

описанные в последние десятилетия, еще более низкорослы и, как и ранние находки, приближаются к минимальным вариациям в современном населении.

Фаринкорт	152,3 см
Кап Бланк	160,4 см
Сен-Жермен-ля-Ривьер	156,8 см

Итак, заканчивая рассмотрение приведенных данных, мы можем констатировать, что и последняя особенность пресловутых верхнепалеолитических «кроманьонцев» — якобы большая длина тела — не существовала реально на групповом уровне, была представлена лишь в индивидуальных случаях, и указания на нее в литературе суть отзвук легенды, возникшей на заре изучения палеоантропологии палеолита и стойко бытующей из-за неоправданного внимания к морфологической специфике вновь открываемых находок. Верхнепалеолитические популяции имели и малую, и среднюю, и выше средней длину тела, но не отличались, повторяю, никакой особой высокорослостью по сравнению с современным населением Европы.

Общий вывод из всего сказанного напрашивается сам собой. Этот вывод состоит в отрицании реального существования того комплекса признаков, который на протяжении десятилетий считался характерным для верхнепалеолитического населения Европы. Ни высокий рост, ни широкое и низкое лицо, ни долихокранный черепной коробок, ни скуловая ширина, превышающая ширину черепной коробки, не составляют в целом отличительных морфологических особенностей верхнепалеолитических популяций, хотя и представлены в типе отдельных находок. Каждая из этих популяций характеризовалась специфическим лишь для нее набором вариаций, что, видимо, и имел в первую очередь в виду В. В. Бунак, формулируя свою концепцию краниологического полиморфизма населения эпохи верхнего палеолита⁴⁷. Весьма вероятно, что подобный полиморфизм был свойствен и популяциям гоминид более ранних эпох⁴⁸. Разумеется, эти полиморфные популяции не эволюционировали независимо одна от другой, а складывались в локальные варианты. Но проблема локальных вариантов, одна из фундаментальных в палеоантропологии верхнего палеолита, требует особого рассмотрения.

⁴⁷ Бунак В. В. Выступление на совещании по проблеме происхождения *Homo sapiens*//Кр. сообщения Ин-та этнографии АН СССР. 1950. Вып. IX; *его же*. Человеческие расы и пути их образования//Сов. этнография, 1956. № 1; *его же*. Череп человека и стадии его формирования; *его же*. Род *Homo*, его возникновение и последующая эволюция. М., 1980.

⁴⁸ Алексеев В. П. Палеоантропология земного шара...

М. Л. Бутовская

ЭВОЛЮЦИЯ ГРУППОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ПРИМАТОВ КАК ПРЕДПОСЫЛКА АНТРОПОСОЦИОГЕНЕЗА

Исследование эволюции сообщества приматов — один из наиболее важных аспектов этологии, связанный непосредственно с вопросом о происхождении и развитии первобытного общества. До настоящего времени предпринимались многократные попытки создания приемлемой классификации разных типов групповой организации у приматов, например классификация Дж. Эйсенберга, Р. Рудрана¹. Этими авторами было выделено пять типов сообществ, развитие которых представлено как условный эволюционный ряд от наиболее примитивного типа — материнской

¹ Eisenberg J. F., Muckenhirn N. A., Rudran R. The Relation Between Ecology and Social Structure in Primates.— Science, 1972, v. 176, № 4037, p. 863—874.

семьи к наиболее совершенному — истинному многосамцовому стаду (материнская семья, парная семья, односамцовое стадо — промежуточный тип, мультисамцовое стадо и истинное многосамцовое стадо). Сходную классификацию предложили Ч. Саусвик и Р. Сиддике — шесть типов групповой организации: 1 — одиночный образ жизни, 2 — моногамная пара, 3 — односамцовая группа, 4 — стада из односамцовых групп, 5 — мультисамцовые группы, 6 — диффузное сообщество². Подробную классификацию с учетом общих эволюционных тенденций в развитии всех животных предложил Е. Н. Панов³.

Оживленные дискуссии идут о причинах, определяющих тот или иной тип групповой организации. Отметим лишь две крайние точки зрения по этому поводу. Сторонники первой из них — Дж. Крук, И. Гартлан — видят основную причину в особенностях экологических условий⁴. Другие исследователи предполагают, что тип структуры определяется в основном филогенетическими факторами⁵. Актуальность выбора одной из этих точек зрения особенно велика, когда исследователи пытаются обосновать оптимальную гипотетическую модель, служащую для реконструкции ранних сообществ протогоминид и древнейших гоминид. Весьма критически, по-видимому, следует относиться к попыткам построения моделей, основанных только на базе предполагаемого сходства в экологии и опирающихся на подробное изучение одного или нескольких видов без учета их филогенетической близости. Как правило, подобные модели предлагают представители социобиологической школы, для которой в целом характерно игнорирование сравнительно-эволюционного подхода к исследованию поведения животных⁶. Пренебрежение последовательным изучением филогенеза приводит социобиологов к созданию в значительной мере искусственных моделей. Так, например, Ф. Томпсон доказывает с помощью статистического анализа, что гипотетическое сообщество протогоминид имело больше сходных черт со стадийными хищниками, нежели с каким-либо из видов приматов⁷.

Вышесказанное показывает необходимость детального исследования развития группового поведения в филогенезе приматов, применения последовательного сравнительно-этологического подхода в сочетании с анализом ряда экологических особенностей существования того или иного вида. В данной работе предпринята попытка проследить общие пути развития группового поведения приматов, проанализировать преимущества разных типов социальной организации в пределах таксономических групп одного филогенетического уровня, а также выявить ряд необходимых общих черт в социальной организации и групповом поведении, которыми должны были обладать виды, следующие по «магистральному пути» эволюционного развития, приведшему к гоминидам⁸.

Всего было исследовано 15 видов приматов, представляющих все основные таксоны: полуобезьяны, широконосые и низшие узконосые обезьяны и антропоиды: тупайя обыкновенная (*Tupaia glis* Diard), лемур бурый (*Lemur fulvus* Geoff.), наукообразная обезьяна (*Ateles paniscus* Linn.), зеленая мартышка (*Cercopithecus aethiops* Linn.), павиан анубис (*Papio anubis* Fisch.), павиан гамадрил (*Papio hamadryas* Linn.), макак Яванский (*Macaca irus* Cuv.), бурый (*Macaca speciosa* Cuv.), лапундер (*Macaca nemestrina* Linn.), резус (*Macaca mulatta* Linn.), ма-

² Sauthwick C. H., Siddiqi R. Contrasts in Primate Social Behaviour.— Bioscience, 1974, vol. 24, p. 398—406.

³ Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983, с. 46—51.

⁴ Grook J. H., Gartland J. S. Evolution of Primate Societies.— Nature, 1966, vol. 210, p. 1200—1203.

⁵ Struhsaker R. T. Correlates of Ecology and Social Organisation among African Cercopithecines.— Folia Primatologica, 1969, vol. 11, p. 80—118.

⁶ King Glenn E. Alternative Uses of Primates and Carnivores in the Reconstruction of Early Hominid Behaviour.— Ethology and Sociobiology, 1980, vol. 1, № 2, p. 99—109.

⁷ Thompson F. A Cross Species Analysis of Carnivore, Primate and Hominid Behaviour.— J. Human Evolution, 1975, vol. 4, № 7, p. 113—124.

⁸ Zubov A. A. Общие предпосылки гоминизации.— Вopr. антропологии, 1983, вып. 71, с. 29—41.

