ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, том 99, № 2, с. 203–214

УДК 599.812.

АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЧЕРНО-БЕЛЫХ (*VARECIA VARIEGATA VARIEGATA*) И КРАСНЫХ (*VARECIA VARIEGATA RUBRA*) ЛЕМУРОВ ВАРИ (PRIMATES, LEMURIDAE)

© 2020 г. Л. С. Черевко[a, b, *]

[a]*Алтайский государственный медицинский университет, Барнаул 656000, Россия*

[b]*Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия*

**e-mail: lara-cherevko@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.01.2019 г.
После доработки 22.08.2019 г.
Принята к публикации 22.08.2019 г.

Исследовано агрессивное поведение 155 особей черно-белых (*Varecia variegata variegata* (Kerr 1792)) и красных лемуров вари (*Varecia variegata rubra* (Geoffroy 1812)), содержащихся в условиях отечественных и зарубежных зоологических парков. Сбор материала осуществляли в летние месяцы в период с 2008 по 2018 г. Животные содержались парами и группами до 14 особей. Всего проведено более 5600 ч наблюдений. При анализе агрессивного поведения учитывали количество особей в группе, пол и возраст животных, близкие родственные связи, площадь и тип вольера. Показано, что на агрессивное поведение лемуров вари оказывает влияние возраст животных – самки старшего возраста агрессивнее молодых, в то время как самцы с возрастом реже становятся инициаторами агрессии. Выявлены значимые различия в частоте агрессивных взаимодействий в группах с разным половым составом. Установлено, что в группах, состоящих из самцов и самок, с увеличением площади вольера из расчета на одно животное частота агрессивных взаимодействий снижалась. На агрессивное поведение лемуров вари не влияет количество особей в группе, родство агрессора и жертвы, тип вольера (закрытый в помещении или открытый уличный). Описаны типы конфликтных ситуаций в зависимости от причины и условий возникновения агрессивного взаимодействия, а также структура агрессивных взаимодействий в разных категориях конфликтных пар.

Ключевые слова: приматы, полуобезьяны, стрепсириновые приматы, лемуры, агрессивное поведение, социальное поведение, поведение лемуров, *Varecia variegata variegata*, *Varecia variegata rubra*

DOI: 10.31857/S0044513420020075

Для многих представителей подотряда приматов Strepsirrhini описано доминантное положение самок в группах, что не характерно не только для высших приматов, но и для класса млекопитающих в целом. При этом, с одной стороны, ряд исследований говорит о том, что в основе социальных отношений внутри группы лежит иерархия подчинения. Так, у лемуров катта (*Lemur catta*) и венценосных лемуров (*Eulemur coronatus*) самцы избегают конфликтных ситуаций с самками, демонстрируя им подчинение даже в отсутствие агрессии с их стороны (Jolly, 1984; Kappeler, Ganzhorn, 1993; Pereira, Kappeler, 1997). У индри (*Indri indri*) самки имеют приоритетный доступ к пищевым ресурсам, при этом агрессивные взаимодействия между особями редки (Pollock, 1979). У черных лемуров (*Eulemur macaco*) самцы могут вступать в агонистические взаимодействия с самками, но последние выигрывают 99% конфликтных ситуаций (Fornasieri et al., 1993; Roeder et al., 2001; Digby, Kahlenberg, 2002). Также преимущественный успех самок (до 96% случаев) в агонистических взаимодействиях описан для сифак (*Propithecus verreauxi* и *Propithecus coronatus*) (Richard, Nicoll, 1987; Pochron et al., 2003; Ramanamisata et al., 2014), мышиных лемуров (*Microcebus murinus*), вильчатополосых лемуров (*Phaner furcifer*), лемуров вари (*Varecia variegata*) (Kaufman, 1991; Kappeler, Ganzhorn, 1993). Исключением являются бурые лемуры (*Eulemur fulvus*), у которых не прослеживается явного доминирования самок ни по агрессивности, ни по доступу к пищевым ресурсам (Roeder, Fornasieri, 1995; Pereira, Kappeler, 1997).

С другой стороны, ввиду того, что у полуобезьян по сравнению с высшими приматами значительно меньше элементов социального поведения, связанных с предупреждением и предотвращением агрессии, менее развита визуальная коммуникация, отсутствуют позы покровитель-

ства и защиты других особей (Дерягина, Бутовская, 1992), остается важной роль агрессии в регуляции структуры сообщества. Так, в группах лемуров катта иерархия между самцами устанавливается в агонистических взаимодействиях (Sussman, 1992), для самок такие взаимодействия отмечаются преимущественно между родственными животными (Kappeler, 2010), акты агрессии между самками лемуров катта могут приводить к изгнанию особей из группы, известны случаи смертельного исхода (Kittler, Dietzel, 2016). Для *Eulemur rufifrons* из рода обыкновенных лемуров также отмечаются агрессивные взаимодействия между самками, которые могут приводить к выселению особей-жертв из группы, особенно при достижении критического общего размера группы (Kappeler, Fichtel, 2012).

Таким образом, с целью успешного содержания и разведения полуобезьян представляются важными изучение и мониторинг их агрессивного поведения в искусственно сформированных группах при условии отсутствия возможности самостоятельного расселения особей.

Особый интерес вызывает исследование характера социальных взаимодействий у представителей с дневной активностью, которые ведут групповой образ жизни, что предполагает более сложную систему коммуникаций по сравнению с одиночными или парными видами с сумеречной и ночной активностью. К таковым относятся вари (*Varecia variegata*), которые согласно ряду источников (Pereira et al., 1988; Morland, 1991; White, 1991; Rigamonti, 1993; Balko, 1998; Britt, 1998; Dew, Wright, 1998; Overdorff, Erhart, 2005; Kerridge, 2005; Baden et al., 2015; Vasey, 2005; Vasey, 2007), обычно встречаются группами, включающими до 11 особей, реже – парами. По последним данным (Baden et al., 2015), большие группы лемуров вари распадаются на подгруппы, состоящие обычно из пар (самец и самка) или небольших смешанных группировок. Подгруппы, включающие только самок или только самцов, встречаются значительно реже. Динамика структуры группы связана с сезонной доступностью пищевых ресурсов и репродуктивным состоянием самок (Kappeler, 1997; Vasey, 2007, 2007a). Границы участка группы у этих лемуров защищаются исключительно самками (Morland, 1991; Vasey, 1997). Поведенческий репертуар лемуров вари, в том числе элементы агрессивного поведения, впервые был описан в работе Перейра с соавторами (Pereira et al., 1988) по результатам наблюдений за группой черно-белых вари (*Varecia variegata variegata*). Анализ более поздних работ по социальному поведению лемуров вари показал, что агрессивное поведение не было предметом отдельного системного исследования, а имеющиеся сведения носят характер отрывочных наблюдений и будут нами приведены при обсуждении результатов исследования.

