

**Российская Академия Наук**  
**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова**

На правах рукописи

*Будаев Сергей Владимирович*

**ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ**  
**ПОВЕДЕНИЯ РЫБ**

03.00.10 – ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук А.Д. Мочек

Москва, 2000 г.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ .....	10
1.1 Актуальность проблемы .....	10
1.2 Цель и задачи исследования .....	12
1.3 Используемая терминология .....	12
1.4 Научная новизна работы .....	16
1.5 Практическое значение работы .....	19
1.6 Апробация работы .....	20
1.7 Публикации .....	21
1.8 Структура и объем работы .....	21
1.9 Благодарности .....	21
2. МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	23
2.1 Психометрический подход .....	23
2.1.1 Признаки поведения: гибкость, пластичность, случайность .....	25
2.1.2 Признаки поведения: корреляции .....	27
2.1.3 Признаки поведения: стабильность и устойчивость .....	28
2.1.4 Признаки поведения: общие факторы .....	31
2.1.5 Иерархическая организация, модульность и конкуренция .....	33
2.2 Концепция темперамента .....	35
2.3 Использование антропоморфной терминологии .....	38
3. ОБЩАЯ МЕТОДИКА .....	41
3.1 Общие замечания .....	41
3.2 Экспериментальные животные и объемы выборок .....	41
3.3 Методы регистрации поведения .....	43
3.4 Компьютерная система EXPR .....	45
3.5 Статистическое программное обеспечение .....	48
4. СТРУКТУРА ТЕМПЕРАМЕНТА У РЫБ .....	51
4.1 Структура темперамент у гуппи .....	51
4.1.1 Введение .....	51
4.1.2 Особенности методики .....	53
4.1.2.1 Экспериментальные процедуры .....	54
4.1.2.2 Выделение характеристик темперамента .....	59
4.1.2.3 Анализ альтернативных тактик .....	63
4.1.2.4 Обучение избеганию .....	64

4.1.2.5 Анализ последовательного отлова особей .....	65
4.1.2.6 Детали статистических тестов и мощность критериев .....	65
4.1.3 Результаты: Структура темперамента у гуппи .....	65
4.1.3.1 Выделение факторов темперамента .....	66
4.1.3.2 Альтернативные стили реагирования особей гуппи при стрессе .	77
4.1.3.3 Зависимость обучения от индивидуального темперамента .....	81
4.1.3.4 Зависимость порядка вылова особей гуппи от темперамента .....	84
4.1.4 Обсуждение результатов .....	85
4.1.4.1 Фактор темперамента Страх-избегание .....	87
4.1.4.2 Фактор темперамента Общая активность .....	87
4.1.4.3 Сравнение факторов темперамента между видами .....	89
4.1.4.4 Темперамент: непрерывная или бимодальная вариация? .....	89
4.1.4.5 Темперамент и обучение избеганию .....	91
4.1.4.6 Что же измеряется в тесте открытого поля? Сходство между видами .....	94
4.2 Структура темперамента и особенности репродуктивного поведения у чернополосой цихлазомы .....	95
4.2.1 Введение .....	95
4.2.2 Особенности методики .....	96
4.2.2.1 Родительское поведение .....	98
4.2.2.2 Характеристики темперамента .....	99
4.2.2.3 Статистический анализ .....	103
4.2.3 Результаты исследований .....	104
4.2.3.1 Индивидуальные различия родительского поведения .....	104
4.2.3.2 Характеристики темперамента чернополосых цихлазом .....	105
4.2.3.3 Половые различия в профилях поведения цихлазом .....	108
4.2.3.4 Темперамент и размер тела .....	109
4.2.3.5 Связь между темпераментом и родительским поведением .....	110
4.2.3.6 Ассортативное спаривание по размерам тела и факторам темперамента .....	111
4.2.4 Обсуждение результатов .....	113
4.2.4.1 Факторы темперамента чернополосой цихлазомы .....	113
4.2.4.2 Связь между темпераментом и родительским поведением .....	114
4.2.4.3 Ассортативное скрещивание у чернополосой цихлазомы .....	116
5. ОСОБЕННОСТИ СТАНОВЛЕНИЯ ТЕМПЕРАМЕНТА В ОНТОГЕНЕЗЕ .	119
5.1 Становление темперамента у львиноголовой цихлиды .....	119
5.1.1 Введение .....	119

5.1.2	Особенности методики .....	119
5.1.2.1	Тесты и процедуры .....	120
5.1.3	Результаты исследований .....	125
5.1.3.1	Предварительный анализ .....	125
5.1.3.2	Устойчивость поведения.....	125
5.1.3.3	Размер тела и поведения .....	127
6.	<b>ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ ПОВЕДЕНИЯ</b> .....	129
6.1	Индивидуальные различия компенсирующего поведения у восьмиполосой цихлазомы .....	129
6.1.1	Введение .....	129
6.1.2	Особенности методики .....	130
6.1.2.1	Статистический анализ .....	130
6.1.3	Результаты исследований .....	133
6.1.4	Обсуждение результатов.....	136
6.2	Индивидуальные различия обеспечения потомства кормом у чернополосой цихлазомы .....	138
6.2.1	Введение .....	138
6.2.2	Особенности методики .....	139
6.2.2.1	Анализ донного субстрата .....	139
6.2.2.2	Вскрытие и анализ молоди цихлазом .....	141
6.2.2.3	Статистический анализ .....	143
6.2.3	Результаты исследований .....	144
6.2.3.1	Предварительный анализ .....	144
6.2.3.2	Анализ донного субстрата .....	145
6.2.3.3	Анализ содержимого пищеварительного тракта молоди .....	146
6.2.4	Обсуждение результатов.....	149
6.3	Индивидуальные различия в пугливости глазчатых зеленушек.....	152
6.3.1	Введение .....	152
6.3.2	Особенности методики .....	153
6.3.2.1	Наблюдения в природе.....	153
6.3.2.2	Экспериментальное тестирование .....	154
6.3.3	Результаты исследований .....	157
6.3.3.1	Наблюдения в природе.....	157
6.3.3.2	Экспериментальное тестирование .....	159
6.3.4	Обсуждение результатов.....	160
6.3.4.1	Мотивационные факторы .....	162

6.3.4.2 Экологические факторы.....	163
7. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В АКВАКУЛЬТУРЕ .....	165
7.1 Роль индивидуальных различий при формировании пищевых отношений в группах молоди осетровых .....	165
7.1.1 Введение .....	165
7.1.2 Особенности методики .....	165
7.1.3 Анализ и моделирование кривых роста .....	167
7.1.3.1 Эксперимент с молодью севрюги .....	167
7.1.3.2 Эксперимент с молодью осетра .....	167
7.1.4 Результаты исследований .....	170
7.1.4.1 Анализ кривых роста рыб.....	170
7.1.4.2 Анализ поведения рыб .....	175
7.1.5 Обсуждение результатов.....	177
8. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ ТЕМПЕРАМЕНТА .....	182
8.1 Факторы темперамента животных.....	182
8.1.1 Введение .....	182
8.1.2 Темперамент млекопитающих .....	182
8.1.3 Темперамент у рыб и других животных.....	188
8.1.4 Сходство структуры темперамента позвоночных .....	190
9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	192
9.1 Иерархическая факторная модель темперамента.....	192
9.1.1 Альтернативные стратегии реагирования при стрессе.....	194
9.1.2 Континуум пугливости-смелости.....	196
9.1.3 Адаптивные межпопуляционные различия поведения гуппи.....	198
9.2 Адаптивные и эволюционные механизмы темперамента .....	200
10. ВЫВОДЫ .....	203
11. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	206
12. ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ .....	244

## СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Рисунок 1. Классификация индивидуальных различий поведения.....	24
Рисунок 2. Схема, иллюстрирующая различия между стабильностью и устойчивостью поведения. ....	29
Рисунок 3. Схема иллюстрирующая иерархическую организацию поведенческого фенотипа.....	32
Рисунок 4. Схема экспериментальной установки инспекционного теста .....	55
Рисунок 5. Схема эксперимента по изучению темперамента гуппи .....	58
Рисунок 6. Распределение времени затаивания (график нормальной вероятности и дендрограмма кластерного анализа).....	78
Рисунок 7. Кривые риска для времени выхода в инспекционный отсек .....	79
Рисунок 8. Количество предъявлений условного и безусловного стимулов до появления первой реакции избегания особей гуппи с разными значениями поведенческих факторов.....	82
Рисунок 9. Укрытие – ловушка .....	97
Рисунок 10. Схема экспериментов по изучению темперамента и особенностей заботы о потомстве у чернополосой цихлазомы .....	102
Рисунок 11. Схема эксперимента по изучению развития темперамента у львиноголовой цихиды .....	123
Рисунок 12. Результаты кластерного анализа (а) и неметрического многомерного шкалирования (b) .....	133
Рисунок 13. Средний процент времени проведенного вблизи выводка. ....	134
Рисунок 14. Частота родительского взмучивания субстрата у самцов и самок на разных стадиях развития потомства .....	144
Рисунок 15. Схема проведения эксперимента с глазчатыми зеленушками.....	155
Рисунок 16. Время проведенное глазчатыми зеленушками в стаях .....	157
Рисунок 17. Схемы экспериментальных аквариумов .....	166
Рисунок 18. Возрастные изменения длины и веса молоди севрюги.....	170
Рисунок 19. Возрастные изменения длины и веса молоди осетра.....	172
Рисунок 20. Основные факторы и типы темперамента позвоночных.....	193

## СПИСОК ТАБЛИЦ

Таблица 1. Коэффициенты надежности показателей поведения полученных в тесте открытого поля и инспекционном тесте.....	67
Таблица 2. Коэффициенты надежности (Коэффициенты корреляции Пирсона) элементов поведения в тесте на стайную тенденцию и тесте с зеркалом....	68
Таблица 3. Список переменных, полученных в результате процедуры агрегирования данных.....	70
Таблица 4. Факторные нагрузки элементов поведения в тесте открытого поля и инспекционном тесте после Варимакс-вращения .....	72
Таблица 5. Зависимость между временем до выхода в инспекционный отсек и поведенческими факторами.....	73
Таблица 6. Факторные нагрузки после Варимакс вращения: тест на стайную тенденцию и тест с зеркалом.....	74
Таблица 7. Канонический корреляционный анализ отношений между поведенческими факторами в тестах на исследовательское поведение и страх и поведением в социальных тестах .....	76
Таблица 8. Факторные нагрузки элементов поведения в тесте открытого поля и инспекционном тесте после Варимакс-вращения .....	80
Таблица 9. Канонический корреляционный анализ отношений между поведенческими факторами в тестах на исследовательское поведение и страх и поведением в социальных тестах .....	81
Таблица 10. Влияние поведенческих факторов на показатели обучаемости особей группы в ситуации активного избегания .....	83
Таблица 11. Факторный анализ показателей поведения цихлазом .....	106
Таблица 12. Коэффициенты корреляции Спирмэна между показателями самцов и самок в парах .....	112
Таблица 13. Коэффициенты корреляции Спирмэна между поведенческими показателями при повторном тестировании.....	126

Таблица 14. Корреляции между общей частотой родительского взмучивания субстрата и характеристиками молоди.....	147
Таблица 15. Коэффициент корреляции Спирмэна между стайной тенденцией и другими элементами поведения зеленушек.....	158
Таблица 16. Различия поведения (медианы) между одиночными и стайными особями глазчатой зеленушки (квартили приведены в скобках).....	159
Таблица 17. Результаты анализа показателей роста молоди севрюги.....	171
Таблица 18. Анализ кривых роста массы тела.....	173
Таблица 19. Анализ кривых роста длины тела.....	174
Таблица 20. Относительное время пребывания на дне молоди севрюги.....	175
Таблица 21. Относительное время пребывания на дне молоди осетра.....	176
Таблица 22. Число взаимных столкновений особей севрюги и осетра.....	177

## 1. ВВЕДЕНИЕ

### 1.1 Актуальность проблемы

В последнее время все большее внимание привлекает индивидуальная изменчивость поведения животных, в частности рыб. Однако, несмотря на то, что большинство исследователей признают важность изучения индивидуальных различий поведения (Slater, 1981; Lomnicki, 1982; Davies, 1982; Dunbar, 1982; Caro & Bateson, 1986; Clark & Ehlinger, 1987; Mendl & Deag, 1995; Magurran, 1993), до недавнего времени они относительно редко являлись основным предметом исследований.

Многочисленные исследования выявили значительные различия между особями в самых разных формах поведения, включая пищевое, оборонительное, сексуальное и др. (см. обзоры Ringler, 1983; Magurran, 1993). Значительные индивидуальные различия были обнаружены даже в поведении рыб в стае (Радаков, 1972; Pitcher, 1982; Helfman, 1984; Magurran, 1993; Pitcher & Parrish, 1993), длительное время рассматриваемой как наиболее однородная социальная структура (Радаков, 1972; Shaw, 1970). Кроме того, даже стереотипная реакция самца трехиглой колюшки на красные стимулы в действительности не является стереотипной – настолько, что ставит под вопрос классическую концепцию релизеров (Rowland, 1982; Baerends, 1985; Bolyard & Rowland, 1996).

Индивидуальные различия важны прежде всего постольку, поскольку они являются основным материалом для эволюции (Darwin, 1859). Более того, современная теория эволюции подчеркивает важность именно особи и гена как единицы отбора (Dawkins, 1976, 1982; Maynard Smith, 1982). Это и является ос-

новным фактором, вызвавшим недавний всплеск интереса к анализу индивидуальных различий в поведении животных.

В рамках доминирующего подхода, основанного на концепции эволюционно стабильных стратегий, как правило нет необходимости в четком различии между внутри- и меж-индивидуальной вариацией, альтернативными тактиками, характерными для одной особи (адаптивная пластичность, *behavioural flexibility*), и различиями в реагировании разных особей, отражающими устойчивые индивидуальные характеристики. В то же время, хорошо известно, что общие мотивационные и физиологические факторы накладывают ограничения на эволюционные процессы, и, следовательно, большинство признаков варьирует и эволюционируют взаимозависимо (Dobzhansky, 1956; Arnold, 1992; Bakker, 1994; Price & Langen, 1992). Исследования устойчивых индивидуальных различий поведения базируются на анализе взаимосвязей между различными поведенческими признаками и поэтому позволяют связать свойства нервной системы особей с их поведением в реальных экологически значимых ситуациях.

Необходимо также отметить, что сравнительно-психологические исследования структуры индивидуальной вариации у разных групп позвоночных особенно важны в теоретическом плане, поскольку они выявляют значительное сходство. А это говорит о существовании общих и в значительной степени консервативных генетических, физиологических и эволюционных механизмов. Нейрофизиологические исследования индивидуальных различий поведения в течение длительного времени рассматриваются в рамках Павловской школы (Симонов, 1981, 1987).

Тем не менее, большинство исследований в данной области до сих пор были посвящены лишь отдельным аспектам поведения, а также изолированным

поведенческим элементам и стратегиям. Отсутствует единый сравнительный и интегративный подход, объединяющий изучение общей фенотипической структуры индивидуальности, возможные мотивационные механизмы индивидуальных различий, а также их экологическое и эволюционное значение.

## **1.2 Цель и задачи исследования**

Цель настоящего исследования – изучение фенотипической организации и экологического значения индивидуальных различий в поведении животных на примере рыб. Основными задачами работы являются:

1. разработка методов классификации и анализа индивидуальных различий поведения рыб;
2. изучение структуры индивидуальных различий поведения рыб с разным образом жизни и поиск основных характеристик их темперамента;
3. изучение особенностей развития устойчивых характеристик темперамента рыб в онтогенезе;
4. исследование экологического и эволюционного значения индивидуальных различий в поведении рыб.

