится меньше.

6. Ни социальный статус, ни родство не оказывают статистически значимого воздействия на структуру груминговых связей. Влияние возраста достоверно, но и этот фактор не является решающим. По-видимому, существенная роль принадлежит здесь индивидуальным дружеским привязанностям, причины которых пока неясны.

Примечания

[1] *Carpenter C. R.* Naturalistic Behavior of Nonhuman Primates. University Park, 1964; *Hausfater G., Sutherland R.* Little things that tick off baboons//Natural History. 1984. V. 93. P. 54—61; *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Taylor L. L.* Allogrooming, partner choice, and dominance in male Anubis baboons//Amer. J. Phys. Anthropol. 1989. V. 80. P. 353—368.

[2] *Carpenter C. R.* Op. cit.

[3] *Seyfarth R. M.* Grooming and social competition in primates//Primate Social Relationships. Sunderland, 1983. P. 182—189.

[4] *Silk J. B.* Altruism among female *Macaca radiata:* Explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation//Behavior. 1982. V. 79. P. 162—188.

[5] *Altmann J.* Baboon Mothers and Infants. Cambridge, 1980; *Waal F. B. M. de, Luttrell L. M.* The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys//Folia Primatologica. 1986. V. 46. P. 215—234; *Dunbar R. I. M.* Primate Social Systems. Ithaca, 1988.

[6] *Бутовская М. Л., Ладыгина О. Н.* Родственные связи и агонистическое поведение в группе бурых макаков//Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. 1990. Т. 95. С. 3—19; *Butovskaya M. L., Ladygina O. N.* Support and cooperation in agonistic encounters of stumptail macaques (*Macaca arctoides*)//Anthropologie. 1989. V. XXVII. P. 73—81.

[7] *Бутовская М. Л., Ладыгина О. Н.* Указ. раб.

[8] *Zumpe D., Michael R.* Dominance index: a simple measure of relative dominance status in primates//Amer. J. Primatol. 1988. V. 10. P. 291—300.

[9] *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Taylor L. L.* Op. cit.

[10] *Wagner S. S.* The maximum-likelihood estimate for contingency tables with zero diagonal//J. Amer. Statistical Association. 1970. V. 65. P. 1362—1383.

[11] *Stuart A.* A test for homogeneity of the marginal distributions in a two-way classification//Biometrika. 1955. V. 42. P. 412—416.

[12] *Dietz E. J.* Permutation tests for association between two distance matrices//Systematic Zoology. 1983. V. 32. P. 21—26; *Dow M. M., Cheverud J. M.* Comparison of distance matrices in studies of population structure and genetic microdifferentiation: quadratic assignment//Amer. J. Phys. Anthropol. 1985. V. 68. P. 367—373; *Hemelrijk C. K.* Models of and tets for reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level//Animal Behavior. 1990. V. 39. P. 1013—1029.

[13] *Zumpe D., Michael R.* Op. cit.

[14] *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Rutenberg G. W.* Multidimensional scaling of social relationships in baboons//Internat. J. Anthropol. 1990. V. 5. P. 309—324.

[15] *Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical Taxonomy. San Francisco, 1973. P. 228.

[16] *Терехина Ф. Ю.* Анализ данных методами многомерного шкалирования. М., 1986. С. 50—84; *Дэйвисон М.* Многомерное шкалирование. М., 1988. С. 86—122.

[17] *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Rutenberg G. W.* Op. cit.

[18] *Дэйвисон М.* Указ. раб. С. 67—70, 108—109, 116—117.
[19] *Seyfarth R. M.* A model of social grooming among adult female monkeys//J. Theoret. Biol. 1977. V. 65. P. 671—698.
[20] *Stammbach E., Kummer H.* Individual contributions to dyadic interaction: An analysis of baboon grooming//Animal Behavior. 1982. V. 30. P. 964—971.
[21] *Silk J. B.* Op. cit.
[22] *Ransom T. W., Ransom B. S.* Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*)//Folia Primatologica. 1971. V. 16. P. 179—195; *Thierry B., Gauthier C., Peignot P.* Social grooming in Tonkean macaques//Internat. J. Primatol. 1990. V. 11. P. 357—374.
[23] *De Waal F. B. M., Luttrell L. M.* Mechanisms of social reciprocity in three primate species: symmetrical relationship characteristics or cognition?//Ethology and Sociobiology. 1988. V. 8. P. 101—118.
[24] *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Taylor L. L.* Op. cit.
[25] *Smuts B. B.* Sex and Friendship in Baboons. N. Y., 1985.
[26] *Easley S. P., Coelho A. M., Jr., Taylor L. L.* Op. cit.
[27] *Waal F. B. M.* de. Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees//J. Human Evolution. 1989. V. 18. P. 433—459.
[28] *Бутовская М. Л.* Эволюция группового поведения приматов как предпосылка антропогенеза//Сов. этнография. 1987. Вып. 1. С. 52—69; *Butovskaya M. L., Ladygina O. N.* Op. cit. *De Waal F. B. N.* Op. cit.

The Structure of Social Relations in a Primate Community

Social grooming was studied in 19 adult stumptail macaques (a dominant male and 18 females). Significant differences between individuals were found with respect to both active and passive grooming intensity, active grooming being a more variable parameter. Individual preferences in partner choice are very strong, but neither social rank nor kinship seem to exert much influence upon them. The factor of age similarity was statistically significant but not crucial. The proportion of active and passive contacts shows marked individual differences, but there is a positive association between performed and received grooming. The «extortion hypothesis» is not supported by our results: the highranking individuals performed on the average more, and received relatively less, grooming than the low-ranking ones did. High grooming performance of the dominants may secure group integrity in species with a «soft» style of dominance.

M. L. Butovskaya, A. G. Kozintsev, B. A. Kozintsev