Проведенное исследование имеет не только фундаментальное значение, но и прикладное. Несмотря на то, что эти приматы нередко содержатся в неволе, при подборе и формировании групп часто повышается агрессивность животных друг к другу или возникают нарушения размножения (White, Burton, 1992; Schwitzer, 2003; White, 2009; Farmer-Dougan, 2014; Britt et al., 2015). Для успешного содержания лемуров вари необходимы данные, основанные на результатах сравнительного анализа поведения животных, содержащихся в разных условиях.

Целью данного исследования является изучение агрессивного поведения лемуров вари и влияния на такое поведение различных факторов при содержании в неволе.

МАТЕРИАЛ

Сбор материала осуществляли в летние месяцы в период с 2008 по 2018 г. Исследовано поведение 155 особей лемуров вари (65 особей *Varecia variegata variegata* и 90 особей *Varecia variegata rubra*) в возрасте от 6 мес. до 24 лет, из них 62 самки и 93 самца.

Исследование проводилось на базе зоологических парков России (Екатеринбургский зоопарк, Красноярский парк флоры и фауны “Роев ручей”, Ленинградский зоопарк, Нижегородский зоопарк, Новороссийский Парк живой природы “До-До”, Новосибирский зоопарк), Австрии (Schönbrunner Tiergarten), Германии (Tierpark Berlin-Friedrichsfelde, Kölner Zoo, Allwetter Zoo), Нидерландов (Natura Artis Magistra Zoo, Wonderwereld TerApel Zoo), Польши (Wroclaw Zoo, Opole Zoo), Словакии (Bratislava Zoo), Франции (Zoo La Boissiere du Dore).

Животные содержались парами и группами до 14 особей. Две из 33 исследованных групп состояли из совместно содержащихся самцов черно-белых и красных вари (зоопарки Tierpark Berlin-Friedrichsfelde и Bratislava Zoo), в остальных случаях представители разных подвидов содержались раздельно. В Ленинградском зоопарке исследование проводилось трижды с интервалом в 1 и 4 года, за это время состав групп был изменен более чем на 65%, поэтому каждый раз группа учитывалась как новая.

Всего изучено 33 группы, в том числе: 9 пар (самец и самка), 11 смешанных групп с преобладанием самцов, 5 смешанных групп с преобладанием самок, 2 смешанные группы с одинаковым числом самцов и самок, 4 группы из одних самцов, 2 группы из одних самок.

Давность существования групп лемуров на момент исследования составляла не менее одного года. Все лемуры были рождены в зоопарках.

МЕТОДЫ

Наблюдения проводились ежедневно в утренние, дневные и вечерние часы по следующим графикам: 7.00–11.00, 12.00–18.00, 19.00–22.00 или 8.00–12.00, 14.00–20.00. За каждой группой проведено от 72 до 320 ч наблюдений, всего более 5600 ч наблюдений. Исследование проводилось в летний период, исключение составила группа лемуров в зоопарке Нижнего Новгорода, которых изучали в январе. Более подробные данные об объеме наблюдений за каждой группой представлены в табл. 1.

В маленьких группах животных знали "в лицо", в больших – были помечены (на белые участки шерсти наносились метки раствором бриллиантового зеленого). При наблюдении за группами лемуров, которые содержались в больших уличных вольерах (от 300 м^2), наблюдения проводили внутри вольера, в остальных случаях – снаружи, на расстоянии 1 м от ограждения.

Методом регистраций отдельных поведенческих проявлений отмечали элементы агрессивного поведения. При обработке материала в качестве единицы наблюдения учитывали взаимодействие в целом.

Оценивали влияние на агрессивное поведение животных следующих факторов:

– размер группы: анализировали связь между частотой агрессивных взаимодействий и количеством особей в группе (корреляция Спирмена, R_s);

– половой состав: сравнивали частоту агрессивных взаимодействий в группах, состоящих только из самок, только из самцов, в обоеполых группах и парах (критерий Краскела-Уоллиса, H).

– возрастной состав: анализировали связь между частотой агрессивных взаимодействий и возрастом инициатора и реципиента (корреляция Спирмена, R_s);

– родственные связи: сравнивали частоту агрессивных взаимодействий между неродственными и родственными особями: диады "мать–сын/дочь"; "отец–сын/дочь"; "особи из одного помета"; всего 22 родственные пары (критерий Манна-Уитни, U). Также проверяли гипотезу о том, что дочери и сыновья самой агрессивной особи в группе будут агрессивнее особей, не имеющих такого родства. Агрессивность оценивали по частоте инициированных агрессивных контактов (критерий Манна–Уитни, U).

– тип вольера: сравнивали частоту агрессивных взаимодействий в уличных вольерах и в помещении (критерий Манна–Уитни, U).

– площадь вольера: анализировали частоту агрессивных взаимодействий в зависимости от площади, приходящейся в расчете на одного зверя (корреляция Спирмена, R_s).