## **1.3 Используемая терминология**

Вопросы, связанные с адекватной терминологией, являются весьма важными. Очевидно, что одним из основных условий нормального взаимопонимания исследователей, работающих на стыке нескольких наук, в особенности таких

разных как экология и сравнительная психология, является одинаковое понимание значения терминов. В связи с этим, я счел необходимым кратко обсудить значение, вкладываемое в некоторые понятия, которые являются ключевыми для данной работы. Необходимо отметить, что все эти термины имеют общепринятое определение в англоязычной литературе, и зачастую являются достаточно самоочевидными и интуитивно ясными. Такие термины как "устойчивость" (*consistency*), "страх", "пугливость" и "смелость" являются общепризнанными (см. список литературы). Однако, им часто довольно сложно найти адекватный русский перевод.

К несчастью, многие из используемых в данной работе терминов относительно мало знакомо отечественным исследователям. Причиной этого являются всем известные политические события, значительно задержавшие развитие исследований в области сравнительной психологии в России в период коммунистического тоталитаризма<sup>1</sup>. Поэтому ниже я привожу краткий глоссарий наиболее важных терминов. Более подробное их обсуждение можно найти в тексте диссертации.

**индивидуальная изменчивость, индивидуальные различия (*individual variation, individual differences*)** – различия в поведении отдельных особей, связанные с их фенотипом (см. раздел 2.1). В данной работе в основном анализируются не интегральные показатели изменчивости поведения (такие как дисперсия или коэффициент вариации), не индивидуальность отдельных конкретных особей (индивидуальные

---

<sup>1</sup> Нельзя не отметить, например, такой факт, как полное отсутствие в России специальностей "поведение животных", "этология" или "сравнительная психология", которые, например, являются одними из наиболее популярных в университетах США и Великобритании.

особенности), а общее проявление и специфические характеристики этой изменчивости – различия между особями. Поэтому я использую более узкий термин – индивидуальные различия;

**инспекционное поведение (inspection behaviour)** – приближение особи к хищнику, за которым следует более или менее продолжительная визуальная фиксация на нем (Magurran & Girling, 1986; Magurran & Seghers, 1990);

**конструкт (construct)** – общая поведенческая характеристика, категория поведения, которая непосредственно не наблюдаема и представляет собой абстрактное теоретическое построение, выводимое из наблюдаемого поведения в разных ситуациях и условиях при помощи специальных методов анализа (Nunnally, 1967). Возможны случаи, когда некая категория или аспект поведения не является четко определяемой, но, тем не менее, является относительно точно измеряемой<sup>2</sup>. Это особенно касается таких субъективных аспектов поведения как эмоции, мотивация, аттитюды и характеристики личности. Их измерение основано на концепции конструктивной валидности (*construct validity*, см. Nunnally, 1967);

**невротизм (neuroticism)** – один из основных факторов личности и темперамента, связанный с эмоциональной стабильностью, подверженностью страху и тревожности. Крайняя степень выраженности данного фактора соответствует невротическим состояниям (Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985). В традиционной Павловской типологии (Павлов, 1938), данному фактору соответствует такая характеристика высшей нервной деятельности как *сила нервной системы* (Небылицин, 1976). Однако, следует отметить, что Симонов (Simonov, 1987) рассматривает силу нервной системы как аналог фактора *экстраверсии*, а не невротизма.

---

<sup>2</sup> С точки зрения логики и методологии науки, данный подход имеет основания в теории нечетких множеств.

**пугливость (shyness)** – склонность к избеганию риска в потенциально опасных ситуациях (Wilson et al., 1993, 1994; Wilson, 1998; Budaev, 1997).

**смелость (boldness)** – склонность к принятию риска в потенциально опасных ситуациях (Wilson et al., 1993, 1994; Wilson, 1998; Budaev, 1997).

**стабильность (stability) поведения** – в узком смысле, неизменность количественного и качественного уровня проявления данного поведения у особи в нескольких ситуациях или повторениях теста.

**стратегия (strategy)** – поведенческий акт или последовательность актов, которые животное осуществляет в данной конкретной ситуации (Harvey, 1994); предварительно запрограммированная линия поведения (Dawkins, 1982).

**страх (fear)** – эмоциональное и мотивационное состояния возникающие в присутствии потенциально опасных стимулов (Brain, 1990; Boissy, 1995). Значение данного понятия во многих случаях близко к такому в трудах отечественных классиков физиологии ВНД, называвших страхом "пассивно-оборонительную" реакцию (Павлов, 1938; Крушинский, 1947). Однако важно отметить, что страх может и активизировать поведение, например в парадигме потенцированного страха избегания (Leaton & Borszcz, 1985; Young & Leaton, 1994).

**тактика (tactics)** – то же, что и стратегия, однако обычно концептуализируется на более низком иерархическом уровне (например когда стратегия представляет собой совокупность нескольких *тактик*); иногда (Gross, 1991) тактиками называются возможные ненаследуемые способы реализации более общей и генетически запрограммированной стратегии.

**темперамент (temperament)** – комплекс индивидуальных особенностей особи, связанных, прежде всего, с типом ее нервной системы, определяющий поведение в разных ситуациях. Основными характерными признаками темперамента являются устойчивость в разное время и в разных ситуациях (Небылицын, 1976; Strelau, 1983; Rothbart, 1986; Goldschmidt et al., 1987; Budaev, in press).

**устойчивость (consistency)** – особый аспект стабильности поведения, "устойчивость" означает, что данная поведенческая переменная демонстрирует высокую корреляцию при повторном измерении через какое-то время (временная устойчивость – *consistency over time* – или непрерывность – *continuity*) или в разных ситуациях (*consistency across situations*), причем даже и в том случае если общий уровень этой переменной изменяется (см. раздел 2.1.3). Понятие устойчивости индивидуальных различий является ключевым в данной работе.

**экстраверсия (extraversion)** – один из основных факторов личности и темперамента. Крайние значения данного фактора соответствуют направленности индивидуума либо на мир внешних объектов, либо на явления его собственного субъективного мира. Для экстравертов характерны общительность, социальная адаптированность, склонность к исследовательской активности. Интроверты социально пассивны, необщительны, сравнительно нелюбопытны по отношению к новым внешним объектам (Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985).

#### 1.4 Научная новизна работы

Разработан оригинальный методологический подход к исследованию индивидуальных различий в поведении животных на основе использования концепции темперамента, как совокупности относительно устойчивых характеристик поведения особей. Разработана система поведенческих тестов для измерения базовых характеристик темперамента рыб, методология многомерного статистического анализа характеристик поведения, основанная на применении психометрических методов, а также специализированное программное обеспечение для регистрации и статистического анализа поведения животных.

На основе оригинального, проведенного на единой методической и методологической основе, анализа изучена структурная организация индивидуальных различий поведения у рыб нескольких видов. Вскрыты закономерности проявления основных факторов темперамента рыб в разных экологически значимых ситуациях, включая особенности исследования новой среды, оборонительного, группового поведения, агрессивного поведения, а также заботы о потомстве.

Исследованы мотивационные факторы проявления темперамента рыб. Проанализирована связь особенностей обучения рыб с темпераментом и показана важная роль такой его характеристики как общая смелость. Выявлены альтернативные стратегии поведения рыб в ситуациях стресса и показана их связь с характеристиками темперамента. Обнаружен феномен ассортативного спаривания у рыб в соответствии с характеристиками темперамента и размером тела.

Изучены особенности развития характеристик темперамента рыб в онтогенезе. Показано, что устойчивость индивидуальных различий повышается с возрастом, причем это в наибольшей степени проявляется в стрессовых ситуациях. Предполагается, что эта общая закономерность может быть связана с развитием и интеграцией мотивационных систем.

Выявлена важная экологическая роль темперамента, позволяющая связать свойства нервной системы особей с их поведением в естественной среде. Показано, что в природных условиях конспецифичные особи могут демонстрировать адаптивные индивидуальные различия поведения, связанные с характеристиками их темперамента.

Проанализированы экологические механизмы, приводящие к возникновению в популяции адаптивных индивидуальных различий поведения. Установлено, что индивидуальные различия поведения особей одного вида и альтернативных стратегий могут в значительной степени определяться компромиссом (*trade-off*) между выгодой и затратами на разные формы поведения.

В этой связи показано, что обеспечение потомства кормом у цихловых рыб имеет как выгоду (увеличение доступности корма для молоди и повышение скорости ее роста), так и затраты (ухудшение условий для индивидуального обучения молоди добывать пищу), что поддерживает высокий уровень изменчивости этого поведения. Исследования черноморской глазчатой зеленушки показали, что баланс выгоды (защита от хищников) и затрат (конкуренция с конспецифичными особями) на стайное поведение рыб может приводить к возникновению его значительной индивидуальной вариации. Кроме того, еще одним важным адаптивным механизмом, являющимся причиной значительной индивидуальной вариации характеристик поведения является использование особей с разным темпераментом различных ресурсов. Так смелые особи зеленушки предпочитают открытые биотопы (галечниковые отмели), в то время как пугливые – расчлененные биотопы с большим количеством укрытий (заросли цистозир).

Исследованы особенности формирования пищевых взаимоотношений в группах молоди осетровых при искусственном выращивании. Показана важная роль размеров кормовых площадей в формировании конкурентных отношений в группах молоди. Предполагается, что искусственное подрачивание в искусственных условиях создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые в то же время являются менее адаптированными к жизни в естествен-

ной среде, что может снижать эффективность искусственного воспроизводства осетровых.

Проведен сравнительный обзор факторов темперамента у разных групп позвоночных, выявивший значительное его сходство между видами. Показано, что два стабильных фактора – (1) Общая активность, исследование и социальная тенденция (экстраверсия), а также (2) пугливость, страх и избегание риска – проявляются у разных групп позвоночных, от рыб до млекопитающих. Проведенные исследования, таким образом, служат основой нового направления в науке о поведении – сравнительной и эволюционной психологии темперамента.

### **1.5 Практическое значение работы**

Оригинальные методические разработки, осуществленные в процессе выполнения настоящей работы, в том числе, методики регистрации поведенческой активности, тестирования темперамента рыб и комплексного статистического анализа данных, а также разработанное программное обеспечение, могут быть с успехом применены в различных исследованиях поведения животных, а также при исследовании фенотипического варьирования разнообразных поведенческих признаков. Тот факт, что особи рыб отлавливаемые из группы как бы случайным образом в действительности отлавливались в соответствии со свойствами темперамента, может иметь важное методологическое значение с точки зрения необходимости обеспечения рандомизации выборок. Результаты исследований, показывающие, что искусственное подращивание молоди осетровых создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые в то же время

являются менее адаптированными к жизни в естественной среде, имеет важное значение для воспроизводства этих рыб.

## 1.6 Апробация работы

Материалы диссертации были представлены на следующих научных собраниях: VII Конференция молодых ученых ИБВВ РАН *"Естественные процессы в экосистемах внутренних водоемов"* (Апрель 1987, Борок, Россия), Международная конференция *"Экологическая и эволюционная этология рыб"* (Май 1994, Виктория, Канада); собрания Ассоциации по изучению поведения животных (Апрель 1995, Оксфорд, Великобритания; Апрель 1996, Болтон, Великобритания); конференция ASAB *"Биологические аспекты обучения"* (Июль 1997, Сэнт-Эндрюс, Великобритания); Международные этологические конференции (Август 1995, Гонолулу, США; Август 1997, Вена, Австрия; Август 1999, Бангалор, Индия); Всероссийская конференция *"Поведение рыб"* (Февраль 1996, Борок, Россия), Первый конгресс ихтиологов России (Сентябрь 1997, Астрахань, Россия) и международная конференция *"Измерение поведения"* (Август 2000, Ниймэген, Нидерланды). В рамках XXVI Международной этологической конференции (Август 1999 г., Бангалор, Индия) автором был организован и проведен первый международный симпозиум на тему *"Индивидуальные различия в поведении"*, а также круглый стол на ту же тему.

## **1.7 Публикации**

По теме диссертации опубликованы или находятся в печати 32 работы.

## **1.8 Структура и объем работы**

Диссертация состоит из 7 основных глав, введения, заключения и выводов; содержит 248 страниц текста, 20 рисунков и 22 таблицы. Список цитируемой литературы включает 386 наименований.

## **1.9 Благодарности**

Я особенно признателен К. Coleman, побудившей меня наконец-то завершить написание диссертации, и своим соавторам, Д. Д. Зворыкину, А. Д. Мочеку, Ю. Н. Сбикину и А. Ю. Жуйкову, при непосредственном участии которых была выполнена значительная часть работы. Я также благодарен всем, прочитавшим эту диссертацию, или отдельные ее части, и высказавшим множество чрезвычайно полезных замечаний и комментариев: Д. С. Павлову, А. Д. Мочеку, Ю. Б. Мантейфелю, Ю. Ю. Дгебуадзе, М. И. Шатуновскому, В. С. Шишкину, З. А. Зориной, Ж. А. Черняеву, Ю. С. Решетникову, В. М. Ковальзону, Е. А. Гороховской, Е. Н. Панову, М. В. Мине, В. В. Иваницкому, Ю. И. Александрову, Н. М. Хоничевой, И. В. Нечаеву, Ю. А. Лабасу, В. В. Рожнову, И. В. Ермаковой,

К. А. Никольской, К. Ф. Дзержинскому, А. А. Захарову, Л. М. Баскину, М. Е. Гольцману.

Большое спасибо К. Coleman, M. C. Ashton, D. S. Wilson, A. E. Magurran, S. D. Gosling, R. Ledger, V. Csányi, P. Drent, A. Mazur, K. B. MacDonald, A. S. Clarke, P. Mormède, J. Siegel, A. S. Chamove, J. Archer, G. Barlow, H. Vox, J. Ward, L. Rogers, P. Biro, T. C. M. Bakker, A. J. Figueredo, С. Смирнову, М. Zuckerman, L.R. Goldberg, L. Mealey, J. Hogan, J.A.J. Metz, E. Tobach, а также многим другим за многочисленные ценные замечания и комментарии по поводу различных аспектов настоящей работы, а также за присылку оттисков своих работ. В этой связи я особенно благодарен, к сожалению ныне покойным, Н. J. Eysenck, G. P. Vaerends и Ю. Н. Сбикину. За помощь в определении личинок насекомых, населяющих экспериментальные аквариумы, я благодарю Ю. С. Решетникова, О. А. Попову и М. О. Скоморохова.

Я также весьма признателен компании StatSoft Inc. (Tulsa, Oklahoma) за предоставление мне программного обеспечения и J. Hooton за пакет RANTEST. Данная работа была поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований, грантом поддержки ведущих научных школ РФФИ, грантом поддержки молодых ученых РАН, Ассоциацией по изучению поведения животных (ASAB), Международным этологическим советом (International Ethological Council), и Международным научным фондом (International Science Foundation).

## 2. МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Психометрический подход

Особи могут различаться самыми разными аспектами своего поведения и эти различия могут определяться множеством причин (Рис. 1). Индивидуальные различия в поведении могут, например, быть связаны с полом, размером тела или отражать риск быть съеденным хищником, мотивационное состояние особи, а также ее пораженность паразитами и т.п. (Magurran, 1993). Индивидуальные различия могут определяться генетическими факторами или зависеть от особенностей опыта. Однако, различия наблюдаемые между особями обычно рассматриваются отдельно от *изменений*, т.е. различий поведения одних и тех же особей с течением времени (Langlet, 1971; Clark & Ehlinger, 1987). Различия между полами обычно также рассматривают отдельно и не включают в сферу индивидуальных различий (Clark & Ehlinger, 1987).

Исторически адапционистский<sup>3</sup> анализ индивидуальных различий начался с рассмотрения альтернативных стратегий поведения в рамках эволюционной теории игр (Davies, 1982; Dawkins, 1976, 1982; Maynard Smith, 1982; Krebs & Davies, 1987). При этом указывалось, что различные особи могут постоянно применять определенные фиксированные стратегии (в этом случае

---

<sup>3</sup> В данном случае, под адапционизмом имеется в виду представление согласно которому любой признак существует главным образом постольку поскольку он возник в результате естественного отбора и поэтому повышает приспособленность особи – своего носителя (см. Dawkins, 1982; Maynard Smith, 1982).

