

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АНТРОПОЛОГИЯ / BIOLOGICAL ANTHROPOLOGY

Научная статья / Research Article

<https://doi.org/10.55959/MSU2074-8132-26-3-07>

УДК/UDC 572.08

Динамика социальных сетей в группе неродственных макак резусов подросткового возраста: от момента объединения до начала репродуктивного периода

М.Н. Никитина ✉, И.Ю. Голубева

Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

✉ nikitinamn@infran.ru

Резюме

Введение. Формирование устойчивой иерархической структуры в группах приматов ведет к снижению проблемной социальной агрессии. Сетевой анализ взаимоотношений в динамике позволяет глубже понять механизмы становления и поддержания иерархии доминирования-подчинения в сообществах. Цель – проследить динамику аффилиативных и агонистических сетей в группе неродственных макак резусов (*Macaca mulatta*) от момента объединения и до достижения репродуктивного возраста.

Материалы и методы. Проводили лонгитюдные наблюдения за сообществом из 9 неродственных макак с использованием метода сканирования группы и фокальных наблюдений за каждой парой взаимодействующих особей с построением агонистических и аффилиативных сетевых матриц по трем срезам: после объединения макак в возрасте 14–18 месяцев, спустя полгода и спустя полтора года совместного пребывания. Оценивали основные сетевые показатели и выявляли достоверные изменения в социальном поведении по мере взросления особей.

Результаты и обсуждение. Аффилиативные сети выявили временную динамику во взаимоотношениях старших и младших особей, при этом во втором срезе наблюдалось значимое увеличение, а в третьем – значимое снижение дружелюбных контактов между ними. Агонистические сети четко отражали иерархию доминирования-подчинения, направленную от старших к младшим в пределах одного пола во всех трех временных срезах, однако во втором периоде наблюдалось значимое увеличение межполовой агрессии от двух самых младших самок к самцам, близким по возрасту, а в третьем периоде выявилась средне-ранговая пара самка-самец с достоверным увеличением двусторонней агрессии между ними.

Заключение. Динамика взаимоотношений подростков выявила нестабильность между полами на уровне низко- и средне-ранговых особей младшего возраста, повлекшую вспышки коллективной агрессии и травмы младших самок. Результаты позволяют оценить влияние иерархии доминирования-подчинения в сообществе неродственных обезьян на здоровье, выживаемость и репродуктивный успех и представляют интерес для понимания основ человеческой социальности.

Ключевые слова: макаки резусы; социальные сети; аффилиативное поведение; агонистическое поведение; иерархические отношения

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам антропоидника за помощь в проведении ежедневных наблюдений за макаками.

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 25-28-02525).

Для цитирования: Никитина М.Н., Голубева И.Ю. Динамика социальных сетей в группе неродственных макак резусов подросткового возраста: от момента объединения до начала репродуктивного периода // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2026. № 3. С. 99–110. <https://doi.org/10.55959/MSU2074-8132-26-3-07>

Social network dynamics in a group of unrelated adolescent rhesus macaques: from the moment of association to the onset of reproductive period

Maria N. Nikitina ✉, Inna U. Golubeva

Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

✉ nikitinamn@infran.ru

Abstract

Introduction. The formation of a stable hierarchical structure in primate groups leads to a decrease in problematic social aggression. Network analysis of dynamic relationships allows for a deeper understanding of the mechanisms of formation and maintenance of dominance-subordination hierarchies in communities. The aim is to trace the dynamics of affiliation and agonistic networks in a group of unrelated rhesus macaques (*Macaca mulatta*) from the moment of unification until reaching reproductive age.

Materials and methods. Longitudinal observations of a community of 9 unrelated macaques were performed using the group scanning method and focal observations of each pair of interacting individuals with the construction of agonistic and affiliation network matrices in three sections: after the unification of macaques at the age of 14–18 months, after six months and after a year and a half of cohabitation. The main network indicators were evaluated and significant changes in social behavior were revealed as individuals grew up.

Results and discussion. Affiliation networks revealed temporal dynamics in the relationship between older and younger individuals, with a significant increase in the second slice and a significant decrease in friendly contacts between them in the third slice. Agonistic networks clearly reflected the hierarchy of dominance and subordination directed from the elders to the younger within the same sex in all three time slices, however, in the second period there was a significant increase in intersex aggression from the two youngest females to males close in age, and in the third period a medium-ranking female-male pair with a significant increase in bilateral aggression between them was revealed.

Conclusion. The dynamics of adolescent relationships revealed instability between the sexes at the level of low- and medium-ranked young individuals, which led to outbreaks of collective aggression and trauma in younger females. The results allow us to assess the impact of the dominance-subordination hierarchy in a community of unrelated monkeys on the health, survival and reproductive success and are of interest for understanding the foundations of human sociality.

Keywords: rhesus monkeys; social networks; affiliative behavior; agonistic behavior; hierarchical relationships

Acknowledgements. The authors would like to thank the staff of laboratory for their help in conducting daily observations of macaques.

Funding. The research was carried out at the expense of a grant from the Russian Science Foundation (project № 25-28-02525).

For citation: Nikitina M.N., Golubeva I.U. Social network dynamics in a group of unrelated adolescent rhesus macaques: from the moment of association to the onset of reproductive period. *Lomonosov Journal of Anthropology*. 2026 (3), pp. 99–110. <https://doi.org/10.55959/MSU2074-8132-26-3-07>

Введение

Концепция доминирования играет важную роль в поведении животных, социальной психологии, психологии развития и антропологии (Zeng et al., 2022). Несмотря на то, что социальное доминирование в группах обезьян разных видов интенсивно изучается, начиная с прошлого столетия, вопрос о том, какими критериями оно достоверно определяется, остается открытым до сих пор. В статье (Drews, 1993) приведено тринадцать определений понятия «доминирование», в основе которых лежат разные критерии, такие как индивидуальные особенности особей, результаты их агрессивности, устойчивые исходы агонистических взаимодействий и частота побед, положение в иерархии и другие. Согласно наиболее общепринятой концепции, доминирование – это агонистические взаимодействия между индивидами, которые имеют устойчивое окончание в виде уступки одной из особей и победы другой (Zeng et al., 2022; Strauss, Shizuka, 2022). Считается, что в группах с большой численностью особей иерархия проявляется как на макроуровне (на уровне всей группы), так и на микроуровне, в подгруппах (Жуков, 2018), при этом принято разделять понятия иерархического ранга в группе и доминирования внутри одной диады (Hinde, 1978; Strauss, Shizuka, 2022). Считается, что именно агрессивные взаимодействия могут поддерживать иерархию всей группы, при этом интенсивное агрессивное поведение может вызвать социальную нестабильность и увеличивает риск серьезных физических травм, ведущих к распаду группы (Wooddell et al., 2017). В то же время, менее интенсивная агрессия, напротив, может служить для регулирования социальных отношений (McCowan et al., 2008; Beisner et al., 2015). Характерно, что животное, занимающее самое высокое положение в иерархии, зачастую не является самым агрессивным, но может эффективно конкурировать, минимизируя издержки от конфликтов (Meller, 1980; Rodriguez-Santiago et al., 2020). При этом для формирования стабильных отношений в сообществах обезьян недостаточно только агонистического поведения – аффилиативные взаимодействия необходимы для установления коалиций, снижения агрессии и стресса (Silk, 2007; Dunbar, 2024).