Статистические расчеты проводились в программе SPSS Statistics 17.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показали, что частота агрессивных взаимодействий не связана с количеством особей в группе (корреляция Спирмена $R_s = 0.103$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.074$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*). Также не выявлено достоверных различий в частоте агрессивных взаимодействий между родственными и неродственными животными. В литературе подробные данные результатов аналогичных исследований отсутствуют, но обобщая отдельные наблюдения разных исследователей, можно отметить, что случаи агрессии возникают как между родственными, так и неродственными особями. Так, Счвитзер (Schwitzer, 2003) указывал, что при содержании в вольере самка-мать стала агрессивной в отношении дочери, когда та достигла возраста половой зрелости. В природе отмечались случаи, когда самка-мать и ее подросшая дочь совместно посредством агрессии выселяли других неродственных им самок из группы (White, 2009). Отцы и взрослые сыновья также могут быть агрессивны по отношению друг к другу, особенно в сезон спаривания (Pease, 2011). У лемуров вари, содержащихся в неволе в северном полушарии, сезон спаривания приходится на ноябрь-февраль. В нашей работе этому периоду соответствовало исследование в Нижегородском зоопарке в январе 2014 г. Однако результаты показали, что частота агрессивных взаимодействий в этой группе (0.29 раз/ч) была не выше, чем в группах, изучаемых в летний период. Анализ других литературных источников (Foerg, 1982; Morland, 1993) позволил уточнить, что агрессия преимущественно инициируется самками при приближении самцов и попытке спаривания, но уже через 12 ч после спаривания самцы и самки ведут себя как обычно. За период нашего исследования попыток спаривания не наблюдалось, что, видимо, и объясняет полученные результаты.

Далее анализировали частоту агрессивных взаимодействий в группах с разным половым составом (табл. 2).

Статистический анализ показал, что различия по агрессивности между группами разного полового состава являются достоверными (критерий Краскела-Уоллиса, $H = 4.3$, $p < 0.01$ для *V. v. variegata* и $H = 6.5$, $p < 0.01$ для *V. v. rubra*). При этом наименьшая частота агрессивных взаимодействий характерна для однополых самцовых групп и для пар (самец и самка). Максимально высокий уровень агрессивности зафиксирован в смешанных группах с численным преобладанием самок над самцами (0.70 раз/ч для *V. v. variegata* и 0.64 раз/ч для *V. v. rubra*). Вероятно, что в природе

Таблица 1. Основные сведения об объеме наблюдений за разными группами

Место исследования	Состав групп, самцы/самки	Продолжительность наблюдений		
		Даты	Общее число дней	Общее число часов
Varecia variegata variegata				
Новосибирский зоопарк	1/1	1.06.08–18.06.08	15	150
	1/2	20.06.08–5.07.08	10	122
	2/1	26.06.09–12.07.09	15	150
Парк флоры и фауны “Роев ручей”, Красноярск	1/1	28.07.10–30.08.10	30	300
Екатеринбургский зоопарк	1/1	1.09.10–30.09.10	30	270
Нижегородский зоопарк	3/1	10.01.14–21.01.14	10	240
Tierpark Berlin Friedrichsfelde Берлин, Германия	1/1	20.07.14–30.07.14	10	165
Allwetter zoo, Мюнстер, Германия	9/5	7.06.15–30.06.15	20	180
Парк природы Wonderwereld TerApel, Нидерладны	4/3	25.07.15–5.08.15	10	122
Kölner Zoo Кельн, Германия	4/2	8.08.16–27.08.16	18	180
Wroclaw Zoo Вроцлав, Польша	3/3	1.07.16–10.07.16	10	122
	1/1	10.07.17–20.07.17	8	72
Zoo La Boissiere du Dore, Франция	6/0	11.08.18–22.08.18	10	112
Varecia variegata rubra				
Новосибирский зоопарк	1/2	20.06.08–5.07.08	15	150
Ленинградский зоопарк	4/6	10.07.08–27.08.08	40	396
	4/2	20.07.09–30.08.09	32	222
	4/1	3.08.13–25.08.13	21	165
Парк флоры и фауны “Роев ручей”, Красноярск	1/1	28.07.10–30.08.10	30	300
Екатеринбургский зоопарк	1/1	1.09.10–30.09.10	30	270
Tierpark Berlin Friedrichsfelde Берлин, Германия	1/1	20.07.14–30.07.14	10	106
Tierpark Gettorf, Гетторф, Германия	1/3	3.09.14–15.09.14	10	104
Парк живой природы “До-До”, Новороссийск	2/3	10.05.15–2.06.15	20	216
Natura Artis Magistra Амстердам, Нидерланды	9/2	1.07.15–23.07.15	22	220
Kölner Zoo Кельн, Германия	3/2	19.07.16–7.08.16	17	180
Wroclaw Zoo Вроцлав, Польша	3/3	20.06.16–30.06.16	10	104
	1/1	10.07.17–20.07.17	10	86
Zoo Opole Ополе, Польша	0/6	23.07.17–3.08.17	10	136
	3/2	5.08.17–16.08.17	10	104
	3/1	18.08.17–29.08.17	10	128
Zoo La Boissiere du Dore, Франция	6/0	1.08.18–10.08.18	10	102
Schönbrunner Tiergarten Вена, Австрия	0/4	15.07.18–28.07.18	10	118
Смешанные группы (*Varecia variegata variegata* и *Varecia variegata rubra* содержались вместе)				
Tierpark Berlin-Friedrichsfelde Берлин, Германия	*V. v. variegata* 3/0 и *V. v. rubra* 2/0	1.08.14–30.08.14	28	165
Zoo Bratislava Братислава, Словакия	*V. v. variegata* 3/0 и *V. v. rubra* 1/0	3.07.18–13.07.18	10	106
Всего	–	–	–	5563

Таблица 2. Частота агрессивных взаимодействий в группах с разным половым составом

Половой состав групп, число регистраций	Частота агрессивных взаимодействий (число взаимодействий в час)	
	V. v. variegata	*V. v. rubra*
Только самки	–	0.25 ± 0.08
Только самцы	0.18 ± 0.07	0.08 ± 0.01
Смешанные группы		
с преобладанием самцов	0.30 ± 0.08	0.28 ± 0.05
с преобладанием самок	0.70 ± 0.22	0.64 ± 0.18
Пары (самец и самка)	0.10 ± 0.01	0.16 ± 0.01
Число регистраций	1147	1635

Примечания. Приведены среднее ± ошибка среднего.
Прочерк – на момент исследования группы такого состава отсутствовали в зоологических парках России и Европы.