возникает полиморфизм) или каждая особь может в определенном соотношении использовать несколько возможных стратегий (так называемые смешанные стратегии – *mixed strategies*). Возможны и разнообразные комбинации, например когда особи используют смешанные стратегии с разными вероятностями.

В самом общем смысле, индивидуальные различия поведения и альтернативные стратегии могут определяться тремя типами причин (Davies 1982; Partridge & Green, 1985): они могут зависеть от среды, индивидуального фенотипа и поведения других особей. Часто исследователи также различают *внутри-*

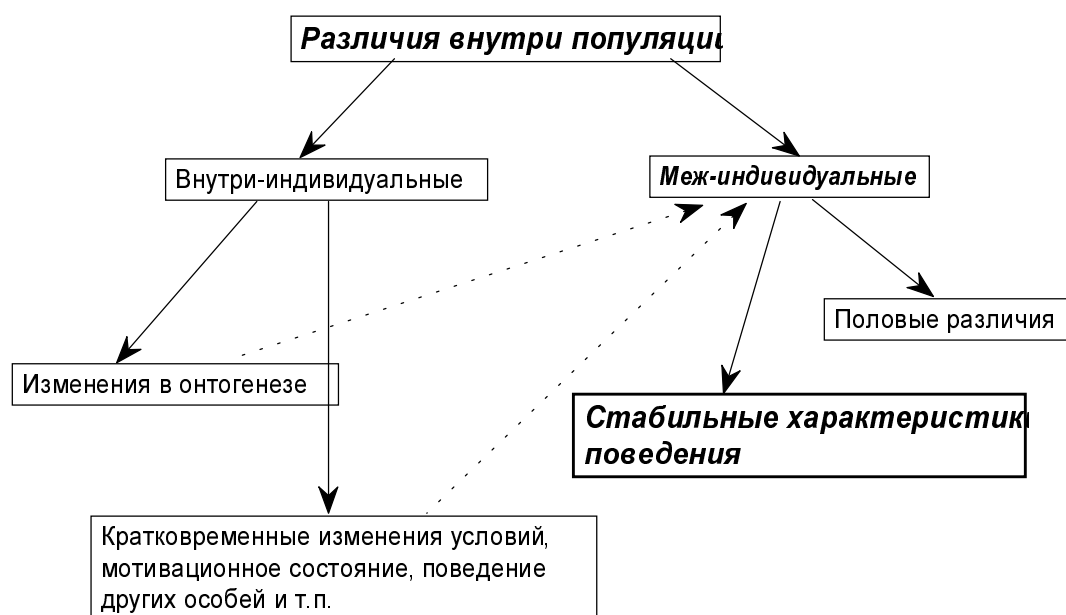


Рисунок 1. Классификация индивидуальных различий поведения

(пунктирные стрелки показывают различия иногда смешиваемые с собственно индивидуальными различиями)

и *меж-индивидуальные* различия (Schleidt, 1976; Ringler, 1983; Clark & Ehlinger, 1987; Magurran, 1993). Под внутри-индивидуальными различиями подразумеваются непродолжительные изменения поведения особи, происходящие под влиянием кратковременных изменений факторов среды, обычно не более чем в

течение нескольких часов или дней. Меж-индивидуальная изменчивость, напротив, отражает более или менее устойчивые различия между фенотипами отдельных особей. Однако, термин "индивидуальные различия" часто используется для наименования самых разнородных явлений – от гибкого адаптивного поведения и принятия решений до устойчивых поведенческих фенотипов. Понятно, что для того, чтобы атрибутировать различия именно отдельным особям, необходима некоторая базовая устойчивость элементов поведения.

### **2.1.1 Признаки поведения: гибкость, пластичность, случайность**

При изучении любых различий между видами, популяциями и особями, базовой концептуальной единицей является *признак* (Мина, 1986; Яблоков, Ларина, 1985; Яблоков, 1987, 1988). Понятие признака включает в себя любую черту (*trait*), которая может варьировать между видами, популяциями и особями (Langlet, 1971; Michener & Sokal, 1957; Мина, 1986). При изучении морфологической изменчивости, признаки как правило весьма просто определить. Например, обычно не составляет труда измерить размеры, скажем, длину или массу животных.

В поведенческих исследованиях, напротив, обычно имеет место обратное. Даже в хорошо контролируемых экспериментальных условиях зачастую тяжело создать полностью идентичную среду для всех особей. Неизбежно они получают несколько разные стимулы, и степень таких различий трудно оценить. Эта проблема возникает даже при тестировании особей из высоко гомогенных инбредных линий, разводимых при стандартизированных условиях, в стандар-

тизированных поведенческих тестах (Harrington & Blizard, 1983). Животные могут отличаться по различным аспектам их внутренних мотивационных состояний, например в степени голода. Как уже указано выше, особи могут использовать различные стратегии в зависимости от поведения других в группе (Davies 1982; Krebs и Davies 1987). Наконец, невозможно исключить и «случайную вариацию, не контролируемую и часто неотделимую от измерения поведения» (Jinks & Broadhurst 1974, p.8), тем более, что естественный отбор, как известно, может поддерживать смешанные стратегии (Maynard Smith, 1982), или полностью случайное поведение ("*adaptive coin-flipping*"<sup>4</sup>, Cooper & Kaplan, 1982; Kaplan & Cooper, 1984; см. также Лабас и Крылов, 1983). Известно, что элемент поведенческой пластичности весьма обычен (Lima & Dill 1990; Thompson 1991; Via et al. 1995; West-Eberhard 1989). Поэтому всегда можно ожидать значительных различий в поведении даже одной и той же особи.

Таким образом, любая отдельно взятая поведенческая переменная, измеренная в некоторой специфической ситуации, вряд ли представляет собой достаточный признак, который можно использовать для того, чтобы надежно различать отдельных особей. Вероятно это и было одной из причин по которой ранние этологи рассматривали индивидуальные различия как не более, чем просто "белый шум" – случайные отклонения от адаптивной нормы (см. Slater, 1981; Clark & Ehlinger, 1987).

---

<sup>4</sup> подбрасывание монеты (англ.)

### 2.1.2 Признаки поведения: корреляции

Различные фенотипические признаки обычно коррелируют между собой, что может иметь ряд причин (Arnold, 1992; 1994; Hahn, et al. 1990). Генетические корреляции возникают, например (см. Falconer, 1981), в результате плейотропного действия генов (действие специфического гена более чем на один фенотипический признак) или как результат неслучайной ассоциации аллелей в различных локусах (*linkage disequilibrium*). Более того, простое существование фенотипической корреляции часто указывает (однако не обязательно) на то, что между этими признаками может иметь место и генетическая корреляция (Bakker, 1994; Cheverud, 1988; Falconer, 1981; Roff, 1996; Livesley et al., 1998).

Корреляции могут обуславливаться и ограничениями на онтогенез (*developmental constraints*) – ограниченным набором возможных онтогенетических состояний, в результате упорядочения во времени, или функциональных ограничений, таких как ограничения на значения величин признаков или их комбинаций (Arnold, 1990, 1992, 1994). Наконец, часто делается предположение (напр. Bakker, 1994; Depue & Collins, 1999; Gray, 1987; Royce & Powell, 1985), что индивидуальные различия в поведении обуславливаются различиями в уровнях активности относительно ограниченного набора внутренних причинных факторов (например мотивационных, физиологических или генетических механизмов) контролирующих данное поведение. Если общая мотивационная система управляет целым набором элементов поведения, эти элементы должны быть скоррелированы и реагировать на внешние факторы сходным образом.

Кроме этого, известно, что корреляции типа повторяемости (*repeatability*) – корреляция между одним и тем же признаком, измеренным через определен-

ный промежуток времени), должны достигать высокого значения для признаков, которые обладают высокими показателями наследуемости. Действительно, коэффициент повторяемости представляет собой верхний предел для коэффициента наследуемости (Falconer, 1981).

### 2.1.3 Признаки поведения: стабильность и устойчивость

Из всего вышеизложенного очевидно, что адаптивное поведение должно быть высоко специфично в разных ситуациях. А это, на первый взгляд, совершенно противоречит возможности существования *стабильных* характеристик индивидуальности. Однако это не совсем так.

В психологии личности (см. напр. Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985) различают два разных аспекта стабильности поведения – имеется фундаментальное различие между терминами "*стабильность*" в узком смысле слова (*stability*) и "*устойчивость*" (*consistency*). Когда говорят о стабильности некоторого поведения, это обычно означает, что данное поведение не изменяется. Однако, "*устойчивость*" подразумевает под собой совершенно особый вид стабильности. Собственно *устойчивость* означает, что данная поведенческая переменная демонстрирует высокую корреляцию при повторном измерении через какое-то время (*временная устойчивость – consistency over time* – или непрерывность – *continuity*) или в разных ситуациях (*consistency across situations*), причем даже и в том случае если общий уровень этой переменной изменяется (Nunnally, 1967; Ozer, 1986). То есть индивидуум, который, скажем, проявляет больший уровень смелости чем другие в одной ситуации имеет тенденцию проявлять больший уровень смелости и в других ситуациях, даже при том, что поведение в целом различается в этих ситуациях (Рис. 2). Например

Магнуссон и Эндлер (Magnusson & Endler, 1977) различают *абсолютную устойчивость* (*absolute consistency*), когда индивидuum проявляет данное поведение в одной и той же степени в разных ситуациях (то есть стабильность в узком смысле), *относительную устойчивость* (*relative consistency*), когда порядок ранжирования особей в соответствии со степенью проявления ими данного поведения устойчив в разных ситуациях, а также *когерентность* (*coherence*), когда поведение индивидуумов предсказуемо, не являясь при этом устойчивым.

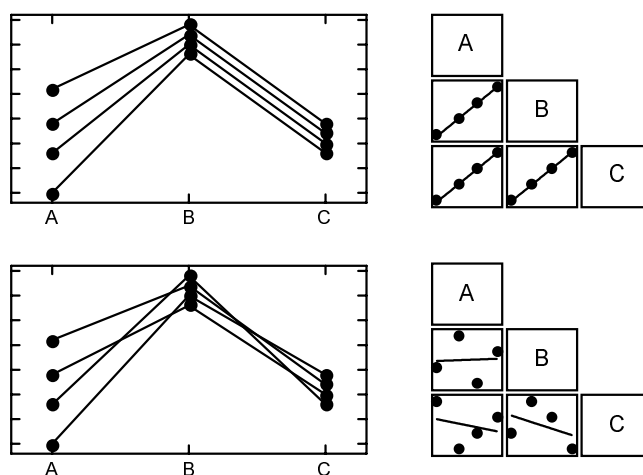


Рисунок 2. Схема, иллюстрирующая различия между стабильностью и устойчивостью поведения.

Соединенные точки обозначают четырех индивидуумов. Слева: общий уровень поведения в трех ситуациях (А, В, С); справа: межситуационные корреляции (скаттер-диаграммы). Низкий уровень и высокая вариабельность данного поведения наблюдается в ситуации А, высокий уровень и низкая вариабельность – в В и низкий уровень и низкая вариабельность в С. Однако, индивидуальные различия в поведении могут быть устойчивыми (верхний ряд) или не устойчивыми (нижний ряд).

Д. Озер (Ozer, 1986) разработал общую теоретическую систему, в которых индивидуумы, ситуации, профили реагирования и время представляют собой базовые концептуальные единицы для изучения индивидуальности. Пу-

тем разделения общей дисперсии поведения<sup>5</sup> на ряд специфических компонент изменчивости, каждый из которых связан с определенной концептуальной единицей, можно определить множество разных типов устойчивости поведения, в дополнение к временной устойчивости и устойчивости в разных ситуациях. Например, возможно определить устойчивость профилей реагирования в разных ситуациях (когда индивидuum устойчиво демонстрирует относительно высокий уровень беспокойства но низкий уровень социального доминирования в различных ситуациях) и устойчивость эффектов времени в разных ситуациях (когда, например, индивидuum с возрастом становится более беспокойным, причем это устойчиво проявляется в различных ситуациях).

Таким образом, между устойчивостью (т.е. стабильностью) и ситуационной специфичностью (т.е. нестабильностью) не существует противоречия и поведение может быть одновременно высоко устойчиво и высоко ситуационно-специфично. Это означает, что даже очень устойчивые поведенческие характеристики могут быть адаптивны и приспособлены к требованиям специфической ситуации, и для того, чтобы быть адаптивными индивидуальные различия не должны обязательно быть высоко ситуационно-специфичны, хотя поведение само по себе, конечно же, должно быть таким.

---

<sup>5</sup> Для этих целей может использоваться специальный статистический аппарат теории обобщаемости (generalizability theory)

#### 2.1.4 Признаки поведения: общие факторы

Устойчивые корреляции между несколькими устойчивыми показателями поведения подразумевают под собой существование более общей характеристики или фактора (*dimension*). Такие более или менее общие поведенческие характеристики, которые непосредственно не наблюдаемы и представляют собой абстрактные конструкты, которые должны быть получены путем вывода, обычно называются латентными. Поэтому «в той степени в какой, что переменная абстрактна скорее чем конкретна, можно говорить о ней как о конструкте. Такая переменная буквально представляет собой конструкт, которой является чем-то, что исследователь создает в своем собственном воображении, что-то, что не существует как изолированная, наблюдаемая характеристика поведения. Этот конструкт представляет собой гипотезу (обычно только наполовину сформулированную), что ряд поведенческих элементов коррелируют между собой при изучении индивидуальных различий и/или одинаковым образом реагируют на одни и те же экспериментальные эффекты.»<sup>6</sup> (Nunnally, 1967, с. 85).

Басс и Крэйк (Buss & Craik, 1983) разработали так называемый акт-частотный подход (*the act frequency approach*) к характеристикам индивидуаль-

---

<sup>6</sup> «to the extent that a variable is abstract rather than concrete, we speak of it as being a construct. Such a variable is literally a construct in that it is something that the scientist puts together from his own imagination, something that does not exist as an isolated, observable dimension of behavior. This construct represents a hypothesis (usually only half-formulated) that a variety of behaviors will correlate with one another in studies of individual differences and / or will be similarly affected by experimental treatments.»

ности, в которых черты индивидуальности рассматриваются как обобщенные предрасположенности или тенденции к определенному стилю реагирования, характерные для определенных индивидуумов в различных ситуациях. Таким образом, общие характеристики индивидуальных различий представляют собой систему опосредующих переменных. Такие переменные могут быть измерены путем агрегирования объективно измеренных поведенческих активностей или посредством рейтинговых оценок сделанных опытными наблюдателями.

Как указывают несколько авторов, «большинство показателей измеряемых при исследовании поведения животных подобны одиночным элементам личностных тестов и тестов способностей» (Henderson, 1979, с.273; см. также Роусе, 1977) и, следовательно, эти показатели могут рассматриваться как истинные поведенческие фены (Fuller, 1979). Таким образом, индивидуальные

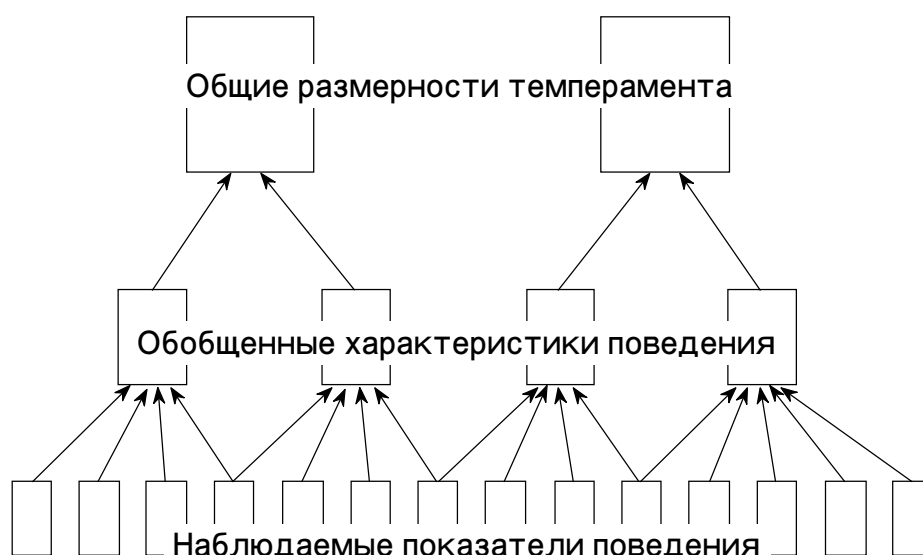


Рисунок 3. Схема иллюстрирующая иерархическую организацию поведенческого фенотипа

различия в поведении могут рассматриваться на нескольких уровнях (Рис. 3). На самом низком уровне анализа находятся специфические поведенческие реакции, активности, действия и т.д., наблюдаемые в единичный момент времени. Часто, они не могут служить надежной характеристикой индивидуумов. В то же время, на более высоком уровне могут появляться широкие, устойчивые и агрегатные конструкты, которые выводятся в результате анализа ковариаций между различными элементарными показателями, реакциями или активностями (Eysenck, 1970; Fuller, 1979; Livesley et al., 1998; Royce & Powell, 1985; Royce, 1979; Ozer, 1986).