Макаки резусы являются подходящей моделью для изучения развития социальных

иерархий, благодаря их генетическому и физиологическому сходству с людьми и наличием в их сообществах деспотических линейных иерархий, основанных на сильной непотистской поддержке (Thierry, 2007; Wooddell et al., 2017; Rothwell et al., 2023). Предметом дискуссий является вопрос о том, исходит ли доминирование у макак из ситуации в группе, зависит от воспитания или наследственности. В работах (Wooddell et al., 2016) показано, что в группах макак с жесткой иерархией потомство наследовало ранги своих матерей, при этом линейная иерархия стала очевидна уже в младенчестве. При формировании новых сообществ макак резусов картина распределения иерархических статусов в группе наблюдалась в течение первого часа после объединения особей и сохранялась в течении нескольких месяцев (Bernstein, Mason, 1963), а длительность пребывания в группе коррелировала с более высоким рангом (Bernstein, Gordon, 1980; Snyder-Mackler et al., 2016). В то же время, возраст, пол и вес влияют на поведение особей и на возможность доминирования (Bernstein, Sharpe, 1966; Pavez Fox et al., 2025), при этом ранг в иерархической лестнице также зависит от среды, в которой они находятся и не является постоянной характеристикой одной конкретной особи (Bernstein, Gordon, 1980; Wooddell et al., 2017). Одним из перспективных подходов для улучшения управления популяциями макак резусов в больших матрилинейных социальных группах является сетевой анализ социальных взаимоотношений макак (Farine, Whitehead, 2015; McCowan et al., 2018). В то же время, мало данных о становлении и поддержании иерархии доминирования-подчинения в небольших группах неродственных макак резусов, без влияния матрилиний. Цель данного исследования – проследить динамику аффилиативных и агонистических сетей в сообществе неродственных макак резусов, объединенных в раннем возрасте в новую группу, с момента объединения и до достижения репродуктивного возраста.

Материалы и методы

Проведено двухлетнее исследование динамики социального поведения девяти макак резусов (*Macaca mulatta*) в условиях лабораторного содержания в Институте физиологии им. И.П. Павлова РАН. Содержание макак соответ-

ствовало протоколу обращения с лабораторными животными ИФ РАН (Протокол № 02/03 от 03.02.2025), основанного на Директиве 86/609/ЕЕС Европейского сообщества по защите животных, использующихся в экспериментах и других научных целях (European Union Directive 86/609/EEC on the Protection of Animals Used for Experimental and Other Scientific Purposes).

Обезьяны были привезены из питомника Курчатовского комплекса медицинской приматологии НИЦ «Курчатовский институт» в возрасте 14–18 месяцев и объединены в новую группу. Макаки не имели родственных связей, до момента объединения жили в разных семейных группах и ранее не взаимодействовали друг с другом.

В зависимости от возраста, обезьянам были присвоены индивидуальные номера № 1–№ 9, где № 1 – самая старшая особь. Учитывая возрастную разброс в изучаемой группе, особей условно разделили на две подгруппы: старшую (два самца и две самки, 16–18 месяцев, средний возраст $16,9 \pm 0,8$ месяцев) и младшую (два самца и три самки, 14–15 месяцев, средний возраст $14,7 \pm 0,4$ месяцев).

Обе подгруппы проживали совместно в вольерах, состоящих из двух внутренних отсеков общим размером 380 см × 310 см × 550 см, а также уличного вольера размером 600 см × 360 см × 370 см. В помещении поддерживали световой суточный режим 12 ч. – день / 12 ч. – ночь, температуру воздуха $+20-23^{\circ}\text{C}$ и относительную влажность 60–70%. Вольеры были оборудованы различными пространственными элементами (перекладки, полки, канаты, дерево, гамаки, лестницы, качели), а также макакам предоставляли различные элементы обогащения (игрушки, ветки, коробки и прочее).

Было проведено 3 периода наблюдений: 1) период адаптации к новым условиям (1 срез); 2) полгода пребывания в группе (2 срез); 3) первый репродуктивный сезон (3 срез). Сбор данных проводился в течение 15 дней в каждом периоде наблюдений (суммарно 45 дней).

Наблюдения за сообществом макаков проводили с использованием метода сканирования всей группы в течении 30 минут, а также фокальных 10-ти минутных наблюдений за каждой парой взаимодействующих особей. Регистрировали все проявления affiliative поведения (груминг, касания друг друга, совместная исследовательская деятельность, игры, «подставления», объятия, утешения друг друга и

прочее) и agonistic поведения (укусы, драки, погоня, выхватывание объектов из рук, угрожающие позы и лица, выпады, толкания, хватание друг друга и т.п.). Рассчитывали следующие показатели:

– плотность социальных контактов в группе для каждого временного среза по формулам $D = 2L / (N(N-1))$ и $D_{dir} = L / (N(N-1))$, где D – плотность неориентированных affiliative контактов, D_{dir} – плотность ориентированных agonistic контактов, L – общее число зафиксированных affiliative или agonistic связей между особями, а N – число особей;

– силу affiliative и agonistic связей – сумму всех контактов одной особи в среднем за каждый из периодов наблюдений с оценкой однородности группы по каждому периоду с помощью one-way ANOVA и Tukey-Kramer Multiple Comparisons Test для post-hoc анализа;

– количество социальных партнеров для каждой особи (отдельно для affiliative и agonistic контактов).