Таблица 3. Половозрастной состав групп лемуров вари в природе (по литературным данным)

№ группы	Взрослые		Подростки		Детеныши	Всего особей	Источник данных
	самки	самцы	самки	самцы			
Varecia variegata variegata							
1	1	2	1	2	1	7	Pereira et al., 1988
2	4	4	1	2		11	Morland, 1991
3	6	4		1		11	Morland, 1991
4	1	1				2	White, 1991
5	2	2		3	3	10	Balko, 1998
6	1	3			2	6	Balko, 1998
7	1	3	1		2	7	Balko, 1998
8	1	1	1	1	1	5	Britt, 1998
9	2	2				4	Dew, Wright, 1998
10	5	5				10	Britt, Iambana, 2003
11	2	3				5	Overdorff, Erhart, 2005
12	1	1				2	Kerridge, 2005
13	1	1				2	Kerridge, 2005
14	8	11		5		24	Baden et al., 2015
Varecia variegata rubra							
15	2	3				5	Rigamonti, 1993
16	11 (пол не указан)		2 (пол не указан)		19	32	Vasey, 2005
17	4	2				6	Vasey, 2007

в группах лемуров вари соотношение полов сдвинуто в сторону самцов или примерно равное. Для проверки этого предположения был проанализирован ряд работ, посвященных изучению разных аспектов поведения и экологии *V. v. variegata* и *V. v. rubra*, в которых авторы указывали половозрастной состав исследуемых групп (табл. 3).

Из представленных данных видно, что за редким исключением, половой состав групп соответствует ожиданиям.

В литературе не обнаружено результатов аналогичного исследования в группах разного состава, однако описанные случаи агрессивного поведения касаются чаще всего взаимодействий между самками. Так, в природе, согласно данным Вайт и Буртон (White, Burton, 1992), наблюдались случаи целенаправленной агрессии со стороны одной самки в отношении другой, которые приводили к травмам и / или изгнанию этой особи из группы. В приматологическом центре универси-

тета Дука США (Duke University) длительное время в одной группе черно-белых вари не удавалось содержать более одной размножающейся самки из-за высокой степени агрессивности самок друг к другу. В течение брачного сезона агрессия усиливалась, при этом доминирующая самка пыталась ограничить доступ доминирующего самца к другой самке (White, 2009). Автор предполагает, что такое поведение связано с особенностями размножения и ухода за потомством. Лемуры вари – единственные представители в семействе Lemuridae, которые строят гнезда в кронах деревьев для родов и выращивания молодняка в течение первых недель. Охрана детенышей самцами в отсутствие самки является важным фактором для повышения выживаемости детенышей, поэтому доминирующая самка может пытаться предотвратить участие самцов в заботе о потомстве от других самок. Также возможной причиной высокой агрессивности в смешанных группах с преобладанием самок может выступать конкуренция за самцов как социальных партнеров. Предположение основано на результатах предшествующего исследования (Черевко, 2018), согласно которому в смешанных группах у лемуров вари преобладал аллогруминг в диадах "самка–самец" (52% случаев для *V. v. variegata* и 51% для *V. v. rubra*).

Далее изучали частоту агрессии в разных по половому составу группах в зависимости от типа конфликтной ситуации. Для этого проанализировали поведение участников конфликтов в течение нескольких минут до агрессивного взаимодействия и нескольких минут после него и выделили следующие конфликтные ситуации:

1. Агрессия на приближающуюся особь – две особи находятся в разных участках вольера, одна из них начинает перемещаться, в результате чего между ними сокращается дистанция до 1–1.5 м; после акта агрессии жертва меняет траекторию движения и удаляется от агрессора (88% случаев). Редко (12% случаев) со стороны жертвы наблюдается ответная агрессия, обычно это угроза.

2. Агрессия как ответ на попытку взаимодействия – две особи находятся на расстоянии менее 1 м, если оно больше, то сокращается в результате приближения инициатора к реципиенту, при этом видимая реакция со стороны последнего отсутствует. Акт агрессии предотвращает контакт на этапе его инициирования или в первые секунды, ответная агрессия отсутствует. Инициатор возвращается на исходное местоположение или отходит (100% случаев).

3. Агрессия как препятствие доступу:

– к пищевым ресурсам – наблюдаемая особь находится рядом с источником пищи или ест, агрессия с ее стороны возникает в ответ на попытку других особей приблизиться к пище или начать есть. Жертва отходит в сторону и/или переходит к другому источнику пищи или возвращается позже (78% случаев), реже демонстрирует ответную агрессию и остается (22% случаев);

– к месту – наблюдаемая особь расположилась на одном из участков (ветке, полке, укрытии и т.д.) только что или находится здесь уже продолжительное время, агрессия возникает в ответ на попытку другой особи разместиться на этом же участке. В большинстве случаев жертва отдаляется (83% случаев), реже демонстрирует ответную агрессию и остается (10%) или инициирует попытку аллогруминга агрессора (7% случаев).

– к другой особи – агрессия инициируется особью "A" и направлена на особь "B" при попытке последней сесть рядом с особью "C" или начать с ней взаимодействие аффилятивного характера, в результате жертва отдаляется или прекращает контакт (100% случаев);

4. Вмешательство в чужой конфликт – до акта агрессии наблюдаемая особь демонстрирует любую форму активного или неактивного поведения, затем при виде конфликтующих особей сначала несколько секунд смотрит на них, после резко нападает на обоих или одного из них, в результате все особи отдаляются друг от друга (100% случаев).