### **2.1.5 Иерархическая организация, модульность и конкуренция**

Уже довольно длительное время принято считать, что поведение животных, в том числе и человека, имеет модульную, иерархически структурированную организацию (Baerends, 1976; Byrne & Russon, 1998; Dawkins, 1976; Newell & Simon, 1972; Tinbergen, 1951; Toates, 1986; Tooby & Cosmides, 1992; Karmiloff-Smith, 1994). Так например, Доукинз (Dawkins, 1976) предполагает, что иерархическая организация является фундаментальным принципом поведения и поддерживается естественным отбором. Она возникла в течение эволюции поскольку обеспечивает более высокую экономию и эффективность по сравнению с другими возможными структурами. Многочисленные вычислительные модели функционирования мозга, кроме того, показали, что конкуренция между когнитивными модулями может представлять собой другой основной принцип поведенческой организации (Grossberg, 1982; Rolls & Treves, 1998).

Такой подход непосредственно применим и к структуре индивидуальности. Если характеристики индивидуальности зависят от Дарвиновских когнитивных алгоритмов (по Tooby & Cosmides, 1992) и базовых эмоциональных систем (DePue & Collins, 1999; Gray, 1987; Tellegen, 1985), их иерархическая организация должна непосредственно транслироваться в паттерны индивидуальной изменчивости и поддерживаться естественным отбором. Многомерная иерархическая структура черт индивидуальности, часто выявляемая в поведении людей и других видов животных, может таким образом быть прямым результатом модульной, иерархической, и взаимно конкурентной организации систем управления поведением.

Этологическая концепция контрольных систем поведения (*behavioural control systems*), основанная на метафоре "программного обеспечения" организации поведения, была, например, применена к анализу черт темперамента, связанных с поведенческим торможением, застенчивостью, а также робостью в присутствии незнакомцев у детей (Stevenson-Hinde & Shouldice, 1993). В рамках такого подхода, значительная простота описания и интерпретации достигалась путем назначения функционально эквивалентных поведенческих реакций нескольким взаимодействующим системам управления, таким как страх, привязанность, исследовательское поведение и общительность (см. Stevenson-Hinde & Shouldice, 1993).

Кроме того, существуют достаточные доказательства, указывающее, на то, что экстраверсия связана с положительным аффектом и поэтому отражает базовую мотивационную систему. В то же время, такая характеристика личности как невротизм, представляет другой фундаментальный механизм, связанный

с негативным аффектом (см. Depue & Collins, 1999; Gray, 1987; Meyer & Shack, 1989; Tellegen, 1985; Watson & Tellegen, 1985).

Можно ожидать, следовательно, что одни и те же системы управления поведением организованные в иерархическом порядке определяют последовательные ассоциации когнитивных и поведенческих активностей в группы взаимно подавляющие друг друга, корреляции между определенными поведенческими переменными в разных ситуациях, сходные паттерны изменения функционально связанных элементов поведения в ответ на одни и те же экспериментальные эффекты, а также как вызывают различные другие формы поведенческой устойчивости, типа устойчивости профилей реагирования в разных ситуациях и устойчивости эффектов времени в разных ситуациях (по Ozer, 1986).

## 2.2 Концепция темперамента

Таким образом, из предыдущего обсуждения становится ясно, что возможно применение термина "*темперамент*" и даже "*личность*" для описания поведения животных без какого-либо антропоморфизма, при условии, конечно, что темперамент определяется объективно, например, как *система относительно устойчивых характеристик поведения индивидуума, связанных с типом его нервной системы*. Традиционно, данное определение больше соответствует понятию личности<sup>7</sup> (см. Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985). Однако, по

---

<sup>7</sup> Как указывается ниже, темперамент включает *формальные* аспекты поведения, в отрыве от внутреннего содержания и мотивации.

причинам, обсуждение которых дается ниже, именно это, несколько расширенное, определение используется в настоящей диссертации для обозначения понятия темперамент.

Несмотря на то, что в литературе имеются определенные разногласия относительно определения темперамента и личности, оба термина часто используются взаимозаменяемо. Главный элемент консенсуса между различными подходами – то, что устойчивость во времени и в разных ситуациях являются главными особенностями темперамента в отличие от состояний и настроений (Eysenck, 1970; Buss & Plomin, 1975; Небылицын, 1976; Симонов, 1981, 1987; Strelau, 1983; 1984; Eysenck & Eysenck, 1985; Goldschmidt et al., 1987; Zuckerman, 1994a). Кроме того, часто делаются дополнительные различия. Например, некоторые авторы (Fridhandler, 1986) указывают, что черты темперамента представляют собой абстрактные предрасположенности, которые проявляются не непрерывно, в ответ на определенные обстоятельства, в то время как состояния и настроения конкретны, очевидны, и в пределах данного эпизода проявляются непрерывно.

Наиболее часто *темперамент* определяется как совокупность *формальных* аспектов поведения, его стилистических, динамических и энергических особенностей, *в отрыве от внутреннего содержания или мотивации* (Небылицын 1976; Rothbart & Derryberry 1981; Strelau 1983; Rothbart 1986; Goldschmidt et al. 1987). Также, темперамент человека считается в значительной степени биологически детерминированным (включая генетические эффекты), выраженным уже в раннем онтогенезе и относительно слабо поддающимся изменению (см. например. Buss & Plomin, 1975; 1984; Strelau, 1983). *Личность*, с другой стороны, наиболее часто рассматривается как несколько более содержательная

концепция, включающая самые разные аспекты психологической и поведенческой индивидуальности (Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985). Кроме того, личность может включать в себя не только индивидуальность формальных черт, но и такие конструкты, как "концепция я" (Strelau, 1983; Maddi, 1989). В последнем смысле, конечно же, понятие личность может быть неприменимо к животным.

В то же время, различия между темпераментом и личностью слишком неопределенны (см. также Zuckerman, 1994a). Как можно, например, отделить "стиль" от "содержания" поведения? Кроме того, подавляющее большинство поведенческих характеристик зависят от генетических и других биологических факторов (Eaves et al. 1989; Plomin 1986; Plomin et al. 1994), и не все характеристики поведения имеющие значительный наследственный компонент проявляются в раннем в детстве.

Напротив, черты, которые выражены рано, почти всегда имеют более низкие уровни наследуемости, а оценки показателей наследуемости поведения почти всегда *увеличиваются* с возрастом (Eaves et al., 1989; Hahn et al., 1990; Plomin, 1986). Кроме того, существует много характеристик индивидуальности, которые не легко поддаются изменению. В конечном счете и животные могут иметь ранний темперамент, который позже формируется в личность с опытом (Mather & Anderson, 1993).

Кроме того, естественный отбор формирует у людей психологические черты, которые вполне определенно рассматриваются именно частью личности а не темперамента (напр. Buss 1991; MacDonald, 1995; Segal & MacDonald, 1998; Budaev, 1999), что является важным аргументом, показывающим, что биологические факторы детерминируют личность в не меньшей степени чем

темперамент. Наконец, существуют все увеличивающиеся хотя все еще и спорные доказательства существования элементов сознания и самосознания как минимум у некоторых видов животных (Griffin, 1993; Dawkins, 1993). В соответствии с теорией функциональных систем, основанной на концепции опережающего отражения, все живые системы обладают определенными формами сознания (*consciousness*, см. Alexandrov, 1999). Таким образом, термин "личность" в принципе имеет более широкую применимость для описания индивидуальности животных разных видов, в том числе и человека, несмотря на тот факт, что он может нести несколько больший антропоморфный смысл. Тем не менее, в диссертации используется термин "темперамент", что является данью традиции, исторически сложившейся в отечественной литературе.

### **2.3 Использование антропоморфной терминологии**

Исследователи, изучающие поведение животных часто наблюдают поведенческие элементы носящие большее или меньшее сходство с поведением человека, и поэтому иногда используют название соответствующего элемента поведения человека как сокращенное наименование или обозначение для поведения данного вида животных (Mitchell et al., 1996; Mitchell & Hamm, 1997). Хотя такая антропоморфная терминология и может быть подвержена критике (напр. Kennedy, 1992), во многих случаях она чрезвычайно полезна и весьма часто ее невозможно избежать (Mitchell et al., 1996; Mitchell & Hamm, 1997).

Например, в классической работе Хэбба (Hebb, 1946) было показано, что хозяева шимпанзе, использующие антропоморфные психологические характеристики для описания поведения этих животных способны значительно более

успешно предсказывать их поведение чем исследователи, использующие как бы объективную не-антропоморфную терминологию. Хэбб рекомендует использовать антропоморфные термины для описания поведения шимпанзе и других видов, однако исследователи также должны отмечать молекулярные элементы поведения (такие как "А приближается к В и ударяет В по голове") и ситуационные факторы (напр. "А является матерью В и В незадолго до этого атаковал С") которые представляют собой дополнительные доказательства для антропоморфно-определенных элементов поведения. Таким образом, можно предложить доказательную базу для используемых критериев психологического описания поведения животных. Данный методологический подход в последние годы был успешно использован разными авторами (напр. de Waal, 1982, 1996; Whiten & Byrne, 1988).<sup>8</sup>

Недавние исследования (Mitchell & Hamm, 1997; см. также Mitchell et al., 1996) показывают, что сходство поведения животных с поведением человека в сходном контексте является наиболее важным фактором для его психологической интерпретации, в частности намного более важным чем сходство

---

<sup>8</sup> Неизбежность использования антропоморфных терминов в большой степени связана с тем, что исследователи сами являются представителями одного из биологических видов, *Homo sapiens*. Следовательно мышление исследователя базируется, а в значительной степени и лимитируется (см. Tooby & Cosmides, 1992), когнитивными механизмами и алгоритмами, выработанными в процессе естественного отбора. По всей видимости, такие термины как страх, агрессия и т.п. являются весьма интуитивными и естественно применимыми для описания поведения широкого диапазона даже неживых объектов по той простой причине, что они связаны с наиболее базовыми когнитивными механизмами, имеющими ключевое значение для повышения итоговой приспособленности особей нашего вида.

основанное на физической схожести, знакомстве, филогенетической близости с *Homo sapiens* или культурных стереотипах. При этом, поведенческое сходство в данном случае не подразумевает точного сходства движений тела или мимики. Понятно, что животные могут выражать эмоции значительно иным образом; в действительности важен *общий паттерн* поведения и активности животного в специфической ситуации (*behavior-in-context*, Mitchell & Hamm, 1997).

В то же время необходимо отметить, что, исследователи не должны интерпретировать неизбежное использование антропоморфной психологической терминологии как указание на действительное сходство психологических состояний, субъективного опыта и психологических способностей у других видов животных. Очевидно, что один и тот же психологический термин (например страх) можно применить для описания поведения самых разных видов, которые отнюдь не имеют идентичной психологии (Mitchell et al., 1996; Mitchell & Hamm, 1997). В принципе, антропоморфная терминология (такие понятия как страх, мотивация, принятие решения и т. п.) может быть даже применена к описанию поведения роботов и других искусственных автономных агентов.

Важно, что использование антропоморфной психологической терминологии в исследованиях индивидуальных различий значительно облегчается возможностью измерения степени консенсуса между оценками психологической характеристики даваемой некоторому индивидууму разными экспертами. В том случае если между наблюдателями-экспертами существует значительное согласие по поводу степени проявления некоторой поведенческой характеристики особями (т.е. если корреляция между индивидуальными рейтингами велика), можно с уверенностью говорить, что данный субъективный в своей основе инструмент надежно измеряет данную объективную характеристику поведения (Stevenson-Hinde, 1980; Gosling, 1998; King & Figueredo, 1997).

### 3. ОБЩАЯ МЕТОДИКА

#### 3.1 Общие замечания.

В рамках данной диссертации осуществлен комплекс экспериментальных работ, каждая из которых была призвана решить конкретные задачи. Решение каждой задачи, в свою очередь, осуществлялось по собственной методике, включающей в себя специально разработанные экспериментальную процедуру, регистрацию поведения и статистический анализ данных. Объединение описаний всех методических процедур в одном общем разделе представляется нецелесообразным, поскольку такой раздел выглядел бы чрезвычайно громоздко, а работа в целом была бы перегружена многочисленными перекрестными ссылками, что заметно осложнило бы восприятие и понимание результатов, полученных в рамках отдельных частей диссертации.

Поэтому в данном разделе представлены лишь те общие методические аспекты работы, которые были едиными для всех ее частей. Частные методические детали и особенности изложены в соответствующих главах диссертации.

#### 3.2 Экспериментальные животные и объемы выборок

В данной работе были использованы следующие виды рыб:

1. гуппи (*Poecilia reticulata*);
2. чернополосая цихлазома (*Archocentrus nigrofasciatum*);
3. восьмиполосая цихлазома (*A. octofasciatum*);

4. львиноголовая цихлида (*Steatocranus cassuarius*);
5. севрюга (*Acipenser stellatus*);
6. Русский осетр (*A. gueldenstaedtii*);
7. Черноморская глазчатая зеленушка (*Symphodus ocellatus*).

Из них, первые шесть видов использовались в лабораторных экспериментах, а глазчатая зеленушка – и в полевых исследованиях и в экспериментах.

Объем материала определялся исходя из соображений методологической целесообразности – размер выборки должен быть достаточен для получения достоверного результата (отклонения нулевой гипотезы с  $p < 0.05$ ). Если же результаты оказываются недостоверными ( $p > 0.05$ ), статистическая мощность критерия должна быть достаточно велика ( $\alpha > 0.8$ ). Однако, в любом случае, размер выборки должен быть *минимален* для получения четкого результата (отклонение или принятия нулевой гипотезы). Это связано как с эффективностью проведения исследования – избеганием нецелесообразного расходования ресурсов (финансов, времени и пр.), так и с минимизацией этических проблем, связанных с проведением экспериментов на животных (см. *ASAB–ABS Guidelines for Use of Animals in Research*<sup>9</sup>, *APA Ethical Principles*<sup>10</sup>).

Различные вопросы, связанные с минимизацией количества особей использованных в поведенческих экспериментах на животных рассмотрены в специальном сборнике ASAB, посвященном этическим проблемам (см. Still,

---

<sup>9</sup> *Animal Behaviour*, 1991, 41, 183-186

<sup>10</sup> для получения кодекса этических принципов Американской психологической ассоциации можно написать по адресу: *The APA Ethics Office, 750 First Street, NE, Washington, DC 20002-4242*

1994 и McConway, 1994). Авторы показывают, что увеличение статистической мощности критерия может быть достигнуто не только за счет увеличения объема выборки, но также путем применения более мощных критериев, увеличения точности измерения (уменьшения случайной ошибки), лучшим планированием эксперимента, а иногда и использованием уровня значимости большим чем стандартный  $p < 0.05$ . В рамках настоящей работы, автором диссертации было разработано специальное программное обеспечение для определения статистической мощности коэффициентов корреляции (Power Calculator for Windows, см. раздел 3.5).