как японский (*Macaca fuscata* Blyth.), гиббон белорукий (*Hylobates lar* Linn.), шимпанзе (*Pan troglodytes* Blum.), орангутан (*Pongo pygmaeus* Linn.), горилла (*Gorilla gorilla* Sav. et Wyp.). Наблюдения проводились в зоопарках Москвы и Ленинграда, в Сухумском приматологическом центре в 1978—1984 гг. Всего было исследовано поведение 65 самцов методом фокального животного и поведение 40 групп приматов методом *ad libitum*⁹. Общее время наблюдений составило 2200 часов. Для наблюдений использовался комплекс качественных и количественных методик¹⁰.

Определение величины различий в уровне развития группового поведения у изученных видов проводилось методом нумерической таксономии¹¹. Для суммарного сравнения группового поведения и манипуляторной активности было взято 34 показателя (табл. 1). В качестве показателей агрессивного поведения выбрали: число и частоту агрессивных предупредительных (полуоскал, пристальный взгляд), конфликтных (оскал, приседание на две руки) и контактных элементов (кусание, толкание), разнообразие способов коммуникации, примененных для сообщения объекту агрессии о возможном нападении (позы и движения, жесты и тактильные элементы с использованием руки, мимические элементы с использованием хвоста, ольфакторные), число и частоту элементов агрессивного поведения с применением предметов (трясание прутьев, деревьев; целенаправленное метание и толкание предметов в объект агрессии); число повреждений у особей в группе, индекс агрессивности, отражающий уровень внутригрупповой агрессии.

В дружелюбном поведении отмечались следующие показатели: число, частота и длительность трех групп элементов — дистантного стационарного, дистантного локомоторного и контактного, частота ольфакторных форм — назо-назальных и назо-анальных обнюхиваний; отдельно отмечались длительность и частота игры между взрослыми особями и контактов между ними, опосредованных использованием предметов, учитывались развитие разнообразных форм коммуникации, а также число дружелюбных элементов поведения с использованием предметов. Отмечалась также частота и длительность манипуляционной активности у особей изученных видов (табл. 1). Выбранный нами комплекс показателей позволяет достаточно полно и объективно отразить качественные и количественные стороны развития группового поведения видов, выбранных для анализа.

Рассмотрим далее полученные на основе выбранных показателей фенограммы. По оси ординат отмечается масштаб несходства (дистанции по сумме признаков), а горизонтальные линии показывают *уровни различия*¹². Корреляция расстояния между видами на фенограмме и их сходства составляет 0,9¹³. За исходную точку отсчета принят уровень развития группового поведения и его сфер у туайи обыкновенной.

Изученные виды распределились по значению коэффициентов несходства на три больших уровня, в пределах которых были выделены также подуровни. По групповому поведению: I уровень — туайя (0 — 25,00), II уровень — лемуры, низшие узконосые и широконосые обезьяны (25,01—50,00), III уровень — крупные антропоиды и гиббон (50,01 и выше) (рис. 1; табл. 2). Три уровня выделены также и при исследовании отдельно сфер дружелюбного и агрессивного поведения. По значению коэффициента несходства, отражающего развитие дружелюбного поведения, изученные виды распределились следующим образом: I — туайя,

⁹ Dolan K. I., Bramlett C. A. Patterns of Ad. Libitum Observational bias in the Behaviour of Captive Vervet Monkeys.— Amer. J. Phys., Anthropol., 1982, vol. 57, № 2, p. 181—182.

¹⁰ Дерягина М. А., Чалая В. Г., Мейшвили Н. В., Артамонов А. Л., Созинов А. В., Бутовская М. Л. К вопросу об использовании этологических методик в изучении поведения приматов.— Вopr. антропологии, 1984, вып. 73, с. 128—135.

¹¹ Sokal R. P., Sneath P. H. Principles of Numerical Taxonomy. San-Francisco, 1963. 576 p.; Сокэл Р. Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие.— Обшая биология, 1968, т. 29, № 3, с. 297—315.

¹² Майер Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

¹³ Сокэл Р. Р. Указ. раб.

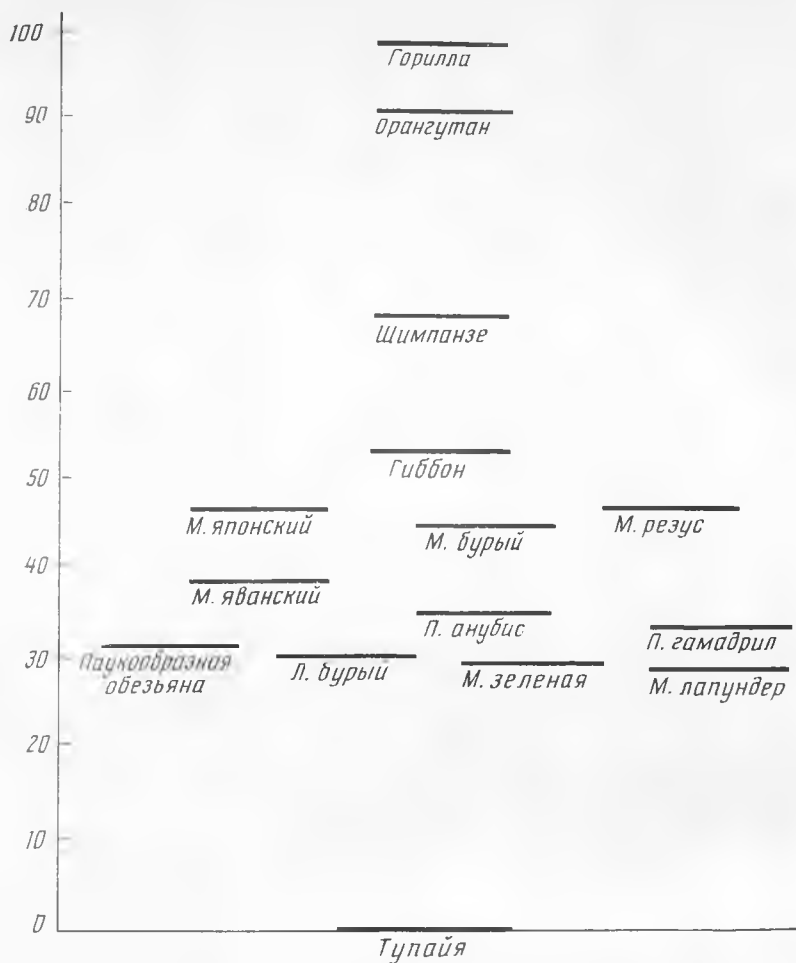


Рис. 1. Групповое поведение и манипуляционная активность приматов (34 показателя)

Ось ординат — масштаб несходства — дистанции по сумме признаков; горизонтальные линии — уровень различий между видами; исходная точка отсчета — уровень развития группового поведения и его отдельных сфер у тупайи обыкновенной

лемур бурый, мартышка зеленая, павианы анубис, и гамадрил, макак лапундер, паукообразная обезьяна (0—20,00); II — макаки яванский, японский, резус, бурый и гиббон белорукий (20,01—45,00); III — крупные антропоиды (выше 45,01). По развитию сферы агрессивного поведения: I уровень — тупайя (0—20,00); II — лемур, низшие узконосые и широконосые обезьяны, орангутан (20,01 — 45,00); III — крупные антропоиды — горилла, шимпанзе, а также гиббон (выше 45,01) (рис. 3).