Результаты проведенного анализа представлены в табл. 4. Во всех группах самой распространенной была агрессия как препятствие доступу к пищевым ресурсам (от 63.5% в группах из одних смок до 89.5% случаев в парах). При этом агрессивные взаимодействия в данном контексте возникали даже в условиях обилия пищи, поскольку каждое животное (в первую очередь самки) стремилось попасть к тому участку, где концентрация особей была максимальной. В результате агрессии, направленной со стороны одних особей на других, последние были вынуждены перемещаться к другим источникам пищи (кормовые ящики, корзины, миски и т.д.) или на свободные участки (если пища разбрасывалась по земле или развешивалась по веткам). В литературе сведения по данному вопросу относительно лемуров вари весьма скудные, авторы лишь констатируют факты агрессии. Так, исследователи, наблюдавшие группу черно-белых вари в природе (Overdorff, Erhart, 2005), указывали, что одна из самок была главным инициатором агрессии в группе, она же водила группу к местам кормежки и ела первой. В другой работе (Britt et al., 2015) авторы отмечали высокую агрессивность членов группы друг к другу в неволе во время раздачи кормов и пытались ее снизить посредством изменения состава рациона. Случаи агрессии в других контекстах в этих работах не затронуты.

Доля случаев агрессии на приближающуюся особь была выше в смешанных группах и группах из одних самок, чем в парах и самцовых группах.

Таблица 4. Доля случаев (%) агрессии в разных конфликтных ситуациях

Конфликтная ситуация, показатели	Доля случаев агрессии в группах, различающихся по половому составу, %							
	только самки		только самцы		смешанные группы		пары	
	V. v. variegata	*V. v. rubra*	*V. v. variegata*	*V. v. rubra*	*V. v. variegata*	*V. v. rubra*	*V. v. variegata*	*V. v. rubra*
Агрессия на приближающуюся особь	–	12 ± 2.5	4 ± 0.6	7 ± 1.4	17.5 ± 2.8	12.5 ± 3.2	3 ± 0.8	2.5 ± 0.7
Агрессия как ответ на попытку взаимодействия	–	5 ± 1.2	0.5 ± 0.3	2 ± 0.3	4.5 ± 0.7	2.5 ± 0.5	5 ± 1.4	3 ± 0.8
Агрессия как препятствие доступу к:	–							
пищевым ресурсам		63.5 ± 7.4	88.5 ± 6.0	87 ± 8.2	65.5 ± 7.5	76.8 ± 6.3	88 ± 6.5	89.5 ± 7.7
месту		14 ± 3.2	7 ± 1.3	4 ± 0.8	8 ± 1.2	6 ± 1.3	4 ± 0.6	5 ± 0.7
другой особи		3.5 ± 0.7	0	0	4 ± 0.3	2 ± 0.4	–	–
Вмешательство в чужой конфликт	–	2 ± 0.5	0	0	0.5 ± 0.1	0.2 ± 0.1	–	–
Всего, %	–	100	100	100	100	100	100	100
Число регистраций	–	327	55	73	997	1153	95	82

Примечания. Приведены среднее ± ошибка среднего. Прочерк – на момент исследования группы такого состава отсутствовали в зоологических парках России и Европы.

Вероятно, это связано с тем, что в природе границы участка группы у этих лемуров защищаются исключительно самками, что выражается в агрессивном поведении при встрече с особью, нарушившей границы и погоню (Morland, 1991; Vasey, 1997). Таким образом, высокая плотность самок на одной ограниченной территории в условиях неволи также может выступать причиной повышенной частоты агрессивных взаимодействий в группах, где несколько самок.

Далее в группах, состоящих из самцов и самок, анализировали агрессивные взаимодействия в зависимости от полового состава конфликтных пар (табл. 5).

Из представленных результатов видно, что инициаторами агрессии в первую очередь являются самки. Полученные нами данные согласуются с данными исследователей, наблюдавших за поведением группы *V. v. variegata* в неволе (Kress et al., 1978) и природе (Kappeler, 1997), которые сообщали, что инициатором агрессии чаще всего выступали самки. Однако авторы не рассматривали агрессивные взаимодействия в группах лемуров *V. v. variegata* и *V. v. rubra* в контексте парных взаимодействий, поэтому мы остановились на этом аспекте подробнее.

У обоих представителей преобладали агрессивные взаимодействия в конфликтных парах, где агрессором и жертвой были самки (68.3% случаев для *V. v. variegata*, 60.9% – *V. v. rubra* от всех взаимодействий). Выше мы уже обсуждали причины агрессивных взаимодействий между самками, поэтому сейчас рассмотрим конфликтные пары другого состава. Значительно меньшую долю (от 22.0% случаев для *V. v. variegata* до 29.8% для *V. v. rubra*) от всех агрессивных взаимодействий составляли контакты, где инициатором агрессии выступала самка, а жертвой был самец. Полагаем, что самцы становятся объектом агрессии реже, чем самки ввиду того, что обычно они демонстрируют подчинение самкам и уступают им в конкурентной ситуации (за пищу, место, партнера по грумингу), не дожидаясь угрозы и других проявлений агонистического поведения с их стороны. В литературе агрессивные взаимодействия между самками и самцами упоминаются только в пери-

Таблица 5. Распределение (%) агрессивных взаимодействий в разных по составу конфликтных парах

Состав конфликтных пар, агрессор–жертва	Подвид	
	V. v. variegata	*V. v. rubra*
Самка–самка	68.3 ± 5.2	60.9 ± 6.3
Самец–самец	8.0 ± 1.25	6.0 ± 1.3
Самка–самец	22.0 ± 3.2	29.8 ± 3.2
Самец–самка	1.8 ± 0.15	3.4 ± 0.45
Всего, %	100	100
Число регистраций	997	1153

Примечания. Приведены среднее ± ошибка среднего.

Таблица 6. Этограмма регистрируемых элементов и комплексов элементов агрессивного поведения лемуров вари

Элементы и комплексы элементов поведения	Описание
Угроза:	
пристальный взгляд с открытым ртом	Взгляд фиксирован на оппоненте, глаза расширены, рот открыт и видны зубы
оскал в сочетании с криком	Взгляд фиксирован на оппоненте, глаза расширены, рот открыт и видны зубы, затем издается резкий громкий крик
Выпад	Выпад передней частью тела с выставленными передними конечностями на оппонента
Ложный удар	Быстрый подъем передней конечности на оппонента без нанесения удара, рот открыт и видны зубы
Удар	Ударный жест передней конечностью, стоя на трех или двух конечностях
Погоня	Быстрый бег-преследование другой особи
Нападение	Направленный прыжок на другую особь, при этом рот открыт, видны зубы, передними конечностями дерет шерсть оппонента на шее или чуть ниже затылка
Укус	Укус оппонента, обычно в шею или чуть ниже затылка, часто предваряется криком нападающего

од спаривания (Kress et al., 1978; Raps, White, 1995).