### **3.3 Методы регистрации поведения**

При исследовании различных аспектов поведения животных требуется применение объективных методов регистрации различных видов активности. Это особенно актуально при изучении быстротекущих процессов социального взаимодействия особей.

В настоящее время известно большое количество методов, предназначенных для этой цели (Altman, 1974; Martin & Bateson, 1986; Slater, 1978). В большинстве случаев исследователь разбивает весь комплекс поведения на отдельные элементы, которые могут представлять либо дискретные "события" (*events*), продолжительность которых не учитывается, либо так называемые "состояния" (*states*), длительность которых представляет для исследователя интерес. Принципиальное значение имеет и то, являются ли они взаимоисключающими (например неподвижность и перемещение) или не исключаящими

(Altman, 1974; Sackett, 1978). Очевидно, что их выделение является искусственным методическим приемом – в действительности поведение можно поделить на множество элементов, что зависит как от уровня анализа, так и от задач исследования (Benton, 1981; Slater, 1973, 1978). Весьма часто используется так называемый метод фокальной выборки (*focal sampling*), при котором в течение определенного времени ведут наблюдение за отдельно выбранной особью и регистрируют последовательность всех выбранных элементов поведения (Altman, 1974; Martin & Bateson, 1986). Исследователь получает своего рода протокол ее индивидуального поведения. Реже регистрируют поведение одновременно нескольких животных – так называемый метод "полной регистрации" (*the complete record*, Slater, 1978).

Для регистрации последовательностей событий раньше использовали специальные многоканальные регистраторы, записывающие показатели на бумажную ленту. Среди подобных приборов можно указать, например индикатор отметчиков времени *H358* и прибор "*Этограф*" (Пошивалов, 1977). Известны также регистрирующие системы, записывающие данные на перфоленту (Пошивалов и др., 1979; White, 1972) или магнитную ленту (Вербицкая и Пошивалов, 1987). В последние годы распространение получили специализированные программы для персональных компьютеров (Hendrie & Bennett, 1984; Noldus, 1991) и даже для программируемых микрокалькуляторов (Mutalik et al. 1985).

### 3.4 Компьютерная система EXPR

Автором диссертации была разработана система EXPR для регистрации и анализа последовательностей элементов поведения животных. Ее основными особенностями являются: (а) хранение данных в формате пакета статистической обработки данных CSS (*StatSoft, Inc.*); (б) возможность одновременной регистрации поведения нескольких особей, что особенно существенно при анализе социальных взаимодействий. Программы работают в операционной системе DOS, и следовательно могут использоваться в ОС Windows, OS/2 и DOS-эмуляторах UNIX (напр. GNU Dosemu для Linux).

Основу системы составляет программа EXPR\_SEQ, предназначенная для регистрации последовательностей элементов поведения. Регистрация осуществляется путем нажатия на определенные клавиши компьютера, каждая из которых кодирует некоторый элемент поведения. При этом наблюдателю нет необходимости держать клавишу нажатой в течение всего времени его демонстрации особью, что может быть существенно если отдельные элементы имеют значительную продолжительность. Предусмотрена возможность коррекции ошибочно нажатой клавиши. Результатом работы программы является последовательность кодов элементов поведения, а также продолжительностей каждого из них. Одна из особенностей системы - возможность "разрешения" или "запрещения" последовательных нажатий на одну и ту же клавишу. Элементы считаются "состояниями", а не "событиями", причем взаимоисключающими. В то же время, после простой обработки данные могут быть приведены к любой форме. Кроме этого в программе предусмотрены также три независимых дискретных счетчика нажатий на функциональные клавиши для каждого

элементарного акта, которые, например, могут служить указателями отдельных фрагментов поведения, а также для регистрации двигательной активности (подсчета количества пересечений координатной сетки), частоты дыхательных движений и т.д. В один файл данных могут быть сохранены результаты наблюдения за одной или несколькими особями. В течение одного сеанса работы данные могут быть сохранены как в один файл, так и в несколько разных файлов. Максимальное количество регистрируемых элементов поведения 145, причем пользователь может зарезервировать для использования любые клавиши или комбинации алфавитных и цифровых клавиш с Shift, Ctrl и Alt.

В процессе работы данные постоянно сохраняются на диск, что гарантирует от потерь при случайном сбое электропитания. Размер файла данных может быть как угодно большим и определяется только размерами свободного места на диске. Перед работой с программой необходимо создать особый текстовый файл с использованием специальной нотации, содержащий информацию о порядке регистрации в конкретном эксперименте. Таким образом достигается необходимая гибкость системы. В этом файле указывают: имена файлов для сохранения получаемых данных, определяют элементы поведения (клавиши, коды и описания клавиш, появляющиеся на экране монитора), устанавливают номера переменных, в которые будут сохраняться значения и т.д.

Достоинство программы EXPR\_SEQ – возможность одновременной регистрации поведения нескольких особей. При этом исследователь должен закодировать элементы поведения для каждой особи отдельно, а при регистрации отмечать нажатием соответствующей клавиши начало определенного поведенческого акта. Таким образом возможна регистрация и элементов поведения, принадлежащих к взаимно исключаящим друг друга группам, например

исследователь может регистрировать различные элементы социального поведения особи (первая группа регистрируемых элементов), а также ее местонахождение (вторая группа регистрируемых элементов). Дальнейшая обработка осуществляется с помощью специальных утилит.

Так, утилита EXPR\_SNG позволяет восстановить индивидуальные последовательности поведенческих актов для каждой из особей, а EXPR\_CMP выделяет последовательности комбинаций одновременно длящихся элементов поведения разных особей, т.е. последовательность таких состояний, при которых поведение ни одной из них не изменяется. Такая форма расположения данных позволяет напрямую использовать методы анализа параллельных "потоков поведения", (см. например, Gardner & Griffin, 1989; Haccou & Meelis, 1992) с применением стратегии "непрерывной выборки" (*continuous-time sampling*). Это тем более важно, что использование традиционного в таких случаях метода интервального кодирования оказывается проблематичным из-за того, что вычисляемые статистики зависят от субъективно выбранной продолжительности интервала (Gardner & Griffin, 1989). Еще одна утилита - EXPR\_BDG - позволяет быстро получить бюджеты активности особей и частоты отдельных элементов поведения.

Необходимо отметить, что использование системы EXPR наиболее оправдано для регистрации поведения, элементы которого могут быть легко и надежно формализованы и квантифицированы. Причем регистрация осуществляется методом "фокальной выборки".

### 3.5 Статистическое программное обеспечение

В процессе выполнения настоящей работы было разработано и другое программное обеспечение, предназначенное для различных методов статистического анализа данных. Хотя оригинально разработанное для ОС Windows 95/98/NT/2000, все программы были созданы таким образом, чтобы использовать только стандартные механизмы API, и поэтому их достаточно несложно перенести и на другие платформы. В частности, все программы стабильно работают в неизменном виде на базе эмулятора Windows GNU WINE в операционной системе GNU/Linux (следовательно они должны работать и в других реализациях UNIX). Все программы могут быть бесплатно получены у автора диссертации<sup>11</sup>.

#### *Power Calculator*

Данная программа предназначена для интерактивного вычисления различных аспектов статистической мощности в корреляционных исследованиях. Особенно важной ее чертой является то, что она позволяет сделать поправку для ограничения выборки (*range restriction*), а также для уровня статистической надежности переменных (обычно измеряемой с помощью коэффициента альфа Кронбаха). Программа использует алгоритмы описанные в работе Dunlap & Kemery (1985).

---

<sup>11</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр. 33, Москва, 117071; адрес электронной почты: [budaev@irene.msk.ru](mailto:budaev@irene.msk.ru)

### *PARANAL*

Программа *PARANAL* предназначена для оценки оптимального количества факторов в факторном анализе с помощью так называемого параллельного анализа, основанного на Монте Карло моделировании (Horn, 1965; Zwick & Velicer, 1986). Как было показано большой серией моделирования Монте-Карло, проведенной Цвиком и Велицером, большинство стандартных методов оценки количества факторов очень часто приводят к совершенно некорректным результатам, особенно в случае "зашумленных" данных. Это в особенности касается критерия Кайзера, в котором количество факторов оценивается как количество собственных значений корреляционной матрицы превышающих единицу. Этот критерий, однако, является основным и по умолчанию используется большинством статистических программных пакетов.

Кроме вычислений, связанных с оценкой количества факторов, программ, а также вычисляет и несколько критериев психометрической адекватности выборки (общего качества корреляционной матрицы в смысле применимости факторной модели): коэффициент сферичности Бартлетта, матрицу ковариаций анти-образов, а также коэффициенты адекватности Кайзера-Мейера-Олкина. Данные показатели описаны в работах Dziuban & Shirkey, (1974) и Kaiser (1970).

### *FACTROT*

Данная программа предназначена для вычислений, связанных с проведением различных факторных вращений. Программа позволяет вращать факторы в соответствии со следующими критериями: *PROCRUSTES* (косоугольное вращение с целевой факторной структурой), прямой Облимин (косоугольное

вращение), простой Промакс и Промакс с ведущими элементами (pivotal Promax, оба – косоугольные вращения), а также серию ортогональных вращений – Варимакс, Эквамакс и Квартимакс.

## 4. СТРУКТУРА ТЕМПЕРАМЕНТА У РЫБ

### 4.1 Структура темперамент у гуппи

#### 4.1.1 Введение

Главная цель настоящего раздела работы состоит в том, чтобы определить основные мотивационные системы и соответствующие им общие факторы (*dimensions*) темперамента в ситуациях включающих исследовательское поведение, инспекцию хищника, и групповом поведении у гуппи (*Poecilia reticulata* Peters). Если стабильные и устойчивые черты темперамента действительно существуют у этого вида рыб, можно ожидать, что (1) индивидуальные различия окажутся устойчивыми в разное время и ситуациях (2) они могут быть организованы в виде небольшого количества факторов, и (3) эти факторы могут быть интерпретируемы в терминах мотивационных систем. Еще одним вопросом, исследованным в данном разделе было выяснение вопроса о том является ли межиндивидуальная вариация непрерывной или же у гуппи существуют альтернативные стратегии, типа альтернативных стилей реагирования при стрессе, обнаруженных у рыб (Нечаев и др., 1991; Budaev, 1997b,c; Pottinger et al., 1992; van Raaij et al., 1996), птиц (Verbeek et al., 1994, 1996) и млекопитающих, в том числе и у человека (см. Venus et al., 1991). Наконец, я попытался установить, взаимодействуют ли устойчивые характеристики темперамента с процедурой первоначальной выборки особей гуппи из большой группы, что в перспективе может представлять серьезную методологическую проблему.

Гуппи представляет собой особенно удобный объект для исследований такого сорта, поскольку различные аспекты ее биологии и поведения были изучены достаточно хорошо. Этот вид демонстрирует впечатляющие межпопуляционные различия многих поведенческих и морфологических признаков, которые в значительной степени имеют наследственную природу (Magurran & Seghers, 1990; Magurran et al., 1992; Magurran, 1993). Кроме того, было выведено несколько инбредных линий гуппи (Schröder, 1983) которые могут быть использованы в будущих исследованиях.

Для исследования были выбраны ситуации требующие инспекционное и исследовательское поведение поскольку данные типы поведения включают сложные взаимодействия между разными поведенческими тенденциями и требуют принятия решения в ситуации мотивационного конфликта. Поэтому ожидалось, что можно идентифицировать определенные одновременно действующие мотивационные системы управляющие поведением рыб. Кроме того, инспекционное поведение имеет важное адаптивное значение как механизм защиты от хищника в естественной среде (Magurran & Girling, 1986; Dugatkin & Godin, 1992) и демонстрирует значительные различия между популяциями различающимися по прессу хищничества (Magurran & Seghers, 1990; Magurran et al., 1992). Наконец, новая среда и присутствие хищника представляют собой стрессовые ситуации и было показано (напр. Suomi, 1983; Gerlai & Csányi, 1990), что индивидуальные различия более устойчивы и предсказуемы в ситуациях стресса.

#### 4.1.2 Особенности методики

Одичавшие особи гуппи (*P. reticulata*) были отловлены в тепловодном ручье в районе станции водоочистки "Нижние поля". Визуальные наблюдения в местобитании рыб показали, что они формировали хорошо развитые ходовые стаи и имели четкую тенденцию избегать наблюдателя, стоящего на берегу. Кроме того, подавляющее большинство отловленных самцов гуппи имели относительно криптическую окраску, характерную для диких особей на о. Тринидад (родине гуппи). После поимки, примерно 100 особей содержали в течение одной недели в круглом аквариуме диаметром 0.9 м и глубиной 0.3 м.

В дальнейшем, 29 взрослых самцов гуппи были последовательно отловлены из этой группы при помощи небольшого ручного сачка (10x15 см с ручкой 30 см длиной). Отлов производился случайным образом (экспериментатор направлял сачок в направлении скопления особей), и был зарегистрирован порядок вылова каждой особи. В экспериментах использовали только самцов, поскольку, как известно (Warren & Callaghan, 1976), поведение самок в значительной степени зависит от овариального цикла.

Особи содержались индивидуально в 100-литровых аквариумах, разделенных непрозрачными перегородками на 12 идентичных отсека. Температура воды поддерживалась на уровне 22-24°C, а фотопериод – 12/12 часов день/ночь. Рыб кормили коммерческими сухими кормами, а также личинками хирономид и трубочником. Период адаптации перед началом экспериментов составил 2 недели.

#### 4.1.2.1 Экспериментальные процедуры

##### *Наблюдения*

Каждая особь группы была протестирована в четырех тестах с повторными ре-тестированиями, причем интервал между тестами составил приблизительно один месяц. При тестировании, рыб отбирали в случайном порядке, что позволило уменьшить вероятность артефактов. Для уменьшения стресса температура воды и освещенность были идентичны в домашних и экспериментальных аквариумах. Наблюдения проводили через небольшое окошечко, сделанное в ширме, отделяющей экспериментальную установку от экспериментатора.

В процессе наблюдений экспериментатор регистрировал различные виды поведенческой активности на диктофон. В дальнейшем аудиозаписи расшифровывались и элементы поведения рыб вводились в компьютер.

##### *Открытое поле*

Тест открытого поля проводился в три последовательных дня в шестиугольном аквариуме диаметром 0.9 м и глубиной 9 см. На дно аквариума была нанесена координатная сетка 10x10 см, что позволило регистрировать двигательную активность особей.

В начале тестирования особь группы для адаптации сажали на две минуты в стартовую камеру (небольшой непрозрачный цилиндр без дна), помещенную в открытое поле. После этого, стартовую камеру поднимали и поведение особи регистрировали в течении 5 минут. В данном тесте регистрировали количество пересечения квадратов координатной сетки (амбуляция АМВ), а также продол-

жительность (%) времени перемещения (MOVE). Амбуляция представляет собой стандартную переменную, весьма часто регистрируемую в тесте открытого поля (Archer, 1973; Walsh & Cummins, 1976; Gervai & Csányi, 1985).