Как видно из фенограмм, распределение видов по уровням в соответствии с показателями группового поведения в целом и его сфер — агрессивного и дружелюбного поведения — не всегда совпадало (рис. 1—3). Орангутан, например, по общему уровню группового поведения, и в частности дружелюбной сферы активности, занял место в ряду крупных антропоидов, а по развитию агрессивного поведения оказался на среднем уровне развития, среди низших узконосных обезьян. Гиббон по развитию дружелюбного поведения ближе к низшим узконосым обезьянам, а по показателям агрессивного поведения занял место в ряду с другими антропоидами (рис. 2, 3).

Отмечено значительное развитие дружелюбного поведения у макак бурых (рис. 2). По сумме показателей дружелюбного поведения этот вид опередил в развитии других представителей низших узконосных

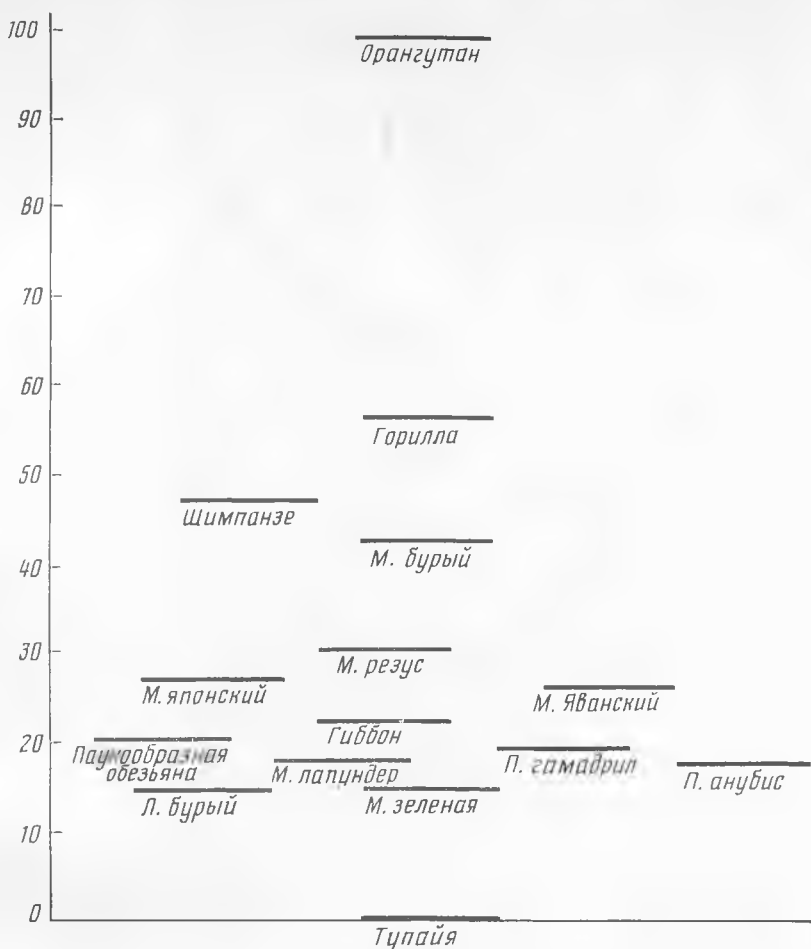


Рис. 2. Дружелюбное поведение и манипуляционная активность у приматов (18 показателей)

обезьян и оказался более близок к шимпанзе (табл. 1, 2; рис. 2). Возможно, высокий уровень развития дружелюбного поведения у макака бурого явился своего рода поведенческой преадаптацией. Лемур бурый, мартышка зеленая, макак лапундер, павианы и паукообразная обезьяна по развитию группового поведения в целом, и в частности по развитию агрессивного поведения, находятся на II (рис. 1), а по развитию дружелюбного поведения — на I уровне (рис. 2). Полученные для этих видов результаты нельзя, вероятно, объяснить одинаково. Неравномерность развития агрессивного и дружелюбного поведения у лемуров и мартышек является скорее всего отражением их общего более низкого филогенетического уровня развития. А тот факт, что по показателям агрессивного поведения и по развитию группового поведения в целом эти виды все же попадают на II уровень, с заведомо более высокоразвитыми формами (макаками, павианами), свидетельствует о том, что лемуры и мартышки обладают рядом преимуществ, являясь менее специализированными в экологическом и социальном отношении формами. Неравномерность развития сфер группового поведения скорее всего связана с тем, что прогрессивное развитие показателей агрессивного поведения, направленных на предотвращение контактных деструктивных действий, как правило, опережает развитие дружелюбного поведения. Развитие системы поведенческих признаков, позволяющих решать все внутригрупповые конфликты мирным путем, имеет первоочередное значение для развития сообществ у приматов, так как дает возможность для существования оформленных и относительно устойчивых групп.

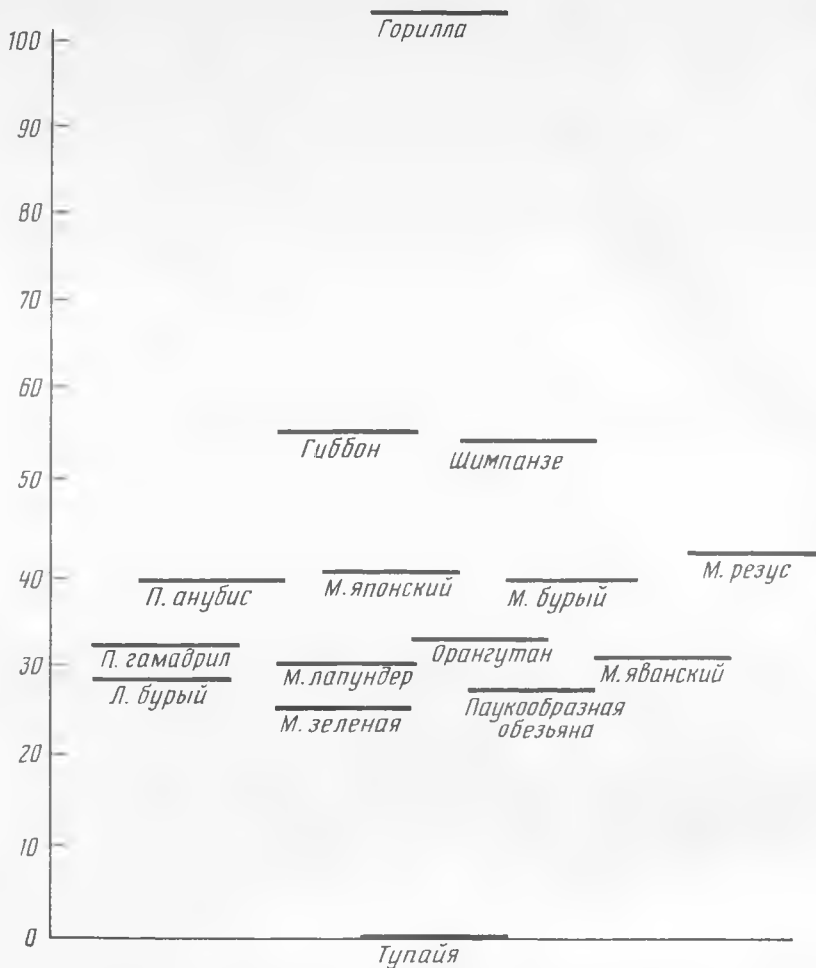


Рис. 3. Агрессивное поведение у приматов (16 показателей)

Полученные данные дают возможность предположить, что одинаковые (или близкие) значения коэффициентов несходства и неравномерное развитие сфер группового поведения могут быть следствием разнообразных причин и отражать совершенно различные эволюционные тенденции в развитии видов: например, положение лемуридов или мартышек зеленых отражает их некоторую «прогрессивность»¹⁴, связанную с отсутствием узкой экологической и социальной специализации. Это, возможно, указывает на их близость к эволюционной «магистральной». А положение павианов и гамадрилов, например, свидетельствует о развитии вида по пути специализации, его значительном отклонении в плане группового поведения от «магистральной» линии эволюции.