Взаимодействия в конфликтных парах “самец–самец” составляли не более 8%. Отрывочные данные из литературы согласуются с полученными результатами. Так, Морланд (Morland, 1991) отмечал, что агрессивные взаимодействия между самцами в группе черно-белых вари в природе были редкими (цифры не приводятся). Другие исследователи (Kress et al., 1978; Raps, White, 1995) указывали, что в изученных ими в неволе группах вообще не наблюдали агрессивных взаимодействий между самцами.

Самыми редкими из всех агрессивных взаимодействий оказались случаи, когда агрессором выступал самец, а жертвой – самка (1.8% для *V. v. variegata* и 0.8% для *V. v. rubra*). При этом в большинстве этих случаев (65% для *V. v. variegata* и 77% для *V. v. rubra*) со стороны самок следовала ответная агрессия. Наши данные отличаются от результатов, полученных Рапс и Вайт (Raps, White, 1995), наблюдавших в природе группу черно-белых вари, где самки не отреагировали на акт агрессии со стороны самца в 11 случаях из 12 зарегистрированных.

Далее анализировали взаимодействия в зависимости от степени выраженности агрессивности, предварительно составив этограмму (табл. 6).

В конфликтных парах “самка–самка” преобладающей формой агрессии были нападения (39.5% случаев для *V. v. variegata* и 42.8% случаев для *V. v. rubra*). В ситуации, когда самка являлась инициатором, а жертвой был самец, агрессия чаще имела форму выпада или угрозы. В конфликтных парах “самец–самец” имели место преимущественно угрозы (72.2% случаев для *V. v. variegata* и 65.7% случаев для *V. v. rubra*), реже выпады. Исключительно только угрозы были отмечены в конфликтных парах “самец–самка” (табл. 7).

Таким образом, со стороны самцов в отличие от самок демонстрировались главным образом неконтактные формы агрессии, в независимости от пола жертвы.

Далее проанализировали частоту инициируемой агрессии в связи с возрастом животных (самцов и самок анализировали отдельно). Для самок выявлено наличие умеренной положительной корреляции ($R_s = 0.48$, $p = 0.01$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.54$, $p = 0.01$ для *V. v. rubra*), т.е. инициаторами агрессии чаще выступали более старшие особи. Видимо, это связано с тем, что самки стремятся остаться в своей группе (известно, что в природе ядро группы составляют родственные самки (Morland, 1991, 1993)), поэтому они вынуждены постоянно отстаивать свое положение в группе перед подрастающими молодыми самками. В то время как у самцов частота инициируемой агрессии с возрастом снижалась ($R_s = -0.75$, $p = 0.01$ для *V. v. variegata* и $R_s = -0.66$, $p = 0.05$ для *V. v. rubra*).

Далее мы проверили предположение о том, что самки-дочери и самцы-сыновья самых агрессивных самок в группе будут агрессивнее, чем другие самки и самцы в этих группах. Для такого анализа подходили 9 самцов (возраст от 1 года до 2 лет) и 8 самок (возраст от 1 года до 3 лет) из разных

Таблица 7. Структура агрессивных взаимодействий в разных категориях конфликтных пар

Состав конфликтных пар, агрессор–жертва	Формы агрессии	Доля каждой формы агрессии, %	
		V. v. variegata	*V. v. rubra*
Самка–самка	Угроза	24.5	28.2
	Выпад	18.6	11.5
	Ложный удар	4.3	2.3
	Удар	5.1	7.5
	Погоня	4.5	3.5
	Нападение	39.5	42.8
	Укус	3.5	4.2
		100% (n = 681)	100% (n = 703)
Самец–самец	Угроза	72.2	65.7
	Выпад	19.5	26.0
	Ложный удар	1.5	2.4
	Удар	6.3	4.4
	Погоня	0.5	1.5
	Нападение	–	–
	Укус	–	–
		100% (n = 79)	100% (n = 69)
Самка–самец	Угроза	37.5	43.0
	Выпад	49.4	44.2
	Ложный удар	4.6	3.5
	Удар	6.5	4.5
	Погоня	0.5	3.8
	Нападение	1.0	0.5
	Укус	0.5	0.5
		100% (n = 219)	100% (n = 344)
Самец–самка	Угроза	100	100
	Выпад	–	–
	Ложный удар	–	–
	Удар	–	–
	Погоня	–	–
	Нападение	–	–
	Укус	–	–
		100% (n = 18)	100% (n = 39)

Примечание. n – число регистраций.

групп. Предположение получило статистическое подтверждение только для самцов ($U = 16$, $p = 0.05$ для *V. v. variegata* и $U = 8$, $p = 0.01$ для *V. v. rubra*). В литературе не удалось обнаружить подобных исследований для изучаемых представителей. Но аналогичные результаты описаны для черных лемуров (*Eulemur macaco*) (Digby, Kahlenberg, 2002), где указывается, что в исследуемой авторами группе молодые самцы-сыновья старшей самки доминировали над старшими самцами группы и получали меньше агрессии, чем более старые, неродственные самцы. Возможно, что в природе самцы-сыновья доминирующих самок получают преимущественный доступ к пищевым ресурсам и возможность дольше оставаться в материнской группе по сравнению с особями, не имеющими такого родства.