Строили взвешенные agonistic (направленные) и affiliative (ненаправленные) сетевые матрицы по трем временным срезам, при этом учитывались медианные значения реакций по временному срезу, которые проходили порог «больше или равно единице», а также сравнительные матрицы значимо выраженных различий в диадах (2-й срез vs 1-й срез; 3-й срез vs 2-й срез). Для статистической оценки изменений поведенческих реакций каждой пары (36 и 72 диады для ненаправленных affiliative и направленных agonistic связей соответственно) в разные периоды наблюдений применяли Friedman ANOVA (для связанных выборок с ненормальным распределением), для post-hoc анализа Dunn's Multiple Comparisons Test.

Использованы программы StatSoft STATISTICA 12.0 и Graph Pad Instat.

Результаты

Сравнительный анализ проявлений affiliative поведения в трех периодах наблюдений выявил следующие особенности.

1. Плотность affiliative связей в 1-м срезе составляла $D = 0,36$ ($N = 9$) и значительно возрастала во 2-м срезе $D = 0,83$ ($N = 9$). Вследствие гибели младшей самки (№ 9) в 3-м срезе количество особей уменьшилось, что повлияло на показатель плотности последнего периода $D = 0,61$ ($N = 8$).

2. Индивидуальные показатели (сила и количество аффилиативных контактов) для каждой особи показаны на рисунке 1. Необходимо отметить, что данные о силе всех контактов каждой особи в наблюдаемых периодах имели нормальное распределение. В 1-м срезе сила связей в группе имела достоверные отличия $F(8, 143) = 6,646$, $p < 0,001$, one-way ANOVA, при этом проявление дружелюбия у двух старших особей (самец №1 и самка №2) с разной степенью значимости превышало показатели остальных макак (Tukey-Kramer Multiple Comparisons Test). Во 2-м срезе сила связей возросла у всех особей и при этом различий между макаками не наблюдалось $F(8, 143) = 2,134$, $p = 0,04$, one-way ANOVA. В последнем срезе вновь появились выраженные различия $F(7, 127) = 27,471$, $p < 0,001$, one-way ANOVA, которые с разной степенью значимости проявлялись у большинства особей (рис. 1А). Характерно, что показатели двух особей (самки №3 и самца №4) остались на высоком уровне, а у остальных снизились до уровня начального периода, и ниже (у самки №7). Также можно отметить тенденцию в том, что уровень данного показателя у младших особей (№5

– №8) был ниже, чем у старших (№1 – №4). Количество социальных партнеров увеличилось у всех макак во 2-м срезе и снизилось в 3-м (за исключением самцов №1 и №5). Наибольшее количество партнеров в 1-м срезе имели самец №4 и самка №7, во 2-м – самка №2, в 3-м – самцы №1 и №5 (рис. 1Б).

3. Социальные сети трех временных срезов, построенные на основе аффилиативных связей с учетом частоты взаимодействий между особями (рис. 2А) показали тенденцию к наличию трех дружественных коалиций в 1-м срезе: старшие особи (две самки и два самца, №1–№4); младшие самцы (№5 и №6) и младшие самки (№7–№9). Во 2-м срезе наблюдалось усиление связанности всей группы, а в 3-м срезе вновь отмечалась тенденция к возникновению двух коалиций – старших и младших особей. Необходимо отметить, что данные о парных взаимодействиях особей в наблюдаемых периодах имели ненормальное распределение, поэтому для сравнительного анализа проявлений аффилиативных связей каждой диады за три периода наблюдений использовали Friedman ANOVA.

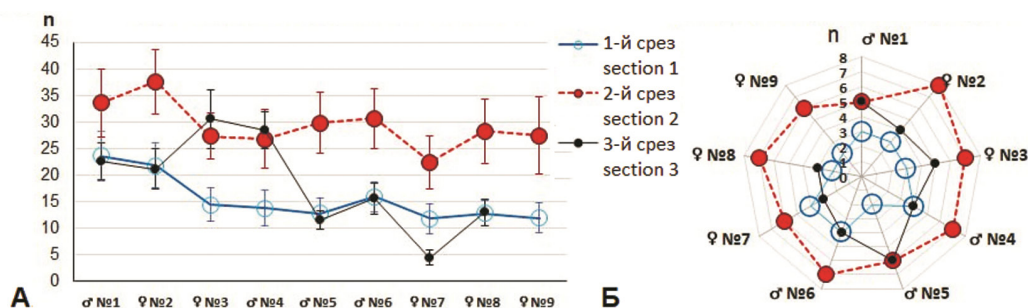


Рисунок 1. Индивидуальные сетевые показатели аффилиативного поведения особей в трех временных срезах (1-й срез – период адаптации, 2-й срез – спустя полгода пребывания в группе, 3-й срез – наступление репродуктивного периода).

А – Сила аффилиативных связей (n) – сумма всех контактов одной особи за каждый из периодов наблюдений. По оси X – № особи (№ 1 – № 9), по оси Y – количество реакций (n). Данные представлены как $M \pm CI$.

Б – Количество социальных партнеров (n) для каждой особи в группе. Обозначения: сплошные голубые линии – 1-й срез; пунктирные красные линии – 2-й срез, сплошные черные линии – 3-й срез.

Figure 1. Individual network indicators of affiliative behavior of individuals in three-time sections (section 1 – adaptation period, section 2 – after six months of stay in the group, section 3 – the onset of the reproductive period).

A – Strength of affiliative connections (n) – the sum of all contacts of one individual for each of the observation periods. X -axis – individual number (No. 1 – No. 9), Y -axis – number of reactions (n). Data are presented as $M \pm CI$.

B – Number of social partners (n) for each individual in the group. Designations: solid blue lines – 1st section; dotted red lines – 2nd section, solid black lines – 3rd section.

Установлено, что спустя полгода после объединения у макак-резусов выявились достоверные изменения в аффилиативных связях в 10 из 36 анализируемых диадах (рис. 2Б, 2-й срез vs 1-й срез): в девяти диадах произошло учащение взаимодействия с разной вероятностью достоверности, а в одной диаде (самец № 1–самка № 3) уменьшение связи ($p < 0,01$, Dunn's Multiple Comparisons Test). Спустя полтора года в группе вновь произошли значимые изменения в 7 диадах (рис. 2Б, 3-й срез vs 2-й срез), из которых только у одной пары макак (самец № 6 и самка № 8) достоверно выросло

количество контактов ($p < 0,05$, Dunn's Multiple Comparisons Test), тогда как в остальных диадах контакты снизились с разной степенью достоверности. Значения критерия Фридмана (χ^2) варьировались от 7,1 до 29,6 (Friedman ANOVA).