Полученные данные показали, что независимо от типа социальной организации для представителей каждого крупного уровня характерен в целом определенный набор качественных показателей группового поведения, совпадающих с уровнем развития манипуляционной активности. Между уровнями нет резких скачкообразных переходов по отдельным показателям. В сравнительном ряду происходит достаточно плавное нарастание их качественного уровня. Однако по сумме всех показателей границы уровней определяются достаточно четко.

¹⁴ Прогрессивность определенного вида определялась по наличию у него отдельных (или комплексных) универсальных поведенческих признаков, которые скорее всего сохранились у видов, стоящих на «магистральной» линии эволюции. Такие признаки давали виду преимущества в целом и не были направлены на специализацию к определенным условиям.

Приводим краткую характеристику каждого уровня по сумме показателей группового поведения.

I уровень — тупайи. В последнее время систематики рассматривают их как наиболее примитивных представителей отряда приматов. Наши исследования группового поведения подтверждают правомерность такого положения. У тупай выделен ряд общих черт группового поведения в целом, и агрессивного в частности, сходных с остальными приматами: хорошее развитие предупредительных агрессивных элементов — мимических и позных, по числу которых тупайи превосходят не только лемуров, но и некоторых низших узконосых обезьян (табл. 1). Характерной чертой этой группы является неравномерность развития всех показателей. По масштабам отряда приматов у тупай слабо развито дружелюбное поведение, а также некоторые показатели агрессивного поведения, связанные с использованием руки. Плохо развита и манипуляционная активность. У этой группы отмечены специфические особенности, которые можно расценивать как проявление более примитивного уровня развития: значительное развитие ольфакторного поведения, например мечение играет у них роль предупредительного агрессивного сигнала. Важную роль в дружелюбном общении играли назо-назальные и назо-анальные обнюхивания (табл. 1).

II уровень. Виды обезьян, находящиеся на этом уровне развития, по нашим данным, имеют ряд общих особенностей группового поведения, отражающих их большую прогрессивность по сравнению с тупайями. Переход на этот уровень в филогенезе приматов произошел, по-видимому, вследствие дальнейшего развития и совершенствования предупредительных механизмов агрессивного поведения, а также дружелюбных форм общения. Это сопровождалось ростом качественного разнообразия элементов: увеличением числа поз, жестов, тактильных, мимических элементов (табл. 1). Особенно следует отметить появление и дифференциацию жестов и тактильных элементов группового поведения. На II уровне развития отмечалось общее усложнение социальной организации. Отражением этого феномена в групповом поведении является развитие буферов агрессии. Происходит усложнение манипуляционной активности.

По нашим данным, для более специализированных в экологическом отношении, менее лабильных в плане социальной структуры групп, как правило, характерно и менее гармонично развитое групповое поведение. Например, павиан гамадрил отстает по суммарным показателям уровня развития группового поведения не только от большинства видов макаков, но также и от филогенетически близкого с ним вида — павиана анубиса. Заметим при этом, что павианы анубисы обладают мультисамцовой структурой групп, имеющей большую общую подвижность (социальная структура легко изменяется в зависимости от экологических условий). Павианы же гамадрилы специализированы к достаточно узкой экологической нише — скалистым пустынным биотопам; специализация отмечается и в плане социальной организации — наличия стад, состоящих из односамцовых гаремных групп, которые сохраняются у них вне зависимости от условий существования. У павианов гамадрилов выявлено несколько более слабое развитие предупредительных элементов агрессивного поведения; самцы относительно редко используют предметы для манипуляционной активности; существует очень жесткая связь особей друг с другом, снижающая индивидуальное разнообразие и практическая полностью устраняющая какую-либо их независимость (автономность). Односамцовые группы павианов гамадрилов можно считать примером максимальной интеграции групп у приматов. Эволюционное развитие павианов гамадрилов в плане группового поведения представляет собой типичный пример теломорфоза — специализации, связанной с переходом в более частную среду обитания¹⁵.

¹⁵ Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983, с. 184.

Большинство изученных нами видов макаков (четыре из пяти) заняли более высокий подуровень по сравнению с павианами (рис. 1). Наиболее развитыми оказались древесно-наземные формы — макаки японские и резусы, а также макаки бурые, обитающие предпочтительно на земле. Эти данные указывают на важную закономерность: более высокий уровень развития группового поведения отмечен у неспециализированных к узким экологическим нишам видов (универсальных форм). Прослеживается некоторая тенденция к прогрессивному развитию группового поведения у форм, способных существовать в разнообразных смешанных условиях обитания.

Гиббоны занимают промежуточное положение по филогенетическому уровню развития группового поведения между низшими узконосыми обезьянами и крупными антропоидами. Несмотря на то что они попадают в уровень с крупными антропоидами, они в целом меньше отличаются от макаков по величине коэффициента несходства, нежели от остальных антропоидов. У гиббонов отмечено низкое по сравнению с антропоидами число мимических, жестовых и тактильных элементов, отсутствует использование манипуляционной активности в социальном контексте. Тем не менее у этой формы уже прослежено применение манипуляционной активности на индивидуальном уровне и игры между взрослыми особями в качестве буфера агрессии, что является характерной особенностью крупных антропоидов. По развитию агрессивного поведения гиббоны достигают уровня крупных антропоидов (рис. 3). Это можно объяснить, по-видимому, необходимостью регуляции конфликтов даже в пределах семейной группы при отсутствии в ней жесткой иерархии. У гиббонов также отмечено запаздывание развития дружелюбного поведения по сравнению с агрессивным (рис. 2). Гиббоны — специализированная древесная форма — представляют собой еще один пример теломорфоза в плане группового поведения.

III уровень. Этот уровень развития группового поведения у приматов характерен для крупных антропоидов (рис. 1). Важной его закономерностью является общая для всех видов тенденция к повышению лабильности группы, терпимости ее членов друг к другу. Как следствие этого происходит существенное снижение частоты агрессивных взаимодействий и значительное развитие дружелюбного поведения в группе (табл. 1). Для крупных антропоидов характерно частое постоянное общение взрослых особей друг с другом с помощью игры. Эта форма поведения открывает большие возможности для регуляции конфликтов мирным путем, для развития более разнообразных форм общения. На базе игры становится возможным возникновение новых форм поведения и закрепление полезных индивидуальных поведенческих приобретений в виде традиций. В игре успешнее происходит обучение взрослых особей. У крупных антропоидов отмечалось значительное возрастание качественного набора элементов группового поведения, в основном за счет мимических, жестовых и тактильных элементов. У них совершенствуются механизмы торможения агрессии. Происходит снижение частоты типичных для низших обезьян элементов буферов (подставления, покрывания, груминга) и возрастание частоты других буферов: касание пальцами, обнимание, игры (часть из которых появляется только у антропоидов). Манипуляционная активность на этом уровне получает значительное качественное развитие. Возникает ее тесная взаимосвязь с групповым поведением. Такая активность начинает играть роль буфера агрессии.

У антропоидов иерархическая организация служит не инструментом подавления, а инструментом управления и регулирования совместного поведения¹⁶. Все это позволяет сделать вывод о прогрессивном качественном изменении группового поведения антропоидов, которое можно расценивать как ароморфное преобразование.