Далее проанализировали влияние факторов, связанных с условиями содержания. Был проведен сравнительный анализ частоты агрессивных взаимодействий для животных, которые содержались в вольерах, состоящих из закрытой части (в помещении) и открытой (уличной), и имели возможность беспрепятственно перемещаться между ними. Из анализа пришлось исключить случаи агрессии, связанные с доступом к пище, т.к. кормление животных, как правило, осуществлялось только в одном из вольеров, что повышало частоту агрессии именно на этом участке. Результаты показали, что большая часть агрес-

сивных взаимодействий происходила в закрытых вольерах (58% случаев для *V. v. variegata* и 54% случаев для *V. v. rubra*), однако различия не достигают статистической значимости ($U = 60.2$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $U = 54.6$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*). В литературе удалось обнаружить лишь одну работу, где затронута похожая проблема. Авторы (Romano, Vermeer, 2003) наблюдали за самцовой группой красных вари и отметили, что большая часть агрессивных взаимодействий наблюдалась в открытом вольере, что не согласуется с нашими данными. Возможно, что авторы учитывали акты агрессии, связанные с кормлением преимущественно в открытой части вольера.

Анализ частоты агрессии в разных по площади вольерах при содержании животных парами (самец и самка) и самцовыми группами показал отсутствие связи между этими показателями (частота агрессии и площадь вольера). В то время как в смешанных группах (несколько самцов и самок) между площадью вольера и частотой агрессии, инициируемой животными, существует умеренная обратная связь (корреляция Спирмена, $R_s = -0.38$, $p = 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = -0.32$, $p = 0.01$ для *V. v. rubra*). Вероятно, это связано с тем, что группам лемуров вари свойственно разбиваться на подгруппы, которые имеют свои участки внутри общего, при этом участки самок обычно больше, чем у самцов (Vasey, 1997; 2007, 2007a). Небольшие по площади вольеры не дают возможности животным разделиться территориально и занять неперекрывающиеся участки, что сопровождается повышением уровня агрессии.

Таким образом, на агрессивное поведение лемуров *V. v. variegata* и *V. v. rubra* не оказывает влияния количество особей в группе (размер группы), родство агрессора и жертвы и тип вольера (закрытый в помещении/открытый уличный). Оказывает влияние возраст животных – самки старшего возраста агрессивнее молодых, в то время как самцы с возрастом все реже становятся инициаторами агрессии. Выявлены значимые различия в частоте агрессивных взаимодействий в группах с разным половым составом: максимально высокий уровень агрессивности зафиксирован в смешанных группах с численным преобладанием самок над самцами. Наименьшая частота агрессивных взаимодействий характерна для однополых самцовых групп и для пар (самец и самка). Факт близкого родства с самой агрессивной особью (дочь/сын) значим только для самцов, такие особи инициируют агрессию чаще самцов, не имеющих такого родства. В группах, состоящих из самцов и самок, с увеличением площади вольера частота агрессивных взаимодействий снижалась.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность анонимному рецензенту за ценные советы и замечания в ходе подготовки рукописи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дерягина М.А, Бутовская М.Л., 1992. Этология приматов. М.: МГУ. 192 с.

Черевко Л.С., 2018. Комфортное поведение черно-белых (*Varecia variegata variegata*) и красных (*Varecia variegata rubra*) лемуров вари // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 362–372.

Baden A., Webster T., Kamilar J., 2015. Resource seasonality and reproduction predict fission–fusion dynamics in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) // American Journal of Primatology. V. 78. № 2. P. 256–279.

Balko E., 1998. A behaviorally plastic response to forest composition and logging disturbance by *Varecia variegata Variegata* in Ranomafana National Park, Madagascar. New York: State University of New York. 144 p.

Britt A., 1998. Encouraging natural feeding behaviour in captive-bred black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) // Zoo Biology. V. 17. № 5. P. 379–392.

Britt A., Iambana B., 2003. Can captive-bred *Varecia variegata variegata* adapt to a natural diet on release to the wild? // International Journal of Primatology. V. 24. № 5. P. 987–1005.

Britt S., Cowlard K., Baker K., Plowman A., 2015. Aggression and self-directed behaviour of captive lemurs (*Lemur catta, Varecia variegata, V. rubra* and *Eulemur coronatus*) is reduced by feeding fruit-free diet // The Journal of Zoo and Aquarium Research. V. 3. № 2. P. 52–58.

Dew J., Wright P., 1998. Frugivory and seed dispersal by four species of primates in Madagascar's eastern rain forest // Biotropica. V. 30. № 3. P. 425–437.

Digby L.J., Kahlenberg S.M., 2002. Female dominance in blue-eyed black lemurs (*Eulemur macaco flavifrons*) // Primates. V. 43. № 3. P. 191–199.

Farmer-Dougan V., 2014.Functional analysis of aggression in a black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*) // Journal of applied animal welfare science. V. 17. № 3. P. 282–293.

Foerg R., 1982. Reproductive behavior in *Varecia variegata* // Folia Primatol. V. 38. P. 108–121.

Fornasieri I., Caubere M., Roeder J., 1993. Social dominance and priority of access to drinking in Lemur macaco // Aggressive Behaviour. V. 19. № 6. P. 455–464.

Jolly A., 1984. The puzzle of female feeding priority // Female primates: studies by women primatologists. Small M. (Ed.). New York: IAss. P. 197–215.

Kappeler P., 1997. Determinants of primate social organization: comparative evidence and new insights from Malagasy lemurs // Biological Reviews. V. 72. № 1. P. 111–151.

Kappeler P., 2010. Variation in social structure: the effects of sex and kinship on social interactions in three lemur species // Ethology. V. 93. № 2. P. 125–145.

Kappeler P., Fichtel C., 2012. Female reproductive competition in *Eulemur rufifrons*: eviction and reproductive restraint in a plurally breeding Malagasy primate // Molecular Ecology. V. 21. № 3. P. 685–698.

Kappeler P., Ganzhorn J., 1993. The evolution of primate communities and societies in Madagascar // Evolutionary Anthropology. V. 2. № 5. P. 159–171.

Kaufman R., 1991. Female dominance in semifree-ranging black-and-white ruffed lemurs, *Varecia variegata variegata* // Folia Primatologica. V. 57. № 1. P. 39–41.

Kerridge F.J., 2005. Environmental enrichment to address behavioral differences between wild and captive black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) // American Journal of Primatology. V. 66. № 1. P. 71–84.

Kittler K., Dietzel S., 2016. Female infanticide and female-directed lethal targeted aggression in a group of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) // Primate Biology. № 3. P. 41–46.