Сравнительный анализ проявлений агонистического поведения в трех периодах наблюдений выявил следующие особенности.

1. Плотность агонистических связей в сообществе, в отличие от аффилиативных, менялась незначительно в трех периодах наблюдений: в 1-м срезе составляла $D = 0,26$ ($N = 9$), во 2-м срезе $D = 0,35$ ($N = 9$), а в 3-м срезе $D = 0,39$ ($N = 8$).

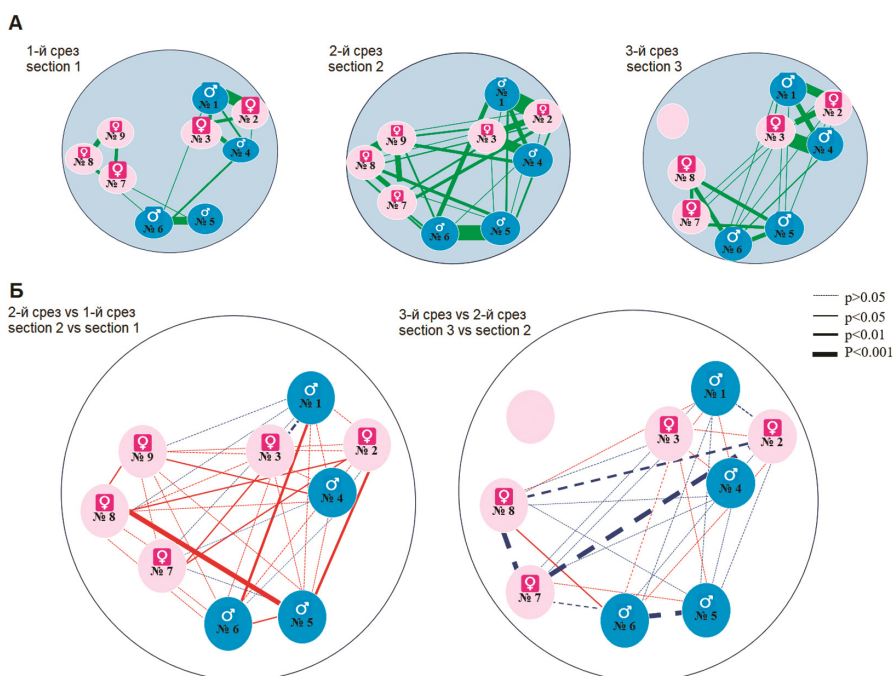


Рисунок 2. А – Взвешенные аффилиативные сети в трех временных срезах (1-й срез – период адаптации, 2-й срез – спустя полгода пребывания в группе, 3-й срез – наступление репродуктивного периода)

Обозначения: зеленые линии – частота взаимодействия между особями, толщина указывает на среднее количество реакций (Me).

Б – Достоверные изменения аффилиативных контактов в диадах макак резусов во 2-м срезе по сравнению со 1-м срезом и в 3-м срезе по сравнению со 2-м срезом

Обозначения: сплошные красные линии – достоверное увеличение частоты взаимодействий; синие линии с крупным штрихом – достоверные уменьшение частоты взаимодействий;

толщина линий – вероятность возникновения изменений ($p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$

соответственно, Friedman ANOVA и Dunn's Multiple Comparisons Test), мелко-пунктирные линии – недостоверные изменения.

Figure 2. А – Weighted affiliative networks in three time sections (section 1 – adaptation period, section 2 – after six months of stay in the group, section 3 – onset of the reproductive period)

Legend: green lines – frequency of interaction between individuals, thickness indicates the average number of reactions (Me).

Б – Significant changes in affiliative contacts in rhesus macaque dyads in section 2 compared to section 1 and in section 3 compared to section 2

Legend: solid red lines – significant increase in interaction frequency; blue lines with large dashes – significant decrease in interaction frequency; line thickness – probability of changes ($p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$, respectively, Friedman ANOVA and Dunn's Multiple Comparisons Test), small-dotted lines – insignificant changes.

2. Индивидуальные показатели агонистического поведения для каждой особи показаны на рисунке 3. Распределение показателей силы всех агонистических контактов каждой особи в наблюдаемых периодах носило нормальный характер, и в каждом срезе наблюдались выраженные достоверные отличия особей по данному показателю: $F(8, 143) = 12,212$, $p < 0,001$ в 1-м срезе, $F(8, 143) = 31,825$, $p < 0,001$ во 2-м срезе; $F(7, 127) = 46,089$, $p < 0,001$ в 3-м срезе. Старший самец во всех периодах отличался достоверно более высокими показателями в сравнении со всеми другими особями, за исключением самки № 2 в 1-м срезе и самки № 3 во 2-м и 3-м срезах. Характерно, что у самки № 2 наблюдалась тенденция к уменьшению агрессивности, а у самки № 3, напротив, увеличение агрессивности. Все особи младшей подгруппы имели стабильно низкие показатели проявления агонистического поведения во всех трех срезах, не имели достоверных отличий друг от друга и достоверно отличались от большинства старших особей. Сходная тенденция отмечалась и в количестве социальных партнеров: максимальное количество у самца № 1 и минимальное у младших особей во всех трех срезах.

3. Социальные сети трех временных срезов, построенные на основе направленных агонистических связей с учетом частоты взаимодействий между особями (рис. 4А) имели сходную картину во всех трех срезах: агрессия была направлена от старших особей к младшим, с единичными исключениями.

Данные о парных взаимодействиях особей в наблюдаемых периодах имели ненормальное распределение и для сравнительного анализа проявлений агонистических связей каждой диады за три периода наблюдений использовали Friedman ANOVA (рис. 4Б).

Во 2-м срезе, в сравнении с первым, достоверное возрастание агрессии было обнаружено в шести диадах из 72-х: у самца № 1 на самку № 2 ($p < 0,01$), самки № 3 на всех младших самок ($p < 0,05$), а также у двух младших самок на младших самцов ($p < 0,05$ и $p < 0,01$). В 3-м срезе, в сравнении со 2-м, достоверные изменения выявились в пяти диадах: усиление агрессии самца № 1 на самку № 3 ($p < 0,001$), самки № 3 на самца № 5 ($p < 0,05$), а также противодействие самца № 4 и самки № 7 ($p < 0,01$). Значения критерия Фридмана (χ^2) варьировались от 10,3 до 21,4 (Friedman ANOVA).