Следует указать, что у крупных антропоидов различия величин полученных коэффициентов несходства по развитию группового поведения в

¹⁶ Фирсов Л. А. И. П. Павлов и экспериментальная приматология. Л.: Наука, 1982, с. 89.

целом и его отдельных форм являются скорее всего отражением высоко-го индивидуального разнообразия особей и не могут служить доказательством значительных различий в качественном уровне развития группового поведения между этими тремя видами.

Как показали наши исследования, уровень филогенетического развития вида и его положение относительно эволюционной «магистральной», по-видимому, можно достаточно четко определить по отклонению комплекса показателей агрессивного, дружелюбного поведения и манипуляционной активности от средней величины, вычисленной для каждого показателя по 15 видам (табл. 3). Для видов, стоящих близко к «магистральной» линии, по-видимому, характерно гармоничное (равномерное) развитие всех показателей. По нашим данным, относительная «гармония» в развитии показателей проявляется у разных видов, находящихся на различных филогенетических уровнях: 1 — у бурых лемуринов и зеленых мартышек — на отрицательном уровне (ниже 0), 2 — у макаков резусов и бурых — на среднем уровне (приблизительно 0), 3 — у гориллы и шимпанзе — на положительном уровне (больше 0). Неравномерность в развитии показателей группового поведения, как правило, свидетельствует о специализации вида (например, резкая дисгармония отмечена у павиана гамадрила): показатели агрессивного поведения развиты выше среднего уровня, а дружелюбного — ниже. У орангутана дисгармония проявляется в обратном соотношении — значительном развитии дружелюбного поведения и манипуляционной активности по сравнению с другими видами (выше среднего уровня) и слабым развитием показателей агрессивного поведения (ниже среднего уровня).

Изучение различий в уровне развития показателей дружелюбного и агрессивного поведения позволило нам предположить, что эти две формы группового поведения возникли в разное время и развивались с разной скоростью. Вероятно, вначале развивалось агрессивное поведение. У изученных видов оно быстрее достигало средних и положительных величин (уже у павианов и макаков). Дружелюбное поведение в филогенезе приматов скорее всего развивалось медленнее и в целом несколько позднее: положительные значения показателей дружелюбного поведения начинают появляться в основном только на уровне макаков и получают значительное развитие лишь у крупных антропоидов. Это, по-видимому, связано с тем, что в условиях группового образа жизни главной задачей были предотвращение, устранение и сведение к минимуму агрессивных контактных действий, опасных для членов группы, а также развитие механизмов поддержания групповой стабильности. На более позднем этапе дальнейшее развитие механизмов снижения агрессии в группе, их совершенствование тесно переплетаются с развитием дружелюбного поведения. Дружелюбное поведение прогрессивно развивается также и вследствие возрастающей потребности особей в постоянном разнообразном общении друг с другом. С этих позиций можно предположительно разделить дисгармонично развитые формы по показателям группового поведения на *первичные*, например павианы гамадрилы (в группах этого вида дружелюбное поведение, по-видимому, никогда не было хорошо развито), а также *вторичные*, например орангутаны (низкий уровень развития показателей агрессивного поведения у них является скорее всего следствием вторичного упрощения, связанного с переходом к чрезвычайно дисперсному образу жизни).

Наши данные позволяют выявить некоторую общую тенденцию в связи между равномерностью развития показателей группового поведения и степенью специализации вида: чем гармоничнее развиты групповое поведение и манипуляционная активность, тем менее специализирован данный вид в социальном и экологическом плане и тем ближе он оказывается к «магистральной» линии эволюции. На каждом филогенетическом уровне возможно, по нашему мнению, выявить такие гармоничные, «универсальные» формы: 1 — бурые лемуры и зеленые мартышки, 2 — макаки бурые и резусы, 3 — гориллы и шимпанзе.

Полученные результаты показывают, что разносторонние проявления группового поведения в целом позволяют достаточно четко определить

общий филогенетический уровень развития вида, совпадающий с полученными уровнями филогенетического развития манипуляционной активности¹⁷. Наши данные согласуются с основными представлениями систематики приматов¹⁸.

Различия показателей в пределах одного уровня отражают, по нашему мнению, характерные особенности разных типов социальной организации, филогенетическое родство видов и особенности их экологии.

Таким образом, для определения уровня филогенетического развития вида в первую очередь важны проявления группового поведения, а не тип социальной организации. Наши данные наряду с исследованиями других авторов указывают на отсутствие сколько-нибудь тесной связи между типом социальной организации приматов и принадлежностью их к какому-либо таксону. Семейный образ жизни, например, отмечен у полуобезьян и антропоидов, мультисамцовые группы — у представителей всех крупных таксонов приматов. По-видимому, следует признать отсутствие в целом зависимости типа социальной организации от филогенетического положения вида¹⁹. Вряд ли поэтому правомерно построение некоторых авторов²⁰, представляющих типы социальной организации в виде последовательного восходящего ряда — от одиночного образа жизни до мультисамцового стада.

В процессе эволюции приматов социальная структура становится все более гибкой, позволяющей одним и тем же видам изменять тип социальной организации в зависимости от различных экологических условий. В то же время сохраняется достаточно стабильный общий уровень качественного развития группового поведения.

Нам кажется возможным предположить, что виды приматов, представляющие «магистральную» линию эволюции, имели скорее всего мультисамцовые группы. По результатам данного исследования, на всех уровнях филогенетического развития наиболее эволюционно продвинутыми оказывались виды именно с таким типом групповой организации. В мультисамцовых группах отмечалось наиболее гармоничное развитие показателей группового поведения. В них, как правило, выявлено большинство прогрессивных черт, присущих данному филогенетическому уровню. В мультисамцовых группах оптимально сочеталось одновременное развитие в сторону интеграции и автономизации, являющееся, по мнению А. А. Зубова, одним из основных условий эволюции поведения по направлению к гоминидам²¹. Возможно также предположить, что переход на более высокий филогенетический уровень совершался формами, обладающими наименьшей специализацией не только в морфологическом и экологическом плане, но и в первую очередь в плане поведения и социальной организации (мультисамцовые группы). Рассмотрим подробнее наиболее вероятные, с нашей точки зрения, черты социальной организации и группового поведения протогоминид и древнейших гоминид.

Модели группового поведения и социальной организации протогоминид и древнейших гоминид. На основании изучения поведения в сравнительном ряду современных приматов, обитающих в разнообразных экологических условиях и обладающих разным типом социальной организации, нами были сделаны пред-

¹⁷ Дерягина М. А. Этологический анализ манипуляционной активности антропоидов в связи с проблемой происхождения орудийной деятельности.— *Вопр. антропологии*, 1981, вып. 68, с. 100—112.

¹⁸ Simpson G. G. *The Principles of Classification and Classification of Mammals*.— *Bull. Amer. Museum Natur. History*, 1945, vol. 85, p. 1—30; Napier J. R., Napier P. H. *A Handbook of Living Primates Morphology, Ecology and Behaviour of Non-Human Primates*. L.— N. Y., 1967; Соколов В. Е. *Систематика млекопитающих*. М.: Высш. шк., 1973.

¹⁹ Семенов Ю. И. Предпосылки становления человеческого общества.— В кн.: *История первобытного общества. Проблемы антропосоциогенеза*. М.: Наука, 1983, с. 228—292.

²⁰ Eisenberg J. F., Muckenhirn N. A., Rudran R. *Op. cit.*

²¹ Зубов А. А. Указ. раб.

положения о групповом поведении и типе социальной организации протогоминид.