Kress J.H., Conley J.M., Eaglen R.H., Ibanez E., 1978. The Behavior of *Lemur variegatus* Kerr, 1792 // Ethology. V. 48. № 1. P. 87–99.

Morland H.S., 1991. Preliminary report on the social organization of ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in a northeast Madagascar rain forest // Folia Primatologica. V. 56. № 3. P. 157–161.

Morland H.S., 1993. Reproductive activity of ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in a Madagascar rain forest // American Journal of Physical Anthropology. V. 91. № 1. P. 71–82.

Overdorff D., Erhart E., 2005. Does female dominance facilitate feeding priority in black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in south-eastern Madagascar? // American Journal of Primatology. V. 66. № 1. P. 7–22.

Pease A., 2011. Social behavior of immature *Varecia variegata variegata* males: Change Over Time // Proceeding of The National Conference On Undergraduate Research (NCUR). Ithaca College. New York: March 31–April 2. P. 687–683.

Pereira M.E, Kappeler P.M., 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates // Behaviour. V. 134. № 3. P. 225–274.

Pereira M.E., Seeligson M.L, Macedonia JM., 1988. The behavioral repertoire of the black-and-white ruffed lemur, *Varecia variegata variegata* (Primates: Lemuridae) // Folia Primatologica. V. 51. № 1. P. 1–32.

Pochron S., Fitzgerald C., Gilbert D., 2003. Patterns of female dominance in *Propithecus diadema edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar // American Journal of Primatology. V. 61. № 4. P. 173–85.

Pollock J., 1979. Female dominance in *Indri indri* // Folia Primatologica. V. 31. № 2. P. 143–164.

Ramanamisata R., Pichon H. Razafindraibe, Simmen B., 2014. Social behavior and dominance of the crowned Sifaka (*Propithecus coronatus*) in Northwestern Madagascar // Primate Conservation. № 28. P. 93–97.

Raps S., White F.J., 1995. Female social dominance in semi-free-ranging ruffed lemurs (*Varecia variegata*) // Folia Primatologica. V. 65. № 3. P. 163–168.

Richard A., Nicoll M., 1987. Female social dominance and basal metabolism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi* // American Journal of Primatology. V. 12. № 3. P. 309–314.

Rigamonti M.M., 1993. Home range and diet in red ruffed lemurs (*Varecia Variegata Rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar // Lemur Social Systems and Their Ecological Basis. New York: Springer. P. 25–39.

Roeder J., Fornasieri I., 1995. Does Agonistic Dominance imply feeding priority in lemurs? A study in *Eulemur fulvus mayottensis* // International Journal of Primatology. V. 1. № 4. P. 629–642.

Roeder J.J., Fornasieri I., Gosset D., 2001. Conflict and postconflict behaviour in two lemur species with different social organizations (*Eulemur fulvus* and *Eulemur macaco*): A study on captive groups // Aggressive Behavior. V. 28. № 1. P. 62–74.

Romano G., Vermeer J., 2003. Preliminary observations on a bachelor group of ruffed lemurs at La Vallee des Singes // International Zoo News. V. 50. № 3. P.138–141.

Schwitzer Ch., 2003. Seit 20 Jahren Wappentier – Varis (*Varecia variegata*) im Kölner Zoo // Zeitschrift des Kölner Zoo. № 46. P. 91–102.

Sussman RW., 1992. Male life history and intergroup mobility among ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) // International Journal of Primatology. V. 13. № 4. P. 395–413.

Vasey N., 1997. Community ecology and behavior of *Varecia variegata rubra* and *Lemur fulvus albifrons* on the Masoala peninsula, Madagascar. PhD dissertation. St. Louis: Washington University. 293 p.

Vasey N., 2005. Activity budgets and activity rhythms in red ruffed lemurs (*Varecia rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar: seasonality and reproductive energetic // American Journal of Primatology. V. 66. № 1. P. 23–44.

Vasey N., 2007. Impact of seasonality and reproduction on social structure, ranging patterns, and fission-fusion social organization in red ruffed lemurs // Lemurs: ecology and adaptation. (*Gould L., Sauther M.* ed.). New York: Springer. P. 275–304.

Vasey N., 2007a. The breeding system of wild red ruffed lemurs (*Varecia rubra*): a preliminary report // Primates. V. 48. № 1. P. 41–54.

White F.J., 1991. Social organization, feeding ecology, and reproductive strategy of ruffed lemurs, *Varecia variegata* // Primatology today: Proceedings of the XIIIth Congress of the International Primatological Society. Nagoya and Kyoto, 18-24 July 1990. New York: Elsevier Sci. Pub. P. 81–84.

White F., 2009. Sex ratio at birth and age-reversed dominance among female Varecia // Folia Primatologica. V. 80. № 5. P. 341–352.

White F.J., Burton A.S., 1992. Social organization of free-ranging ruffed lemurs, *Varecia variegata variegata*: mother-adult daughter relationship // American Journal of Primatology. V. 28. № 4. P. 281–287.

AGGRESSIVE BEHAVIOR OF THE BLACK AND WHITE (*VARECIA VARIEGATA VARIEGATA*) AND RED RUFFED (*VARECIA VARIEGATA RUBRA*) LEMURS (PRIMATES, LEMURIDAE)

L. S. Cherevko[1, 2, *]

[1]*Altai State Medical University, Barnaul 656000, Russia*

[2]*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia*

**e-mail: lara-cherevko@mail.ru*

The frequency of aggressive behavior of *V. v. variegata* and *V. v. rubra* lemurs is shown to be related to the sex and age of the animal aggressor, the sex composition of the groups (only females, only males, mixed group), and the area of the enclosure, but neither to the number of individuals in the group (group size) nor to the kinship of the aggressor and the victim, nor to the type of enclosure (indoor or outdoor). The most common is aggression to an obstacle to access food. Males, unlike females, demonstrate mainly non-contact forms of aggression. The cases when the male acts as the aggressor and the female as the victim are the rarest.

Keywords: primates, prosimians, strepsirrhini primates, lemurs, social behavior, *Varecia variegata variegata*, *Varecia variegata rubra*