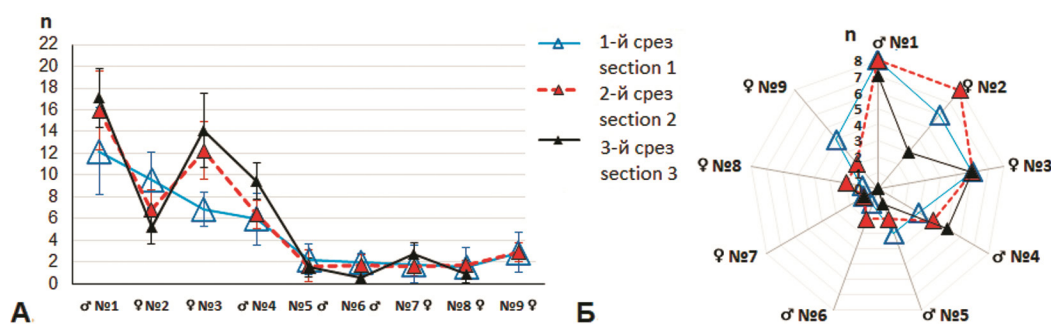


Рисунок 3. Индивидуальные сетевые показатели агонистического поведения особей в трех временных срезах (1-й срез – период адаптации, 2-й срез – спустя полгода пребывания в группе, 3-й срез – наступление репродуктивного периода).

А – Сила агонистических связей (n) – сумма всех агонистических контактов одной особи за каждый из периодов наблюдений.

Б – Количество социальных партнеров (n) для каждой особи в группе

Обозначения: сплошные голубые линии – 1-й срез; пунктирные красные линии – 2-й срез, сплошные черные линии – 3-й срез.

Figure 3. Individual network indicators of agonistic behavior of individuals in three time periods (1st period – adaptation period, 2nd section – after six months of stay in the group, 3rd section – onset of the reproductive period).

A – Strength of agonistic connections (n) – the sum of all agonistic contacts of one individual for each of the observation periods.

B – Number of social partners (n) for each individual in the group

Designations: solid blue lines – 1st section; dotted red lines – 2nd section, solid black lines – 3rd section.

Обсуждение

В результате проведенного лонгитюдного исследования была прослежена динамика социального поведения неродственных макак резусов от момента их объединения в группу в возрасте 14-18 месяцев, до их первого репродуктивного сезона. Согласно (Мейшвили, 1998), возраст 14-18 месяцев у низших обезьян предшествует так называемой подростковой стадии взаимоотношений с матерью, когда закладывается основа родственных отношений взрослых особей. В сообществах макак матрилинейная структура обеспечивает устойчивость основного ядра группы и общую относительную внутри-

групповую стабильность (Дерягина, Бутовская, 1992). Таким образом, выстраивание иерархических взаимоотношений в изучаемой группе происходило в условиях достаточно раннего отрыва от матери, в отсутствие как взрослых половозрелых особей, так и родственных связей между маками.

Поскольку аффилиативные и агонистические социальные взаимодействия играют решающую, но различную роль в формировании динамики и сложности социальных систем (De Moor et al., 2025), мы изучили базовые сетевые показатели по данным типам взаимодействий для каждого временного среза – плотность со-

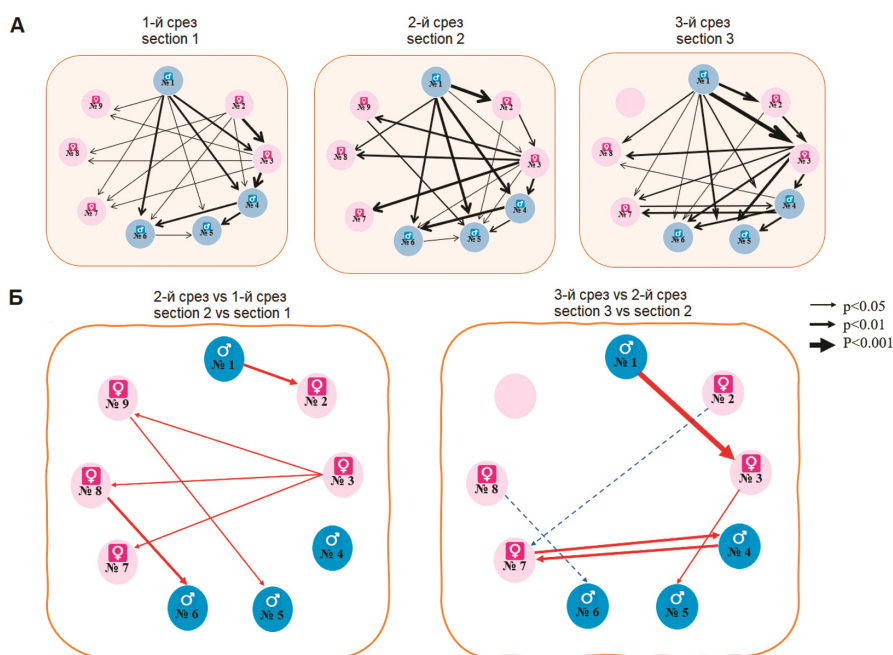


Рисунок 4. **А** – Взвешенные агонистические сети в трех временных срезах (1-й срез – период адаптации, 2-й срез – спустя полгода пребывания в группе, 3-й срез – наступление репродуктивного периода)

Обозначения: черные линии – частота направленного взаимодействия особей, толщина указывает на среднее количество реакций (Me).

Б – Достоверные изменения агонистических контактов в диадах макак резусов в 2-м срезе по сравнению со 1-м срезом и в 3-м срезе по сравнению со 2-м срезом

Обозначения: сплошные красные линии – достоверное увеличение частоты связи, пунктирные синие линии – достоверное уменьшение частоты связи, толщина линий - вероятность возникновения изменений ($p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$ соответственно, Friedman ANOVA и Dunn's Multiple Comparisons Test).

Figure 4. **A** – Weighted agonistic networks in three time sections (section 1 – adaptation period, section 2 – after six months of stay in the group, section 3 – onset of the reproductive period)

Legend: black lines – frequency of directed interaction of individuals, thickness indicates the average number of responses (Me).

B – Significant changes in agonistic contacts in rhesus macaque dyads in section 2 compared to section 1 and in section 3 compared to section 2

Legend: solid red lines – significant increase in connection frequency, dashed blue lines – significant decrease in connection frequency, line thickness – probability of changes ($p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$, respectively, Friedman ANOVA and Dunn's Multiple Comparisons Test).