При переходе к протогоминидам сохранился, по-видимому, стадный тип социальной организации со многими самцами. Эту точку зрения разделяют многие исследователи²². В то же время предположение Н. А. Тих о сходном типе гаремной организации групп протогоминид и павианов гамадрилов представляется в настоящее время маловероятным²³. Гаремная организация значительно снижает независимость особей. В этих условиях манипуляционная и исследовательская активность хуже развиваются, в частности, у самца, все усилия которого направлены на ограничение передвижения самок. Как показали наши исследования, у особей в условиях гаремных групп поведение менее разнообразно и лабильно. В пределах одного филогенетического уровня виды с такой групповой организацией оказываются, как правило, менее развитыми даже по сравнению с близкородственными формами (павиан гамадрил и павиан ану-бис) (рис. 1—3). На ранних этапах эволюции протогоминид следует исключить также и возможность жизни малыми семьями (как у гиббонов) или чрезмерно дисперсными сообществами (орангутаны). Такой тип социальной организации приводит к одностороннему развитию группового поведения, рассогласованию скорости эволюции, дружелюбных и агрессивных форм поведения (рис. 1—3). В условиях гаремного, семейного и одиночного образа жизни не получает должного развития кооперация, затруднены распространение и передача полезных традиций, невозможно развитие такой первостепенной сферы деятельности, как коллективная охота.

Ранние представители австралопитековых (*Australopithecus afarensis*) в экологическом отношении скорее всего были древесно-наземными формами. Они существовали не в открытой саванне, как думали ранее, а скорее всего в смешанных условиях обитания, близких к условиям жизни некоторых популяций современных шимпанзе и горилл. *A. afarensis* обитали, вероятно, мультисамцовыми стадами достаточно открытого типа²⁴. Переход австралопитеков к преимущественно наземному образу жизни не сопровождался, по-видимому, значительным повышением жесткости групповой организации. В этих условиях группы могли стать лишь более многочисленными и компактными.

Наши и литературные данные показывают, что жесткая социальная организация приводит к возрастанию зависимости отдельных особей от группы, ослаблению их автономных свойств, что негативно отражается прежде всего на развитии манипуляционной и исследовательской активности. Как справедливо указывает Л. А. Файнберг²⁵, система доминирования у протогоминид должна была сочетаться с высокой пластичностью индивидуального поведения; согласованность действий особей в группе и ориентация на вожака осуществлялись у них не посредством агрессии и угроз со стороны лидеров. Сплочение группы достигалось, вероятно, на основе добровольного объединения особей и их возрастающего стремления к общению друг с другом (рис. 4). Доминирование в группах австралопитеков происходило не с позиций силы. Вожак, по-видимому, становилась наиболее сообразительная особь, способная поддерживать дружелюбные отношения с другими членами стада и получающая поддержку не только со стороны родственников, но и неродственных особей. В процессе эволюции популяции австралопитеков оказывались в разных условиях и структура их стад могла несколько варьировать. Дальнейшее развитие в сторону австралопитековых сопровождалось не только морфологической специализацией, но также изменениями поведения и груп-

²² Алексеева Л. В. Стадная жизнь приматов и проблема возникновения первобытного общества.— В кн.: Биологические предпосылки гоминизации. М.: Наука, 1976, с. 43—54; Бунак В. В. Род Номо, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980; Файнберг Л. А. У истоков социогенеза. М.: Наука, 1980.

²³ Тих Н. А. Предыстория общества. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970.

²⁴ McGrew W., Baldwin P. J., Tulin C. E. Chimpanzees in a Hot Dry and Open Habitat Mt Assirik, Senegal, West Africa.— J. Human Evolution, 1981, vol. 10, p. 227—244.

²⁵ Файнберг Л. А. Указ. раб.

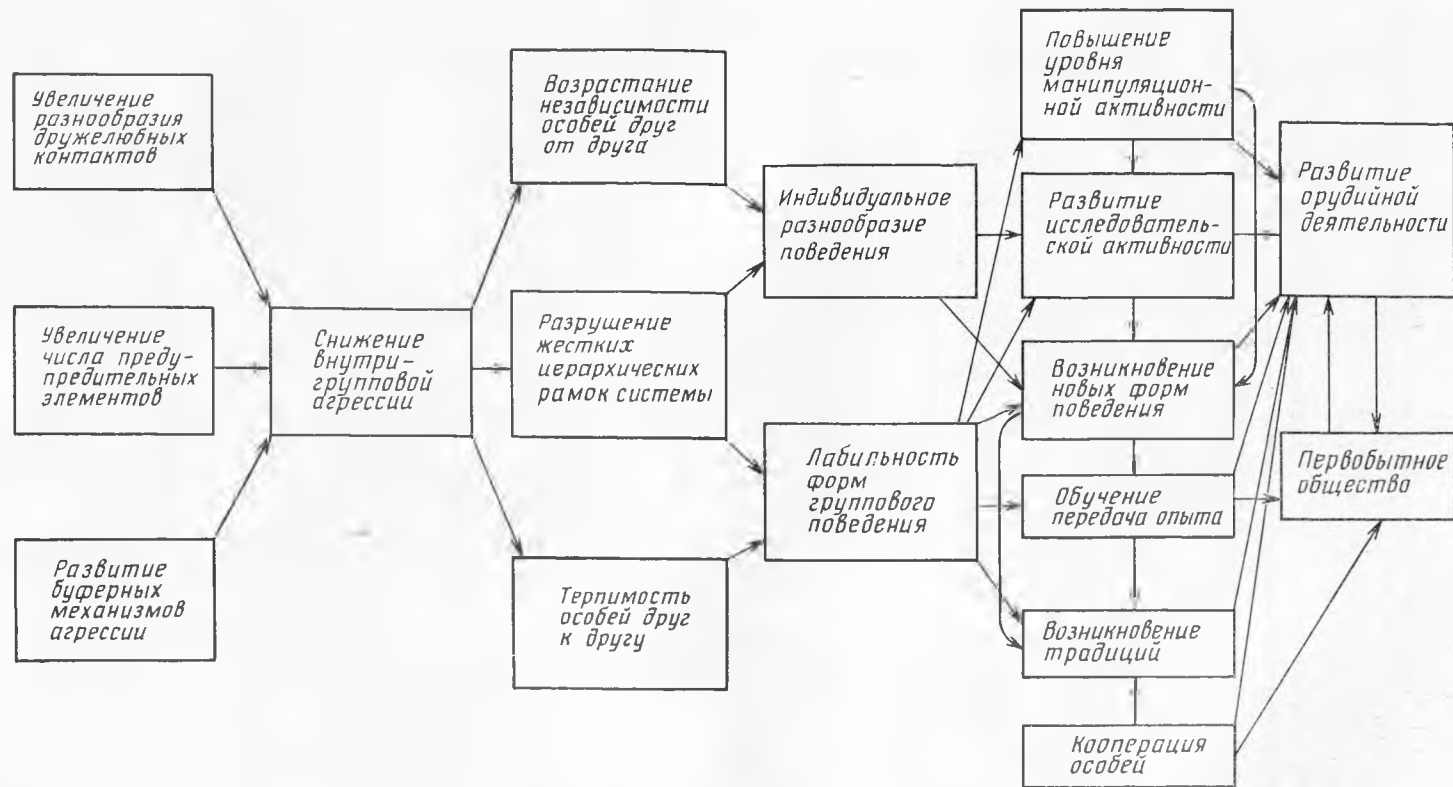


Рис. 4. Гипотетическая схема взаимосвязи этологических факторов развития орудийной деятельности и первобытного общества