#### *Тест инспекции хищника*

Инспекционный тест проводили в аквариуме размером 60х30х20 см с тремя отсеками (Рис. 4). "Домашний" отсек (С) отделялся от "инспекционного" (В) при помощи непрозрачной перегородки с отверстием (1, 6х6 см, 1 см от дна), закрываемом скользящей дверцей (2). Отсек с хищником (А) располагался

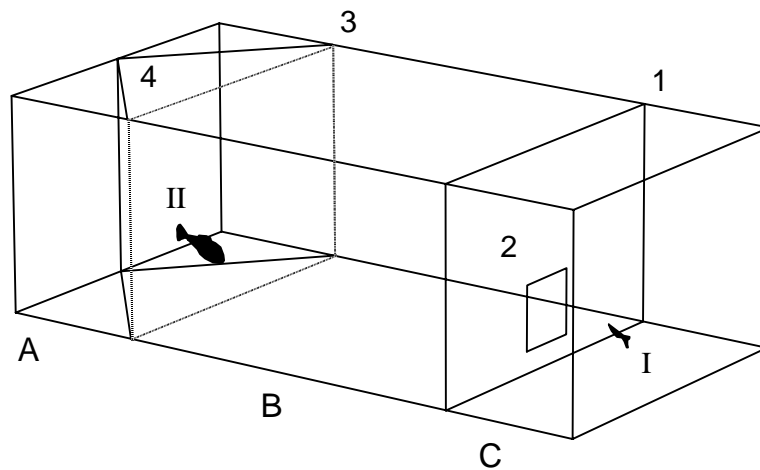


Рисунок 4. Схема экспериментальной установки инспекционного теста

А-отсек с хищником, В-"инспекционный" отсек, С-"домашний" отсек

за прозрачной перегородкой (3). Этот отсек содержал особь чернополосой цихлазомы (II, *C. nigrofasciatum*) длиной 7.8 см, помещаемую внутрь V-образной белой пластиковой конструкции (4), предотвращающей ее попытки спрятаться

в угол. Особь цихлазомы кормили за час до эксперимента, и она поэтому не проявляла бросков на особой гуппи.

В процессе тестирования особь гуппи помещали в стартовую камеру, помещенную в домашний отсек, причем дверца в инспекционный отсек была закрыта. Адаптация в стартовой камере продолжалась в течение 2 минут, после чего камеру поднимали. В течение последующих 5 минут регистрировали поведение тестируемой особи гуппи. Этот период в дальнейшем называется *первый субтест*. Затем открывали дверцу в инспекционный отсек и регистрировали поведение рыбы во *втором субтесте* до момента ее выхода в инспекционный отсек. Максимальное время для выхода представляло собой случайную величину в пределах 4-6 минут. Если особь не выходила в соседний отсек за это время, ее сажали туда в стартовой камере, после чего камеру убирали. Таким образом, время до выхода особи представляло собой цензурированную случайную величину. Как только особь выходила в инспекционный отсек, начинался третий субтест, который продолжался в течение 5 минут.

Во всех трех субтестах инспекционного теста регистрировали следующие элементы поведения:

STOP – зависание в толще воды

FRZ – затаивание на дне

SKI – серии быстрых бросков

MOVE – перемещение

ESC – попытки пройти через стекло аквариума

В течение третьего субтеста (когда тестируемая особь гуппи находилась вблизи потенциально опасного хищника) также регистрировали инспекционное поведение. Инспекционное поведение определяется как приближение особи к

хищнику, за которым следует более или менее продолжительная визуальная фиксация на нем (Magurran & Girling, 1986; Magurran & Seghers, 1990). Хотя чернополосая цихлазома и не является естественным хищником гуппи, несколько видов хищников визуально сходных с этим видом живут в естественных местах обитания гуппи (Reznick & Endler, 1982).

#### *Тест на стайную тенденцию*

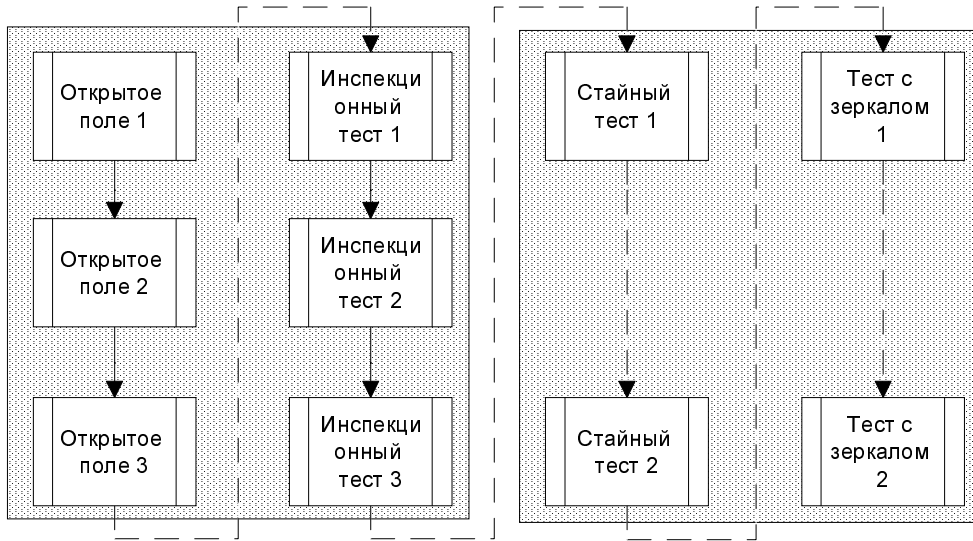
Тест на стайную тенденцию проводили с каждой особью дважды с двухнедельным интервалом между тестированиями в том же аквариуме, в котором проводили и инспекционный тест. Однако V-образная конструкция отсутствовала, в меньшем отсеке помещалась группа из 4 особей гуппи, а домашний отсек был заблокирован.

При тестировании испытуемую особь гуппи помещали в большой отсек стартовой камеры на 5 минут. Затем стартовую камеру поднимали и наблюдали за рыбой в течение 10 минут. При этом регистрировали STOP, FRZ, SKI, MOVE и ESC. Кроме того, регистрировали попытки испытуемой особи пройти в отсек с конспецифичными особями (ATMPT).

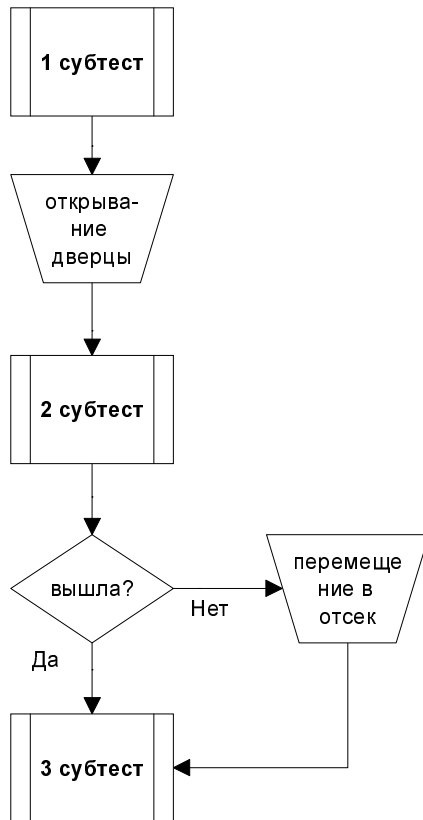
#### *Тест с зеркалом*

Данный тест проводили в аквариуме размером 36x30x20 см в котором к одной из стенок было прикреплено зеркало (30x20 см). Процедура тестирования была сходна с процедурой предыдущего теста, так, что регистрировали элементы поведения STOP, FRZ, SKI, MOVE и ESC. Кроме того, регистрировали попытки рыбы пройти сквозь зеркало (MIRR), а также визуальные фиксации

### А. Схема тестирования



### В. Процедура инспекционного теста



### С. Анализ данных



Рисунок 5. Схема эксперимента по изучению темперамента гуппи

на своем отражении в зеркале (LOOK). Этот тест предъявляли каждой особи дважды с двухнедельным интервалом. Блок-схема тестирования приведена на Рисунке 5А.

#### **4.1.2.2 Выделение характеристик темперамента**

Тестирование в многочисленных тестах позволило получить, в общей сложности, 83 поведенческие переменные для каждой особи группы. Поэтому был проведен специальный пошаговый анализ, направленный на выделение только лишь наиболее важных характеристик темперамента рыб. Конечно, казалось естественным провести единственный факторный анализ, включающий все переменные. Однако, относительно небольшой размер выборки привел бы в этом случае к совершенно ненормальному отношению количества переменных к количеству субъектов (83х29!), что в свою очередь сделало бы корреляционную матрицу абсолютно нестабильной.

Таким образом, анализ данных оказался достаточно сложен и включал в себя несколько шагов, заключающихся в выделении все более и более общих поведенческих размерностей на каждом шаге: (1) определение являются ли отдельные показатели поведения устойчивыми и надежными, (2) определение того, формируют ли они некие кластеры в рамках двух выбранных классов ситуаций (ситуация новизны и хищника, а также присутствие конспецифичных особей) и (3) выделении поведенческих размерностей более высокого порядка, проявляющихся в разных классах ситуаций.

*Шаг 1: Анализ надежности и агрегирование данных*

Прежде всего, анализ включал анализ надежности и агрегирование данных (Epstein, 1983), направленный на то, чтобы редуцировать большое количество переменных к меньшему количеству, более экономично репрезентирующему только наиболее важные аспекты индивидуальной вариации особей в каждом классе ситуаций. Преимуществом такой процедуры агрегирования данных является то, что она имеет тот же эффект, что и увеличение размера выборки – уменьшение случайной вариации и ошибки измерения (см. Epstein, 1983) и тем самым увеличивает стабильность корреляционной матрицы.

Перед агрегированием данных проводился анализ надежности – оценка степени, в которой множество переменных объясняет одну и ту же вариацию. Таким образом, были вычислены коэффициенты корреляции Пирсона, коэффициенты надежности альфа Кронбаха и коэффициенты надежности расщепленных форм Спирмэна-Брауна (см. Nunnally, 1967; Wherry 1984). Такой метод редукции данных является частью стандартных процедур разработки психологических тестов (Nunnally, 1967), и существуют примеры его использования для анализа поведения животных (см. Maier et al., 1988; Ossenkopp & Mazmanian, 1985; Tachibana, 1985). Из-за того, что поведенческие латентности (время до выхода в инспекционный отсек) представляли собой цензурированные переменные, которые было невозможно подвергнуть стандартной процедуре анализа надежности, я использовал расширение Крауса (Krauth, 1988) для критерия коэффициента корреляции Спирмэна.

*Шаг 2: Анализ главных компонент*

Десять переменных описывающих поведение рыб в открытом поле и инспекционном тесте, получившихся в результате процедуры агрегирования данных были обработаны при помощи анализа главных компонент (Stevens, 1986; Nunnally, 1967; Wherry 1984). Такому же анализу были подвергнуты и 11 переменных тестов на стайную тенденцию и реакцию на зеркало. Таким образом, два отдельных компонентных анализа выявили структуру размерностей, являющихся базой поведения отдельных индивидуумов в двух классах ситуаций. Были также вычислены факторные шкалы, которые использовались в дальнейшем анализе.

Я также провел факторный анализ (модель общих факторов, в которой начальные оценки общностей представляют собой коэффициенты множественной корреляции  $R^2$ ). Однако, он привел к тем же выводам, что и компонентный анализ. Инвариантность результатов относительно метода представляет собой важное доказательство того, что полученные факторы стабильны а не определяются случайной вариацией и ошибкой измерения.

Факторные нагрузки превышающие по абсолютному значению 0.5 рассматривались как интерпретабельные. Оценка количества факторов основывалась на нескольких критериях: (1) на критерии количества собственных значений корреляционной матрицы больше единицы, (2) критерии отсеивания Кэттэлла и (3) критерия, основанного на вычислении индекса "очень простой структуры" VSS (Revelle & Rocklin, 1979). Первоначальное факторное решение было повернуто в соответствии с нормализованным критерием Варимакс (Wherry 1984). Кроме того, я использовал и несколько других ортого-

нальных и косоугольных вращений, однако их результаты были весьма сходными.

Цензурированные латентности было невозможно подвергнуть обычной процедуре корреляционного анализа. Поэтому я использовал методы анализа выживания (*survival analysis*), в частности модель пропорциональных рисков Кокса (Lee, 1992). В результате этого регрессионного анализа изучили связь между факторными шкалами для каждого из факторов, с одной стороны, и временем до выхода особей в инспекционный отсек в первое, второе и третье тестирование. Интерпретабельными считались только те эффекты, для которых  $|t| = |\beta/SE| > 2$ , где  $\beta$  – регрессионный вес, а  $SE$  – его стандартная ошибка.

### *Шаг 3: Канонический анализ*

На последнем этапе анализа данных выделялись возможные факторы, определяющие поведение особей во всех исследованных ситуациях – корреляции между факторами, выявленными в открытом поле и инспекционном тесте, с одной стороны, и агрегированные показатели поведения, полученные в тесте с зеркалом и тесте на стайную тенденцию. Для этого был использован канонический корреляционный анализ (Stevens, 1986; Wherry 1984). На самом деле, было проведено несколько подобных анализов на разных подмножествах переменных, однако их результаты оказались практически идентичными. Это говорит о стабильности выявленных факторов темперамента.

Поскольку коллинеарность внутри каждого из наборов переменных была невелика (например факторы, полученные в тестах открытого поля и инспекционном тесте были вообще ортогональны), отношение количества переменных к количеству субъектов было удовлетворительным (меньше чем 1:3) и низкие ка-

нонические корреляции не рассматривались, относительно небольшой размер выборки не представляет проблемы (см. Stevens, 1986). Размерность пространства определялась при помощи критерия хи-квадрат, основанного на лямбда статистике. Канонические факторные нагрузки превышающие по абсолютному значению 0.5 рассматривались как интерпретабельные.

#### 4.1.2.3 Анализ альтернативных тактик

Для обнаружения ненормальности распределений и альтернативных тактик (би- или мульти-модального распределения) были проанализированы графики нормальной вероятности (*normal probability plots*). В случае цензурированных переменных, анализировались кривые выживаемости основанные на оценках Каплана-Мейера (Lee, 1992). Я также подгонял параметры экспоненциального распределения под данные переменные. Кроме того, использовался иерархический кластерный анализ (алгоритм минимизации внутри-кластерной дисперсии Уорда, см. Stevens, 1986), в котором Евклидовы расстояния между объектами были вычислены на основании стандартизированных оригинальных переменных.

Для оценки валидности полученных факторов темперамента, те же шаги многомерного анализа, что использовались для выделения этих факторов (см. выше), были повторены для подвыборки особей, включающих только особей с активной стратегией реагирования (т.е. с низкими показателями затаивания, см. *Результаты* ниже). Однако, в этом случае анализировали лишь подмножество наиболее надежных и устойчивых показателей поведения, что диктовалось меньшим объемом выборки.

#### 4.1.2.4 Обучение избеганию

Эксперименты по изучению двустороннего активного избегания в челночной камере проводили примерно через месяц после проведения этологических тестов на темперамент. Для этих опытов случайным образом были отобраны 23 особи, представляющих различные комбинации двух факторов темперамента. Были использованы 12 челночных камер размером 40x13x10 см. Каждая камера состояла из двух идентичных отсеков, длиной 20 см. Эти отсеки разделялись перегородкой, приподнятой на 2 см от дна, так, что рыбы могли свободно проходить под ней.

Условный стимул (CS) представлял собой включение двух лампочек по 6 V. В качестве безусловного стимула (UCS) использовался электрический ток – серия разрядов по 0.1 с интервалом в 2 с, подаваемый алюминиевыми стенками камеры. Использовали источник тока в 9 V 50 Hz, так, что его интенсивность была невелика (0.69 V/cm) и не имела вредных воздействий на рыб (Woodard & Bitterman, 1973). Обучение включало 100 предъявлений по режиму фиксированного интервала (FI 10 min schedule), 50 предъявлений в день. В период CS (10 с), любое перемещение в соседний отсек рассматривалось как реакция избегания, прекращавшая подачу тока. В том случае, если рыба не демонстрировала реакции избегания в течение периода CS+US (20 с), это предъявление также прекращалось, для недопущения причинения рыбам вреда.

#### **4.1.2.5 Анализ последовательного отлова особей**

Для того, чтобы определить насколько случайно были первоначально отловлены особи из большого танка (содержавшего примерно 100 особей), были проанализированы последовательные графики двух главных компонент, а также вычислены коэффициенты корреляции Спирмэна между каждой из этих переменных и их последовательными индексами. В случае латентностей, перед корреляционным анализом вычисляли композитные шкалы (см. Theobald & Goupillot, 1990).