циальных контактов в группе, силу связей с оценкой однородности группы и количество социальных партнеров для каждой особи. Мы ограничились описанием структуры группы в каждом периоде наблюдений и выявлением изменений во взаимодействиях отдельных диад по мере взросления особей, не выдвигая предварительных гипотез и не используя нулевых моделей. Такой подход считается оправданным, когда обнаружение социальных паттернов в сообществе само по себе является целью, поэтому не требует выявления статистической значимости от построенной эталонной модели (Hobson et al., 2021).

Было установлено, что плотность аффилиативных связей значительно менялась в трех срезах. Низкая плотность контактов в первом периоде указывала на фрагментацию группы, а выраженное возрастание во втором периоде – на успешную адаптацию особей и их сплочение в единое сообщество. Однако наступление половой зрелости сопровождалось снижением плотности и тенденцией к появлению изолированных кластеров. В отличие от этого, плотность агонистических связей менялась незначительно и была ближе к нулевым значениям во всех трех срезах, что может указывать на выраженную линейную иерархию в сообществе. Это согласуется с литературными данными о том, что иерархия в новой группе формируется менее чем за час и остается относительно стабильной следующие несколько месяцев (Bernstein, Mason, 1963, Wooddell et al., 2017). При этом индивидуальные сетевые показатели агонистического поведения особей показали достоверные различия в группе, которые были относительно стабильно распределены во всех трех временных срезах: высокие значения показателей у старшего самца и стабильно низкие показатели у младших особей. В проведенном исследовании показано, что иерархия доминирования зависела от возраста, однако мы не можем исключить результат наследования ранга после окончательного отделения от матери, на что указывают другие исследователи (Wooddell et al., 2017). При этом, учитывая, что распределение рангов может быть связано не с генетическим наследованием, а с усвоением стиля поведения матери (Бутовская, Файнберг 1993), а также с тем, что второй год жизни можно отнести к важной вехе онтогенеза социальности (Kuznetsova et al., 2024; Pavez Fox et al., 2025), возраст мог оказывать опосредова-

ние влияние на приобретение статуса в изучаемой группе.

В отличие от агонистических, индивидуальные сетевые показатели аффилиативного поведения особей в трех временных срезах показывали иное распределение. Группа имела выраженные различия по силе проявления дружелюбия в 1-м и 3-м срезах, но во 2-м срезе, наряду со значительным увеличением этого показателя у всех особей, достоверные различия между особями исчезли. Характерно, что в 3-м срезе больше всего социальных партнеров по дружелюбию было у самца № 5, относящегося к младшей возрастной подгруппе. Интересно отметить также, что у всех особей после увеличения силы связей во 2-м периоде наблюдался возврат этого показателя к уровню 1-го среза, однако особи № 3 и № 4 отличались сохранением высокого уровня силы проявления аффилиативных контактов в 3-м срезе. Самка № 3, единственная в группе, отличалась также достоверным увеличением силы агонистических связей во 2-й и 3-й периоды, в сравнении с 1-м. Такие индивидуальные особенности могут свидетельствовать о «социальных личностях», повышенная активность которых не связана с иерархическим статусом, сохраняется во времени, не зависит от контекста и может проявляться в разных социальных взаимодействиях (Kulahci et al., 2018). По данным литературы, проявления индивидуальных особенностей в социуме могут быть опосредованы как общими генетическими влияниями, так и влиянием среды (Krause et al., 2010; McCully, Rose, 2023).

Хотя агонистические сети четко отражали иерархию доминирования-подчинения в пределах одного пола, направленную от старших к младшим во всех трех временных срезах, во 2-м периоде наблюдалось значимое увеличение межполовой агрессии от двух самых младших самок к самцам, близким по возрасту, а в третьем периоде выявилась средне-ранговая пара самка-самец с достоверным увеличением двусторонней агрессии между ними. По данным литературы, увеличение пар с двусторонней агрессией свидетельствует о нестабильности в группе и увеличивает риск серьезных физических травм, ведущих к распаду группы, и снижает психологическое благополучие особей (McCowan et al., 2018). В изучаемой сообществе между 2-м и 3-м периодами были зарегистрированы вспышки коллективной агрессии, повлекшей за собой

травмы младших самок и гибель самки № 9, причиной которых могла стать выявленная нестабильность иерархических взаимоотношений между полами на уровне низко- и среднеранговых особей младшего возраста. Наблюдения, периодически проводимые между этими периодами, не выявили иных причин конфликтов, кроме указанных выше. В то же время, были установлены отдельные случаи вмешательств других макак (доминантных особей и низкорангового самца), такие как агрессивные проявления на нападавшую особь или инициация аффилиативного поведения с жертвой или с агрессором, однако при этом периодически все без исключения макаки включались в конфликт в качестве агрессоров против одной особи, при этом наиболее уязвимыми были младшие самки.

Несмотря на то, что полученные результаты носят в основном описательный характер, они могут быть основой для дальнейшего углубленного сетевого анализа сообщества и оценки изменений, связанных с появлением детенышей, разделением группы и других модификаций окружающей среды. В тоже время, учитывая, что данное исследование проведено на искусственно созданной группе макак-резусов, в которой отсутствовали характерные для макак матрильные отношения, полученные результаты не могут распространяться на обезьян, находящихся в естественных или приближенных к естественным условиям, однако могут быть полезны для лабораторий или зоопарков при необходимости соединения неродственных особей.

Заключение

Таким образом, проведенное лонгитюдное изучение динамики аффилиативных и агонистических сетей макак резусов позволило проследить особенности становления и поддержания иерархии в новой группе, состоящей из неродственных особей, с момента их объединения и до достижения репродуктивного возраста.

Плотность аффилиативных связей значительно менялась в трех срезах, отражая разный уровень сплоченности особей, тогда как плотность агонистических связей менялась незначительно, при этом близость к нулевым значениям во всех трех срезах указывала на выраженную линейную иерархию. Распределение силы связей и количества партнеров для агонистических связей в группе имело сильно выраженную возрастную асимметрию, тогда как данные показа-

тели для аффилиативных связей, напротив, носили симметричный характер. Значимые изменения аффилиативных отношений в пост адаптационном периоде выявлены в 10-ти парах, а после наступления репродуктивного периода - в 7 парах из 36-ти диад, тогда как агонистические связи достоверно изменились в 6-ти и в 5-ти парах из 72-х диад соответственно.