Основные показатели группового поведения

Показатель группового поведения	Тулая	Лемур бурий	Паукооб- разная обезьяна	Мартышка зеленая	Макак бурий	Макак яванский
Частота АП	22,82	6,95	16,39	34,18	21,57	15,64
Частота АКф	2,91	0,86	2,84	4,66	1,79	2,54
Частота АК	0,11	0,32	0	1,70	0,60	1,00
Ч-та АП ольфакторных	14,84	0	0	0	0	0
Ч-та АК с предметом	0	0	0	0	0	0
Число АП	17	7	16	11	17	13
Число АКф	7	5	4	4	7	6
Число АК	2	3	3	3	5	5
Число поз и движ. А эл-тов	8	4	5	7	8	6
Число эл-тов А с рукой	0	1	1	0	3	2
Число эл-тов А с хвостом	1	1	0	1	0	1
Число мимич. А-эл-тов	12	6	13	7	19	10
Число ольф. А-эл-тов	3	0	0	0	0	0
F	0	0	1	0	1	0
И _А	0,06	0,16	0	0,05	0,21	0,14
Число А эл-тов с исп. пред- мета	0	0	1	0	1	1
Ч-та ДС	1,25	10,27	15,44	1,25	9,30	10,17
Ч-та ДЛ	4,50	6,74	6,41	9,44	0,60	1,69
Ч-та ДК	0,40	6,31	7,25	11,37	9,77	9,09
Ч-та м. а.	0	0	0,23	0	3,58	1,93
Ч-та н-н	0,91	1,93	0,53	0	0,48	0,23
Ч-та н-а	4,10	0,53	0,32	0	0,12	1,62
Ч-та игры	0	0	0	0	0	0
Ч-та ДК с предметом	0	0	0	0	0	0
Длит. м. а.	0	0	0	0	4,18	2,00
Длит. игры	0	0	0	0	0	0
Длит. ДК с предметом	0	0	0	0	0	0
Число ДС	3	5	7	5	8	6
Число ДЛ	4	3	3	3	3	2
Число ДК	7	13	15	11	17	13
Число позн. друж.	6	8	7	6	7	6
Число друж. с исп. руки	1	3	4	4	9	6
Число друж. с исп. хвоста	0	2	4	0	0	0
Число друж. мимич. эл-тов	5	4	8	5	7	6

* Условные обозначения к табл. 1-3; АП — агрессивные предупредительные элементы; АКф — агрессив элементов агрессивного поведения с использованием хвоста; F — число повреждений в группе; И_А индекс дружелюбных дистантных локомоторных элементов; Ч-та н.-а. — частота назо-анальных обнюхиваний; Длит. и движений; Число эл-тов А с рукой — число элементов агрессивного поведения с использованием руки; А эл-тов — число элементов агрессивного поведения — ольфакторных; Число А эл-тов с исп. предм. — контактных элементов; Ч-та м. а. — частота манипуляционной активности; Ч-та н.-н. — частота назо-назаль

Таблица 1

у изученных видов обезьян *

Макак резус	Макак лапундер	Макак японский	Павиан гамадрил	Павиан анубис	Гиббон	Шимпанзе	Горилла	Орангу- тан
19,98	19,91	18,95	36,20	32,16	7,23	16,26	26,58	10,20
5,04	4,55	6,98	2,60	6,59	1,40	3,58	7,11	2,80
1,33	0,30	0,74	1,50	0,74	1,54	0,20	0,99	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0,20	0,59	0
17	19	16	14	15	17	24	23	12
6	7	6	10	8	4	8	10	4
5	3	3	5	5	6	1	5	3
6	5	6	8	6	3	11	9	2
3	1	1	1	2	4	4	5	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0
12	15	13	12	14	12	19	14	12
0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	1	2	0	1	0	0
0,10	0,22	0,38	0,15	0,18	0,33	0	0,20	0
1	1	1	1	1	0	2	6	2
11,14	10,42	10,77	13,10	7,01	5,26	6,46	17,19	0,80
0,97	0,50	1,27	9,30	9,09	0,28	0,93	3,46	4,30
7,34	4,00	1,78	10,60	12,84	1,19	3,04	4,05	14,60
2,30	0,81	2,23	0	0	0,20	3,66	3,95	6,00
0,18	0,75	0,07	0	0	0,28	0,78	0	0
0,44	0,75	0,07	0	0	0	0,31	0	0
0	0	0	0	0	1,12	0,16	2,57	4,28
0	0	0	0	0	0	0	0,04	0,49
5,40	0,58	2,89	0	0	0,16	4,44	6,32	10,52
0	10,52	0	0	0	0	8,41	0,17	7,70
0	0	0	0	0	0	0	0,04	0,20
6	9	6	6	7	6	17	14	17
3	3	2	3	2	6	5	2	3
15	13	11	8	10	18	22	20	29
7	8	7	8	7	10	9	5	6
7	5	6	7	5	9	12	12	18
0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	5	6	1	2	5	19	15	20

ные конфликтные элементы; АК — агрессивные контактные элементы; Число эл-тов А с хвостом — число агрессивности; Ч-та ДДС — частота дружелюбных дистантных стационарных элементов; Ч-та ДДЛ — частота м. а. — длительность манипуляционной активности; Число поз и движ. А эл-тов — число агрессивных поз; Число мимик. А эл-тов — число элементов агрессивного поведения с использованием мимики; Число ольф. число элементов агрессивного поведения с использованием предмета; Частота ДК — частота дружелюбных обнюхиваний; Ч-та игры взр. особей — частоты игры взрослых особей; Д — дружелюбных.

повой организации. В ряде популяций австралопитеков могли наметиться тенденции к специализации поведения, выражавшейся в основном в рассогласовании скорости развития интеграционных и автономных свойств и нарушении оптимального сочетания форм группового поведения. Специализация *A. robustus* могла идти по линии снижения лабильности группового поведения, уменьшения разнообразия буферных механизмов гашения агрессии, нарастания ограничений во взаимоотношениях между особями, т. е. в сторону возрастания жесткости иерархической организации. В ряде популяций рассогласование гармоничного развития форм группового поведения могло приводить к возрастанию уровня внутригрупповой агрессии. Такие популяции не могли конкурировать ни с формами, обладающими лабильной, гибкой социальной организацией и низким уровнем внутригруппового агрессивного поведения, ни с формами, имеющими жесткую групповую иерархическую организацию²⁶, и были обречены на быстрое вымирание. В литературе существует мнение о повышенной агрессивности среди австралопитеков²⁷ и на более поздних стадиях развития — у синантропов, явантропов и т. д., выразившейся в форме каннибализма²⁸. Тем не менее многие из приведенных доказательств этого явления спорны²⁹. Кроме того, трудно по ископаемым скелетам отличить проявления каннибализма — намеренного убийства для добычи мяса — от поедания тел умерших своей смертью³⁰. Косвенным подтверждением неправоты гипотезы о повышенной агрессивности протогоминид и древнейших гоминид служит то соображение, что каннибализм не только вряд ли позволил бы нашим предкам прогрессивно развиваться, но и составлял реальную угрозу для их существования в целом³¹.

В настоящее время многие исследователи считают *A. afarensis* предковым видом для линии *Homo*³². У прогрессивных грацильных австралопитеков генеральные тенденции развития группового поведения приматов, по-видимому, получили дальнейшее развитие (рис. 4)³³. Происходило снижение частоты внутригрупповой агрессии, в частности ее контактных форм, совершенствовались механизмы торможения агрессии, возрастала лабильность групповых отношений (интеграция, основанная на добровольном объединении особей и их стремлении к общению друг с другом; качественно развивалось дружелюбное поведение). Шел интенсивный групповой отбор на общее снижение внутригрупповой агрессии и подавление антисоциальных качеств³⁴. Возрастающая вариабельность индивидуального поведения повышала вероятность появления новых форм поведения, способствовала дальнейшему развитию манипуляционной и исследовательской активности. В условиях относительно стабильных групп происходило закрепление полезных навыков и форм поведения в виде традиций. Мультисамцовые группы протогоминид были

²⁶ Рогинский П. П. Основные антропологические вопросы в проблеме происхождения современного человека. — Тр. Ин-та этнографии АН СССР, т. XVI. М.-Л., 1951, с. 123—205.