#### **4.1.2.6 Детали статистических тестов и мощность критериев**

В данном разделе вычисляли двусторонние статистические критерии. При размере выборки равном 29, коэффициент корреляции равный 0.36 является минимально статистически значимым, а мощность критерия, позволяющего засечь коэффициент корреляции равный 0.5 (объясняющий 25% вариации) составляет 0.8.

#### **4.1.3 Результаты: Структура темперамента у гуппи**

Ни длина ни вес особей гуппи не коррелировали с поведенческими характеристиками, проанализированными в данном исследовании – подавляющее большинство корреляций приближались к нулю (со значениями  $P=0.5-0.9$ ).

### **4.1.3.1 Выделение факторов темперамента**

#### **4.1.3.1.1 Анализ надежности и агрегирование данных**

Все поведенческие параметры значительно коррелировали между тестами (Табл. 1 и 2). Элемент поведения STOP был слегка менее устойчивым. Анализ надежности методом расщепленных форм (*split-half reliability*) подтвердил значительную корреляцию между наборами переменных полученных в первом и втором субтесте инспекционного теста. В результате, коэффициенты надежности объединенного набора поведенческих показателей были достаточно высоки. Однако, время инспектирования хищника (INSP) и беспорядочные броски (SKI) не были устойчивы в использованных тестах.

Таким образом, большинство поведенческих показателей были высоко устойчивы в разных тестах несмотря на возможные изменения в их абсолютных уровнях. Поэтому оказалось возможным создать композитные переменные, лучше представляющие индивидуальные различия в наиболее важных аспектах поведения гуппи. Поведенческие переменные которые оказались достаточно устойчивыми, были агрегированы для дальнейшего анализа.

Поведение инспекции хищника было не устойчиво во всех трех тестах, и причина этого может быть понята при более близком анализе парных корреляций между субтестами. В то время как показатель INSP в первом предъявлении теста не коррелировал с таковым во втором предъявлении ( $r = -.008$ ,

Таблица 1. Коэффициенты надежности показателей поведения полученных в тесте открытого поля и инспекционном тесте

Переменная	$\alpha_1$	$\alpha_2$	S-B	$\alpha_{1+2}$	$\alpha_3$
Открытое поле					
AMB	.90	-	-	-	-
MOVE	.89	-	-	-	-
Инспекционный тест					
FRZ	.84	.80	.94	.91	.70
STOP	.68	.63	.85	.80	.51
MOVE	.89	.81	.91	.91	.84
ESC	.78	.76	.93	.89	.74
SKI*	.25	.03	.30	.28	.00
INSP*	-	-	-	-	.24

$\alpha_1$  обозначает коэффициент надежности альфа Кронбаха в первом  $\alpha_2$  – втором и  $\alpha_3$  – в третьем субтестах инспекционного теста.  $\alpha_{1+2}$  представляет собой надежность объединенного набора, включающего 6 элементов. Коэффициент надежности расщепленных форм Спирмэна-Брауна (S-B) между первым и вторым субтестами также указан (коэфф. Гуттмана имел сходное значение). Звездочкой указаны элементы поведения характеризующиеся низкой устойчивостью.

N=29, P =.967, NS) ни в третьем предъявлении ( $r = -.005$ , N=29, P =.978, NS), последние два коррелировали весьма значительно ( $r = .868$ , N=29, P < .001). Таким образом, инспекционное поведение у особой группы, как оказалось, имеет двухфакторную природу: приближение и исследование нового и уже знакомого хищника значительно различаются.

Таблица 2. Коэффициенты надежности (Коэффициенты корреляции Пирсона) элементов поведения в тесте на стайную тенденцию и тесте с зеркалом

Variable	r	p
Тест на стайную тенденцию		
FRZ	.76	.000
STOP	.50	.006
MOVE	.59	.001
ESC	.59	.001
SKI*	.32	.103
ATMPT	.75	.000
Тест с зеркалом		
FRZ	.84	.000
STOP	.51	.006
MOVE	.81	.000
ESC	.59	.001
SKI*	.18	.374
LOOK	.61	.001
MIRR	.81	.000

\* Низкие и статистически незначимые ( $p > .1$ ) коэффициенты корреляции

Хотя показатель INSP, измеренный при первом предъявлении по видимому отражает базовую тенденцию исследовать хищника, которая обычно уменьшается, когда хищник становится более знакомым (привыкание инспекции хищника – *habituation of predator inspection* – см., Magurran & Girling, 1986; Huntingford & Coulter, 1989), пять особей демонстрировали увеличение времени инспекции при втором предъявлении. Детальный анализ показал, что максимальная величина представляет собой наилучший показатель для измерения базовой инспекционной тенденции у группы. Таким образом, максимальное время инспекции было использовано дальнейшем анализе данных.

Элемент поведения SKI оказался в высшей степени не устойчивым. Почти все парные корреляции были низки и статистически незначимы ( $P > 0.1$ ), и поэтому он был исключен из последующего анализа данных. Кроме того, время перемещений (MOVE) в открытом поле было исключено, так как оно оказалось избыточным – AMB и MOVE были очень высоко коррелированы ( $r = .94$ ,  $N=29$ ,  $P < .001$ ). Время выхода в инспекционный отсек были также значительно скоррелированы между повторными предъявлениями (Тест Крауза: предъявления 1 vs. 2:  $z=3.56$ ,  $P<0.001$ ; предъявления 2 vs. 3:  $z=4.50$ ,  $P<0.001$ ; предъявления 1 vs. 3:  $z=3.26$ ,  $P<0.001$ ). В результате этой процедуры сокращения данных была получена двадцать одна композитная переменная (Таблица 3).

Таблица 3. Список переменных, полученных в результате процедуры агрегирования данных

Переменная	N	Описание
Тест открытого поля и инспекционный тест:		
1. AMB <sub>OF</sub>	3	Локомоция в открытом поле
2. FRZ <sub>12</sub>	6	Затаивание в небольшой новой среде
3. STOP <sub>12</sub>	6	Неподвижность в небольшой новой среде
4. MOVE <sub>12</sub>	6	Локомоция в небольшой новой среде
5. ESC <sub>12</sub>	6	Активное избегание в небольшой новой среде
6. FRZ <sub>3</sub>	3	Затаивание в присутствии хищника
7. STOP <sub>Insp</sub>	1	Неподвижность в присутствии хищника
8. MOVE <sub>3</sub>	3	Локомоция в присутствии хищника
9. ESC <sub>3</sub>	3	Активное избегание в присутствии хищника
10. INSP <sub>max</sub>	1	Инспекция хищника
Тест на стайную тенденцию и тест с зеркалом:		
11. FRZ <sub>S</sub>	2	Затаивание в присутствии конспецифичных особей
12. STOP <sub>S</sub>	2	Неподвижность в присутствии конспецифичных особей
13. MOVE <sub>S</sub>	2	Локомоция в присутствии конспецифичных особей
14. ESC <sub>S</sub>	2	Избегание в присутствии конспецифичных особей
15. ATMPT <sub>S</sub>	2	Попытки проникнуть в отсек с конспецифичными особями
16. FRZ <sub>M</sub>	2	Затаивание в тесте с зеркалом
17. STOP <sub>M</sub>	2	Неподвижность в тесте с зеркалом
18. MOVE <sub>M</sub>	2	Локомоция в тесте с зеркалом
19. ESC <sub>M</sub>	2	Активное избегание в тесте с зеркалом
20. LOOK <sub>M</sub>	2	Визуальная фиксация на отражении в зеркале
21. MIRR <sub>M</sub>	2	Физический контакт с зеркалом

N – количество повторений теста/субтеста

#### **4.1.3.1.2 Факторный анализ**

Результаты анализа главных компонент элементов поведения в тесте открытого поля и инспекционном тесте представлены в Таблице 4. Три компонента с собственными значениями большими единицы объясняли 80.36% полной дисперсии и критерий отсеивания Кэттелл, а также указывает на существование трех факторов. Однако последний фактор объясняет слишком мало вариации – только 11.29 %. Кроме того, различные Варимакс-вращения начальной матрицы факторных нагрузок от двух до четырех факторов дали практически идентичные результаты. Результаты общего факторного анализа оказались более однозначными и все критерии количества факторов сошлись на двухфакторной структуре. Кроме того, VSS-индекс достиг максимального значения для двухфакторного решения, что говорит о том, что оптимальное число интерпретабельных факторов – два. По этим причинам, были проинтерпретированы только два первых фактора. Необходимо также отметить, что для всех факторных решений остаточная корреляция не превышала 0.18 (максимальное значение, приемлемое с  $N=29$ ), что указывает на то, что результаты были вполне удовлетворительными.

Локомоция ( $MOVE_{12}$ ,  $MOVE_3$ ), инспекция хищника ( $INSP_{max}$ ), неподвижность ( $STOP_{12}$ ) и перемещения в открытом поле ( $AMB_{OF}$ ) показывали высокие положительные факторные нагрузки на первый главный компонент (Таблица 4) в то время как затаивание ( $FRZ_{12}$ ,  $FRZ_3$ ) – отрицательные нагрузки. Таким образом, первый фактор можно интерпретировать как *Активность-Исследование*. Второй основной компонент был определен попытками избегания ( $ESC_{12}$ ,  $ESC_3$ ) и активностью в открытом поле. Затаивание также показало довольно большую факторную нагрузку на этот компонент. Можно поэтому

считать, что второй фактор отражает стратегию оборонительного поведения. Поскольку затаивание часто отражает состояние значительного страха и стресса (Russell, 1979), второй фактор может быть назван *Страх-избегание*. Затаивание, таким образом, оказалось связано с обоими факторами, что согласуется с данными других авторов (Gerlai & Csányi, 1990; Gerlai & Hogan, 1992).

Таблица 4. Факторные нагрузки элементов поведения в тесте открытого поля и инспекционном тесте после Варимакс-вращения

Элемент поведения	<i>Активность- Исследование</i>	<i>Страх-избегание</i>	
Тест открытого поля			
AMB <sub>OF</sub>	.56*	.60*	-.02
Инспекционный тест			
FRZ <sub>12</sub>	-.76*	-.61*	.08
STOP <sub>12</sub>	.76*	.14	-.27
MOVE <sub>12</sub>	.85*	.06	.20
ESC <sub>12</sub>	.03	.93*	-.04
FRZ <sub>3</sub>	-.79*	-.52*	.12
STOP <sub>Insp</sub>	-.10	-.10	-.94*
MOVE <sub>3</sub>	.82*	.02	.13
ESC <sub>3</sub>	-.05	.92*	.19
INSP <sub>max</sub>	.79*	-.21	.28
Собственное значение	4.83	2.08	1.13
Объясненная вариация (%)	48.31	20.77	11.29

\* интерпретабельные факторные нагрузки

Таблица 5 представляет результаты регрессионного анализа поведенческих переменных типа латентных периодов (модель пропорциональных рисков Кокса). Видно, что все три модели статистически значимы. Кроме того, при каждом предъявлении теста, первый фактор, *Активность-исследование*, был связан с большим значением функции риска (коэффициенты  $\beta$  положительны, см. Табл. 5) и поэтому с более коротким временем до выхода в инспекционный отсек. Вторым компонентом, *Страх-избегание*, не коррелировал с поведенческими факторами. Таким образом, время до выхода в инспекционный отсек связано с показателями исследовательского но не оборонительного поведения и более любопытные (проявляющие исследование) и активные особи выходят раньше.

Таблица 5. Зависимость между временем до выхода в инспекционный отсек и поведенческими факторами

Поведенческий фактор	$\beta \pm SE$	t
Первое предъявление		
<i>Активность-исследование</i>	1.410 $\pm$ .365	3.86 <sup>a</sup>
<i>Страх-избегание</i>	.455 $\pm$ .347	1.31
Значимость модели: $\chi^2=18.83$ , df=3, p=.000***		
Второе предъявление		
<i>Активность-исследование</i>	1.653 $\pm$ .491	3.36 <sup>a</sup>
<i>Страх-избегание</i>	.679 $\pm$ .390	1.74
Значимость модели: $\chi^2=18.54$ , df=3, p=.000***		
Третье предъявление		
<i>Активность-исследование</i>	1.125 $\pm$ .406	2.77 <sup>a</sup>
<i>Страх-избегание</i>	.569 $\pm$ .378	1.77
Значимость модели: $\chi^2=10.15$ , df=3, p=.006**		

<sup>a</sup> Значимые регрессионные веса ( $|t| = |\beta/SE| > 2$ ); \*\*p<.01; \*\*\*p<.001

Результаты второго компонентного анализа представлены в Таблице 6.

Три основных компонента с собственными значениями превышающими единицу вместе объясняют 76.88% общей дисперсии. Критерий отсеивания Кэтгэлла,

Таблица 6. Факторные нагрузки после Варимакс вращения: тест на стайную тенденцию и тест с зеркалом

Элемент поведения	Активность	Соц. тенденция	
Тест на стайную тенденцию			
FRZ <sub>S</sub>	-.67*	.64*	-.11
STOP <sub>S</sub>	.89*	.10	-.04
MOVE <sub>S</sub>	.86*	-.20	.06
ESC <sub>S</sub>	-.11	-.33	.81*
ATMPT <sub>S</sub>	.13	-.89*	-.09
Тест с зеркалом			
FRZ <sub>M</sub>	-.60*	.67*	-.33
STOP <sub>M</sub>	.72*	-.13	.49*
MOVE <sub>M</sub>	.72*	-.43	-.04
ESC <sub>M</sub>	.20	.24	.79*
LOOK <sub>M</sub>	.23	-.76*	.18
MIRR <sub>M</sub>	.01	-.80*	-.03
Собственное значение	5.12	1.90	1.43
Объясненная вариация (%)	46.55	17.30	13.03

\* интерпретабельные факторные нагрузки

однако, указывает на существование только одного фактора. В то же время, Варимакс вращения факторных матриц для этого диапазона решений оказались одинаковыми. Третий фактор, хотя и объяснял 13% вариации, был определен

переменными, которые не были значимо скоррелированы. Кроме того, третий фактор не проявился в случае общей факторной модели. Было решено поэтому интерпретировать только два фактора. Остаточные корреляции не превышали 0.19 (максимальное значение приемлемое с N=28), что указывает на удовлетворительность решения.

Легко интерпретируемый паттерн проявился для первых двух главных компонент (см. Табл. 6). Первый фактор был в наибольшей степени нагружен показателями активности, что позволило назвать его *Активность*. Второй компонент был нагружен показателями затаивания (FRZ) и LOOK<sub>M</sub>, а также тенденцией к установлению контакта с конспецифичными особями и с отражением в зеркале. Этот фактор поэтому можно назвать *Социальная тенденция*.

#### **4.1.3.1.3 Канонический корреляционный анализ**

Восемь поведенческих показателей особей группы были подвергнуты каноническому корреляционному анализу. Первый набор переменных представлял собой два первых главных компонента, основанных на показателях полученных в тесте открытого поля и инспекционном тесте: *Активность–исследование* и *Страх–избегание*. Второй набор переменных включал следующие переменные: FRZ<sub>M</sub>, MOVE<sub>M</sub>, LOOK<sub>M</sub>, MIRR<sub>M</sub>, FRZ<sub>S</sub> и ATMPТ<sub>S</sub>, которые показали самые большие корреляции с главными компонентами во втором компонентном анализе.

Тесты на размерность факторного пространства показали, что две канонические переменные были необходим для представления корреляций между этими наборами переменных (Табл. 7). Канонические нагрузки для двух набо-

ров переменных представлены в Таблице 7. Оказалось, что каждый главный компонент был близко коррелирован с только одной специфической канонической переменной. Это указывает, что компоненты действительно представляли собой устойчивые поведенческие характеристики.