Полученные данные позволяют оценить влияние иерархии доминирования-подчинения в сообществе неродственных обезьян на здоровье, выживаемость и репродуктивный успех особей, а детальное изучение микроклимата групп ведет к пониманию механизмов социальной эволюции.

Список литературы

- Бутовская М.Л., Файнберг Л.А. У истоков человеческого общества (поведенческие аспекты эволюции человека). М.: Наука. 1993.
- Дерягина М.А., Бутовская М.Л. Этология приматов. М.: МГУ. 1992.
- Жуков Д.А. Стой, кто ведет? Биология поведения человека и других зверей: в 2 т. М: Альпина нон-фикшн. 2018.
- Кузнецова Т.Г., Голубева И.Ю., Мейшвили Н.В., Чалая В.Г.: Характеристики группового поведения макак резусов второго года жизни // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2024. Т. 111. № 1. С. 54-65. <https://doi.org/10.31857/S0869813925010035>
- Мейшвили Н.В. Социо-демографическое исследование родительского поведения низших обезьян в свете проблем антропосоциогенеза: Автореф. дис.... канд. биол. наук, 1998, 21 с.
- Beisner B., Jin J., Fushing H., McCowan B. Detection of social group instability among captive rhesus macaques using joint network modeling. *Curr. Zool.* 2015, 61, pp. 70–84. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.1.70>
- Bernstein I.S., Mason W.A. Group formation by rhesus monkeys. *Anim. Behav.*, 1963, 11, pp. 28–31.
- Bernstein I., Sharpe L. Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour*, 1966, 26, pp. 91–104. <https://doi.org/10.1163/156853966x00038>
- Bernstein I.S., Gordon T.P. The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.*, 1980, 28 (4) pp. 1033–1039.
- De Moor D., Skelton M., Amici F., Arlet M.E., Balasubramaniam K.N. et al. MacaqueNet: Advancing comparative behavioural research through large-scale collaboration. *J. Anim. Ecol.*, 2025, 94 (4), pp. 519–534. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14223>
- Drews C. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 1993, 125 (3), pp. 283–313. <https://doi.org/10.1163/156853993X00290125>
- Dunbar R. Structural and Cognitive Mechanisms of Group Cohesion in Primates. *Behav. Brain Sci.*, 2024, 48, pp. e162. <https://doi.org/10.1017/S0140525X2400030X>
- Farine D.R., Whitehead H. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.*, 2015, 84 (5), pp. 1144–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12418>

Hinde R.A. Dominance and role: Two concepts with dual meanings. *J. Soc. Biol. Struct.*, 1978. 1, pp. 27–38.

Hobson E.A., Silk M.J., Fefferman N.H., Larremore D.B., Rombach P. et al. A guide to choosing and implementing reference models for social network analysis. *Biol. Rev.*, 2021, 96 (6), pp. 2716–2734. <https://doi.org/10.1111/brv.12775>

Krause J., James R., Croft D.P. Personality in the context of social networks. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2010, 365(1560), pp. 4099–4106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0216>

Kulahci I.G., Ghazanfar A.A., Rubenstein D.I. Consistent individual variation across interaction networks indicates social personalities in lemurs. *Anim. Behav.*, 2018, 136, pp. 217–226. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.012>

McCowan B., Anderson A., Heagarty A., Cameron A. Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 2008, 109, pp. 396–405.

McCowan B., Beisner B., Hannibal D. Social management of laboratory rhesus macaques housed in large groups using a network approach: A review. *Behav. Processes*, 2018, 156, pp. 77–82. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.11.014>

McCully F.R., Rose, P.E. Individual personality predicts social network assemblages in a colonial bird. *Sci. Rep.*, 2023, 13, pp. 2258. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29315-3>

Meller R.E. Aggression in primate social groups: Hormonal correlates. In: Campbell A, Marsh P (Eds.) *Perspectives on aggression and violence*. Oxford, Blackwell Press, 1980.

Pavez-Fox M.A., Siracusa E.R., Ellis S., Kimock C.M., Rivera-Barreto N. et al. Socioecological drivers of injuries and aggression in female and male rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2025, 79, 47. <https://doi.org/10.1007/s00265-025-03587-3>

Rodriguez-Santiago M., Nührenberg P., Derry J., Deussen O., Francisco F. et al. Behavioral traits that define social dominance are the same that reduce social influence in a consensus task. *PNAS*, 2020, 117 (31), pp. 18566–18573. <https://doi.org/10.1073/pnas.2000158117>

Rothwell E.S., Carp S.B., Bliss-Moreau E. The importance of social behavior in nonhuman primate studies of aging: A mini-review. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 2023, 154, pp. 105422. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2023.105422>

Silk J.B. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2007, 362 (1480), pp. 539–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1994>

Snyder-Mackler N., Sanz J., Kohn J.N., Brinkworth J.F., Morrow S. et al. Social status alters immune regulation and response to infection in macaques. *Science*, 2016, 354 (6315), pp. 1041–1045. <https://doi.org/10.1126/science.aah3580>

Strauss E.D., Shizuka D. The dynamics of dominance: open questions, challenges and solutions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2022, 377 (1845), pp. 20200445. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0445>

Thierry B. Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evol. Anthropol. Issues News and Reviews*, 2007, 16, pp. 224–238. <https://doi.org/10.1002/evan.20147>

Wooddell L.J., Kaburu S.K., Rosenberg K.L., Meyer J.S., Suomi S.J. et al. Correction: Matrilineal Behavioral and Physiological Changes following the Removal of a Non-Alpha Matriarch in Rhesus Macaques (*Macaca mu-*

latta). *PLOS ONE*, 2016, 11 (11), pp. e0167739. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167739>

Wooddell L.J., Kaburu S.K., Murphy A.M., Suomi S.J., Dettmer A.M. Rank acquisition in rhesus macaque yearlings following permanent maternal separation: The importance of the social and physical environment. *Dev. Psychobiol.*, 2017, 59 (7), pp. 863–875. <https://doi.org/10.1002/dev.21555>

Zeng C.T., Cheng J.T., Henrich J. Dominance in humans. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 2022, 377 (1845), pp.20200451. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0451>

References

Beisner B., Jin J., Fushing H., McCowan B. Detection of social group instability among captive rhesus macaques using joint network modeling. *Curr. Zool.*, 2015, 61, pp. 70–84. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.1.70>

Bernstein I.S., Mason W.A. Group formation by rhesus monkeys. *Anim. Behav.*, 1963, 11, pp. 28–31.