²⁷ Dart R. The Makapansgat Protohuman Australopithecus Prometheus. Amer. J. Phys. Anthropol., 1948, vol. 6, № 3, p. 259—283; Ardrey R. The Territorial Imperative. N. Y.: Atheneum, 1966.

²⁸ Coon C. S. The Origin of Races. N. Y.: Knopf, 1962. 238 p.; Montague A. The Nature of Human Aggression. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1976.

²⁹ Roper M. K. A Survey of the Evidence for Interhuman Killing in the pleistocene. — Current Anthropol., 1969, vol. 10, № 4, p. 427—460; Хрисанфова Е. Н. Эволюционная морфология скелета человека. М.: Изд-во МГУ, 1978.

³⁰ Бунак В. В. Указ. раб.

³¹ Бунак В. В. Указ. раб.

³² Hunt K. D., Vitzthum V. J. A Dental Metric Assessment of the Phylogenetic Position of Australopithecus Africanus. — Amer. J. Phys. Anthropol., 1984, vol. 63, № 2, p. 172; Falk D., Conroy G. Phylogenetic Implications of the Cranial Venous System in Australopithecus Afarensis. — Amer. J. Phys. Anthropol., 1984, vol. 63, № 2, p. 153; Varock Lucia Allen, Vitzthum Virginia J. Was Australopithecus Africanus Ancestral to the Genus Homo. — Amer. J. Phys. Anthropol., 1984, vol. 63, № 2, p. 237.

³³ Схема была впервые разработана автором совместно с М. А. Дерягиной. В данной статье приводится измененный вариант.

³⁴ Рогинский Я. Я. Выступление на совещании по проблеме происхождения *Homo sapiens*. — Кр. сообщ. Ин-та этнографии АН СССР, вып. IX, 1950.

Таблица 2

Значения несходства между изученными видами

Вид	Тупайя	Лемур бурый	Мар- тышка зеленая	Макак бурый	Макак яванский	Макак резус	Макак лапундер	Макак японский	Павиан гамадрил	Павиан анубис	Паукооб- разная обезьяна	Гиббон	Шимпанзе	Горилла	Орангутан
Тупайя	0	30,4	29,7	45,4	38,9	47,5	29,5	47,0	33,9	35,4	31,4	53,5	68,3	98,5	91,4
Лемур бурый		0	36,4	50,6	28,8	44,9	29,9	40,0	36,9	40,1	28,8	44,3	65,9	94,2	86,9
Мартышка зеленая			0	59,3	39,2	49,9	39,3	38,3	27,5	37,4	37,1	61,8	71,8	98,9	90,6
Макак бурый				0	27,1	24,2	35,8	34,1	46,8	42,6	42,4	47,4	33,5	58,7	83,5
» яванский					0	24,9	23,9	36,4	35,6	30,2	31,6	41,9	44,3	66,2	71,9
» резус						0	33,9	43,1	40,9	39,8	42,0	45,9	36,4	69,6	73,9
» лапундер							0	25,4	28,1	25,7	27,7	43,7	52,8	79,7	80,8
» японский								0	41,3	42,5	47,0	45,2	59,7	94,2	79,6
Павиан гамадрил									0	16,5	32,1	56,7	64,6	85,7	90,9
» анубис										0	32,2	77,7	58,2	82,2	90,3
Паукообразная обезьяна											0	54,5	55,2	82,5	79,8
Гиббон												0	63,1	66,8	89,4
Шимпанзе													0	52,9	63,9
Горилла														0	62,4
Орангутан															0

Таблица 3

Отклонение полученных видов показателей от средних значений

Показатель группового поведения	Сред- ние значе- ния	Тупайя	Лемур бурий	Паукооб- разная обезьяна	Мар- тышка зеленая	Макак бурий	Макак резус	Макак лапундер	Макак японский	Макак яван- ский	Павиан гамад- рил	Павиан анубис	Гиббон	Шимпанзе	Горил- ла	Оран- гутан
Ч-та АК пр.	0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	-0,49	1,51	5,41	-0,49
Число АП	16	1	-9	0	-5	1	1	3	0	-3	-1	1	1	8	7	-4
Число АКф	6	1	-1	-2	-2	1	0	1	0	0	4	2	-2	2	4	-2
Число АК	4	-2	-1	-1	-1	2	1	-1	-1	1	1	1	3	-3	1	-1
Число позн. А	6	2	-2	-1	1	2	0	-1	0	0	2	0	-3	5	3	-4
Число эл-тов с рукой	2	-2	-1	-1	-2	1	1	-1	-1	0	-1	0	2	2	3	-1
Число эл-тов мим.	12	0	-6	1	-5	1	0	3	1	-2	0	3	0	7	2	0
Число эл-тов с исп. предм.	1	-1	-1	0	-1	0	0	0	0	0	0	0	-1	1	5	1
Ч-та ДК с предм.	3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	1	46
Длит. м. а.	2	-2	-2	-2	-2	2,18	3,40	-1,42	0,89	0	-2	-2	-1,84	2,44	4,32	8,52
Длит. игры взр. особей	2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	6,41	-1,83	5,70	11,09
Длит. ДК предм.	2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	2	16
Число ДС	8	-5	-3	-1	-3	0	-2	1	-1	-2	-1	-1	-2	9	6	9
Число ДЛ	3	1	0	0	0	0	0	0	-1	-1	0	-1	3	2	-1	0
Число ДК	14	-7	-1	1	-3	3	1	-1	-3	-1	-6	-4	4	8	6	15
Ч-та эл-тов Д с исп. руки	7	-6	-4	-3	-3	2	0	-1	0	-1	-2	-2	2	5	2	11
Ч-та эл-тов Д с исп. мимики	7	-2	-3	1	-2	0	2	-1	-5	-1	-4	-2	-2	12	8	13
Ч-та м. а.	2	-2	2	1	2	2	1	1	1	0	2	2	1	2	2	4

относительно постоянны и одновременно достаточно открыты для прихода и ухода особей. Это давало возможность успешно переносить полезный опыт в другие группы и способствовало его распространению в популяциях. В условиях низкой частоты агрессивного поведения в группе успешнее происходил процесс передачи опыта последующим поколениям, развивались разнообразные формы кооперации. В процессе эволюции протогоминид к древнейшим гоминидам должны были отчетливо проявиться тенденции к синтезу двух явлений — группового поведения и манипуляционной активности, достижению их оптимального сочетания (рис. 4). Отчетливые предпосылки к этому явлению наметились, как видно из исследований группового поведения и манипуляционной активности, уже у антропоидов. В процессе коллективного труда происходил отбор на снижение агрессии между членами группы, а манипуляционная активность стала механизмом устранения и торможения агрессии на групповом уровне. В процессе синтеза группового поведения и манипуляционной активности, по словам Я. Я. Рогинского, «изменилось и качественное содержание обоих явлений»: манипулирование стало трудовым движением, а стадо — обществом на начальном этапе их становления³⁵.

³⁵ Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология. М.: Высш. шк., 1978, с. 318.