Bernstein I., Sharpe L. Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour*, 1966, 26, pp. 91–104. <https://doi.org/10.1163/156853966x00038>

Bernstein I.S., Gordon T.P. The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.*, 1980, 28 (4) pp. 1033–1039.

Butovskaya M.L., Fajenberg L.A. 1993. *At the Origins of Human Society (Behavioral Aspects of Human Evolution)*. Moscow, Nauka Publ.. 256 p. (In Russ).

De Moor D., Skelton M., Amici F., Arlet M.E., Balasubramaniam K.N. et al. MacaqueNet: Advancing comparative behavioural research through large-scale collaboration. *J. Anim. Ecol.*, 2025, 94 (4), pp. 519–534. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14223>

Deryagina M.A., Butovskaya M.L. 1992. *Ethology of primates*. Moscow, Moscow State University Publ.. 190 p. (In Russ.).

Drews C. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 1993, 125 (3), pp. 283–313. <https://doi.org/10.1163/156853993X00290125>

Dunbar R. Structural and Cognitive Mechanisms of Group Cohesion in Primates. *Behav. Brain Sci.*, 2024, 48, pp. e162. <https://doi.org/10.1017/S0140525X2400030X>

Farine D.R., Whitehead H. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.*, 2015, 84 (5), pp. 1144–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12418>

Hinde R.A. Dominance and role: Two concepts with dual meanings. *J. Soc. Biol. Struct.*, 1978. 1, pp. 27–38.

Hobson E.A., Silk M.J., Fefferman N.H., Larremore D.B., Rombach P. et al. A guide to choosing and implementing reference models for social network analysis. *Biol. Rev.*, 2021, 96 (6), pp. 2716–2734. <https://doi.org/10.1111/brv.12775>

Krause J., James R., Croft D.P. Personality in the context of social networks. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2010, 365 (1560), pp. 4099–4106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0216>

Kulahci I.G., Ghazanfar A.A., Rubenstein D.I. Consistent individual variation across interaction networks indicates social personalities in lemurs. *Anim. Behav.*, 2018, 136, pp. 217–226. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.012>

Kuznetsova T.G., Golubeva I.U., Meishvili N.V., Chalyan V.G. Group Behavior of Rhesus Macaques in the Second Year of Their Lifespan. *Journal of evolutionary*

biochemistry and physiology, 2024, 60, 6, pp. 2451–2459. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0022093024060231>

McCowan B., Anderson A., Heagarty A., Cameron A. Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 2008, 109, pp. 396–405.

McCowan B., Beisner B., Hannibal D. Social management of laboratory rhesus macaques housed in large groups using a network approach: A review. *Behav. Processes*, 2018, 156, pp 77–82. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.11.014>

McCully F.R., Rose, P.E. Individual personality predicts social network assemblages in a colonial bird. *Sci. Rep.*, 2023, 13, pp. 2258. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29315-3>

Meishvili N.V. *Socio-demographic study of parental behavior of lower apes in light of the problems of anthroposociogenesis*. PhD in Biological Thesis. Moscow, 1998. 21 p. (In Russ.).

Meller R.E. *Aggression in primate social groups: Hormonal correlates*. In: Campbell A, Marsh P (Eds.) *Perspectives on aggression and violence*. Oxford, Blackwell Press, 1980.

Pavez-Fox M.A., Siracusa E.R., Ellis S., Kimock C.M., Rivera-Barreto N. et al. Socioecological drivers of injuries and aggression in female and male rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2025, 79, 47. <https://doi.org/10.1007/s00265-025-03587-3>

Rodriguez-Santiago M., Nührenberg P., Derry J., Deussen O., Francisco F. et al. Behavioral traits that define social dominance are the same that reduce social influence in a consensus task. *PNAS*, 2020, 117 (31), pp. 18566–18573. <https://doi.org/10.1073/pnas.2000158117>

Rothwell E.S., Carp S.B., Bliss-Moreau E. The importance of social behavior in nonhuman primate studies of aging: A mini-review. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 2023, 154, pp. 105422. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2023.105422>

Silk J.B. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2007, 362 (1480), pp. 539–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1994>

Snyder-Mackler N., Sanz J., Kohn J. N., Brinkworth J. F., Morrow S. et al. Social status alters immune regulation and response to infection in macaques. *Science*, 2016, 354 (6315), pp. 1041–1045. <https://doi.org/10.1126/science.aah3580>

Strauss E.D., Shizuka D. The dynamics of dominance: open questions, challenges and solutions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2022, 377 (1845), pp. 20200445. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0445>

Thierry B. Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evol. Anthropol. Issues News and Reviews*, 2007, 16, pp. 224–238. <https://doi.org/10.1002/evan.20147>

Wooddell L.J., Kaburu S.K., Rosenberg K.L., Meyer J.S., Suomi S.J. et al. Correction: Matrilineal Behavioral and Physiological Changes following the Removal of a

Non-Alpha Matriarch in Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *PLOS ONE*, 2016, 11 (11), pp. e0167739. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167739>

Wooddell L.J., Kaburu S.K., Murphy A.M., Suomi S.J., Dettmer A.M. Rank acquisition in rhesus macaque yearlings following permanent maternal separation: The importance of the social and physical environment. *Dev. Psychobiol.*, 2017, 59 (7), pp. 863–875. <https://doi.org/10.1002/dev.21555>

Zeng C.T., Cheng J.T., Henrich J. Dominance in humans. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 2022, 377 (1845), pp.20200451. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0451>

Zhukov D.A. *Halt, Who's Leading? Biology of Human and Other Animal Behavior: in 2 volumes*. Moscow: Alpina Non-Fiction. 2018. (In Russ.).

Информация об авторах/ Information about the authors

Никитина Мария Николаевна, ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация
nikitinamn@infran.ru
ORCID ID 0009-0004-6378-5463

Голубева Инна Юрьевна, к.б.н. ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация
golubevaiiu@infran.ru
ORCID 0000-0003-3698-9036

Nikitina Maria Nikolaevna, Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation
nikitinamn@infran.ru
ORCID ID 0009-0004-6378-5463

Golubeva Inna Yurievna, Ph.D., Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation
golubevaiiu@infran.ru
ORCID 0000-0003-3698-9036

Поступила в редакцию 12.03.2026.
Получена после доработки 30.05.2026.
Принята к публикации 30.05.2026.

Received 12.03.2026.
Revised 30.05.2026.
Accepted 30.05.2026.