Таблица 7. Канонический корреляционный анализ отношений между поведенческими факторами в тестах на исследовательское поведение и страх и поведением в социальных тестах

Элемент поведения	<i>Страх-избегание</i>	<i>Общая активность</i>
Первый набор		
<i>Активность-Исследование</i>	-.07	-.998*
<i>Страх-избегание</i>	.999*	-.04
Второй набор		
FRZ <sub>S</sub>	-.40	.63*
ATMPT <sub>S</sub>	.23	-.64*
FRZ <sub>M</sub>	-.44	.69*
MOVE <sub>M</sub>	.38	-.67*
LOOK <sub>M</sub>	.12	-.90*
MIRR <sub>M</sub>	.76*	-.28
Каноническая корреляция	.84	.66
$\chi^2$ (df)	39.75 (12)	12.81 (5)
p	<.0001	.025

\* интерпретабельные нагрузки

Второй фактор, *Страх-избегание*, а также тенденция к контакту с отражением в зеркале демонстрируют высокие факторные нагрузки на первую каноническую переменную. В той степени в какой тенденция к контакту с отражением в зеркале отражает агрессивность (напр. Franck & Ribowski, 1987),

эта корреляция может иллюстрировать часто находимую положительную корреляцию между смелостью и агрессивностью (Archer, 1988). Имеются также низкие (0.4) отрицательные нагрузки с показателями затаивания ( $FRZ_S$  и  $FRZ_M$ ), что указывает, что группы были не очень стрессированы в присутствии конспецифичных особей. Вторая каноническая переменная коррелировала с первым фактором – *Активность-исследование*, а также с показателями социальной тенденции ( $ATMPT_S$ ,  $LOOK_M$ ) и активности. Таким образом, эта поведенческая характеристика представляет собой общую активность, исследовательскую и социальную тенденцию, и может быть названа *Общая активность*.

#### **4.1.3.2 Альтернативные стили реагирования особей группы при стрессе**

Распределение времени затаивания в течение первого субтеста инспекционного теста (т.е. в ограниченной новой среде) отклонялось от нормального распределения (Shapiro-Wilk test:  $W=0.73$ ,  $P<.0001$ ). А именно, наблюдалось проявление двух альтернативных (*активного* и *пассивного*) стилей: некоторые особи группы демонстрировали значительную тенденцию к неподвижности и затаиванию в данной стрессовой ситуации в то время как у других особей данная тенденция была незначительна (Рис. 6). Таким образом, были определены две альтернативные стратегии: *Активная* и *Пассивная*. Подобная бимодальность распределения наблюдались и в большинстве других тестов (Shapiro-Wilk test:  $P<0.001$ ), и из-за очень высоких корреляций (см. выше) она является относительно устойчивой. Кроме того, кластерный анализ 9 показателей затаивания

(инспекционный тест: 3 субтеста × 3 предъявления) показал явную структуру состоящую из двух кластеров (см. Рис. 6).

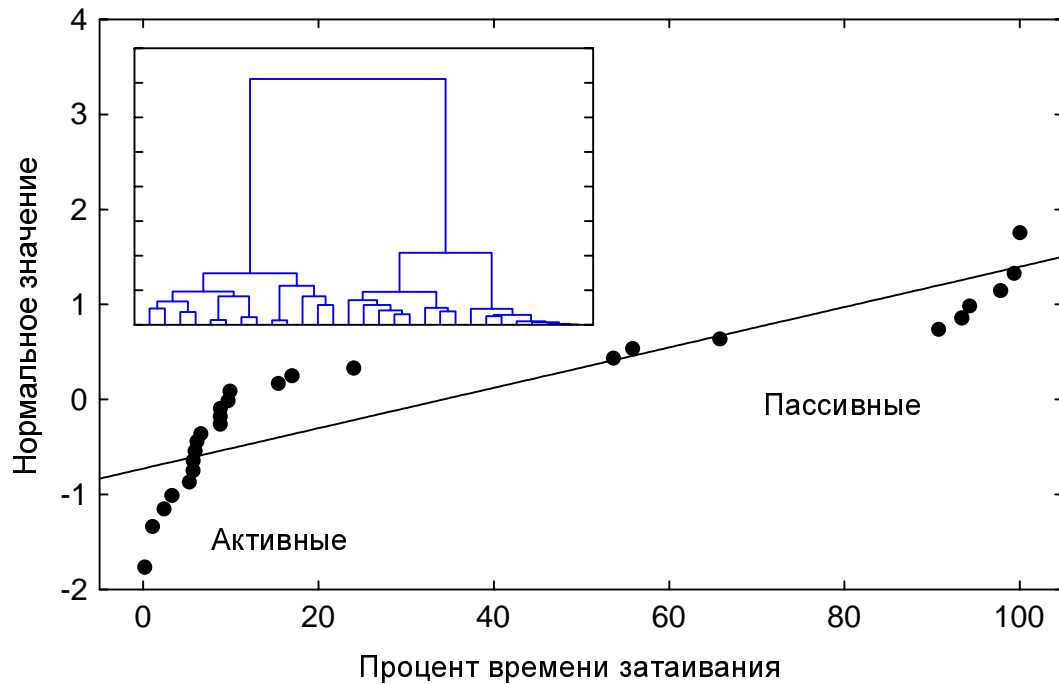


Рисунок 6. Распределение времени затаивания (график нормальной вероятности и дендрограмма кластерного анализа)

Аналогично, кривые риска для времени выхода в инспекционный отсек (которые представляют пропорцию особей не выходящих в отсек до определенного момента времени) в течение первого предъявления инспекционного теста (Рис. 7) показали, что распределение данного показателя значительно отличалось от экспоненциального распределения, характеризующегося постоянной интенсивностью риска (*hazard rate*,  $\lambda \pm SE = .0035 \pm .0013$ ;  $\chi^2=15.70$ ,  $df=5$ ,  $P=.008$ ). В этом случае наблюдается две различные стратегии: выход в инспекционный отсек за очень короткое время или же после некоторой задержки (приблизительно 130 сек.). Интересно отметить, что только активные особи

принадлежали к первой группе, а вторая группа состояла из 10 (48 %) пассивных и 11 (52 %) активных особей.

В течение второго предъявления не наблюдалось очевидной бимодальности распределения данного показателя поведения (Рис. 7), хотя распределение и отклонялось от экспоненциального ( $\lambda \pm SE = .0027 \pm .0009$ ;  $\chi^2=11.35$ ,  $df=4$ ,  $P=.022$ ). Однако, в течение третьего предъявления того же поведенческого теста, время до выхода в инспекционный отсек было распределено экспоненциально ( $\lambda \pm SE = .0023 \pm .0011$ ;  $\chi^2=3.08$ ,  $df=5$ ,  $p=.688$ , NS, см. Рис. 7). Это значит, что после привыкания к экспериментальной обстановке особи имели тенденцию выходить в инспекционный отсек чисто случайным способом (по закону радиоактивного распада) – вероятность принятия решения выхода в соседний отсек (т.е. интенсивность риска в терминах анализа выживания) не зависела от времени, прошедшего с начала теста.

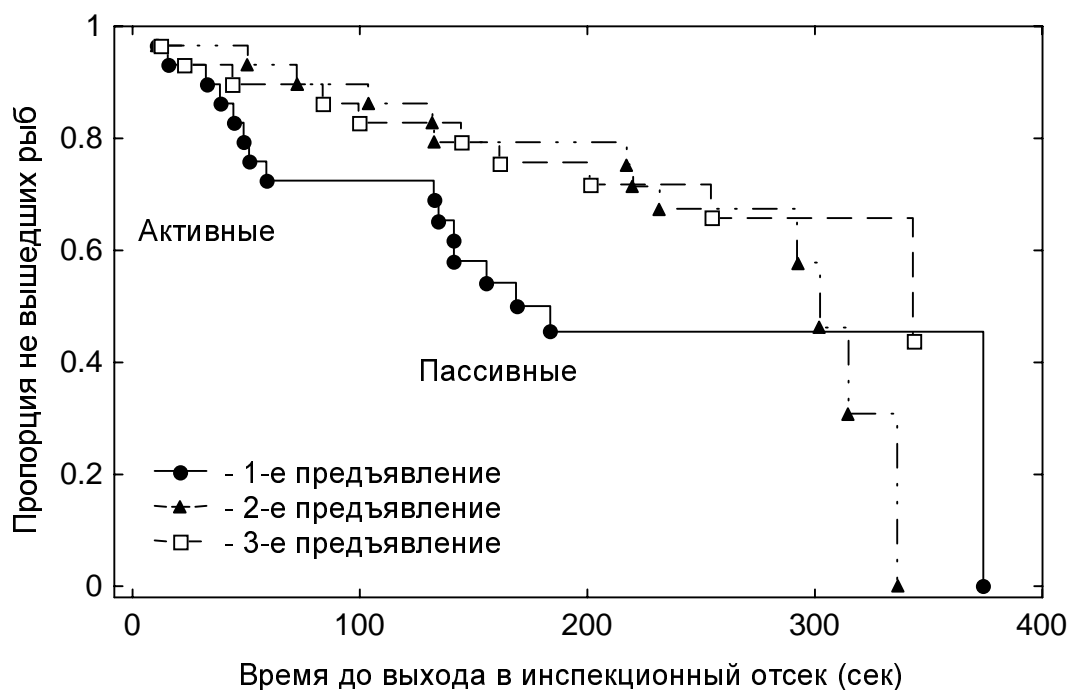


Рисунок 7. Кривые риска для времени выхода в инспекционный отсек

#### 4.1.3.2.1 Факторный и канонический корреляционный анализ

Были выделены два фактора с собственными значениями больше 1, объясняющие 74.41% дисперсии. Матрицы факторных нагрузок были идентичны матрицам, полученными в полной выборке (Табл. 8). Результаты канонического корреляционного анализа были также идентичны (Табл. 9). Таким образом, результаты анализа характеристик темперамента только лишь активных особей группы не выявил отличий от показателей общей группы.

Таблица 8. Факторные нагрузки элементов поведения в тесте открытого поля и инспекционном тесте после Варимакс-вращения

Элемент поведения	<i>Активность- Исследование</i>	<i>Страх-избегание</i>
Тест открытого поля		
AMB <sub>OF</sub>	.31	.62*
Инспекционный тест		
FRZ <sub>12</sub>	-.58*	-.69*
MOVE <sub>12</sub>	.87*	.06
ESC <sub>12</sub>	-.36	.83*
FRZ <sub>3</sub>	-.71*	-.61*
MOVE <sub>3</sub>	.77*	-.04
ESC <sub>3</sub>	-.25	.91*
INSP <sub>max</sub>	.82*	-.18
Собственное значение	3.04	2.55
Объясненная вариация (%)	42.52	31.89

\* интерпретабельные факторные нагрузки

Таблица 9. Канонический корреляционный анализ отношений между поведенческими факторами в тестах на исследовательское поведение и страх и поведением в социальных тестах

Элемент поведения	<i>Страх-избегание</i>	<i>Общая активность</i>
Первый набор		
<i>Активность-Исследование</i>	-.03	-.99*
<i>Страх-избегание</i>	0.99*	.00
Второй набор		
FRZ <sub>S</sub>	-.42	.51*
ATMPT <sub>S</sub>	.34	-.56*
FRZ <sub>M</sub>	-.50*	.54*
MOVE <sub>M</sub>	.33	-.31
LOOK <sub>M</sub>	.34	-.89*
MIRR <sub>M</sub>	.79*	-.12
Каноническая корреляция	.88	.79
$\chi^2$ (df)	30.76 (12)	12.25 (5)
p	.002	.032

\* интерпретабельные нагрузки

#### 4.1.3.3 Зависимость обучения от индивидуального темперамента

Показатели обучаемости особей группы, существенно различались. В то время как некоторые рыбы не достигали даже 10 реакций избегания, другие особи выполняли весьма длинные серии последовательных избеганий (до 43).

Второй фактор – *Страх-избегание* – значительно коррелировал с количеством предъявлений условного и безусловного стимулов до первой реакции

избегания. Кроме того, взаимодействием между факторами *Страх–избегание*, и *Активность–исследование* было также статистически значимо (Табл. 10). Как видно на рисунке 8, эффект фактора *Страх–избегание* выражен только для особей слабо проявляющих исследовательское поведение и характеризующихся низкой активностью (с низкими показателями фактора *Активность–исследование*). Множественные сравнения указали, что пугливые и нелюбопытные особи группы выполняли первую реакцию избегания значительно раньше чем смелые и нелюбопытные особи (Критерий Тьюки для неравных N,  $P=0.006$ ), а также смелые и любопытные особи (Критерий Тьюки для неравных N,  $P=0.055$ ). Кроме того, смелые и нелюбопытные особи группы выполняли первую реакцию избегания значительно позже ( $t_{14} = 2.21$ ,  $P=0.044$ , см. рис. 1) чем все любопытные особи (как смелые так и пугливые) объединенные вместе.

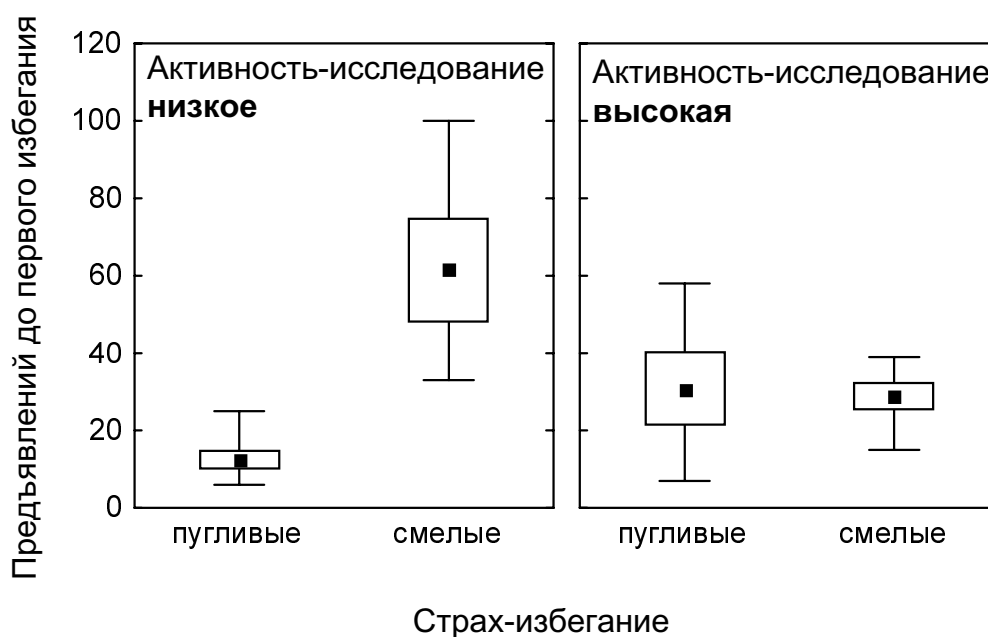


Рисунок 8. Количество предъявлений условного и безусловного стимулов до появления первой реакции избегания особей группы с разными значениями поведенческих факторов

И *Страх–избегание* и *Активность–исследование* не показали существенного эффекта на длину максимальной серии последовательных реакций избегания и на максимальную частоту реагирования (Табл. 10). Однако имелся статистически незначимый ( $P = 0.123$ ) тренд: более пугливые рыбы показывали несколько более высокую максимальную частоту (критерий рандомизации, основанный на 5000 случайных перестановок показало подобный результат  $P = 0.125$ ).

Таблица 10. Влияние поведенческих факторов на показатели обучаемости особей группы в ситуации активного избегания

Эффект	F(1, 19)	P
Количество предъявлений условного и безусловного стимулов до появления первой реакции <sup>1</sup>		
<i>Активность–исследование</i>	.01	.921
<i>Страх–избегание</i>	12.56	.002**
эффект взаимодействия	7.25	.014*
Длина максимальной серии последовательных реакций избегания <sup>1</sup>		
<i>Активность–исследование</i>	.05	.828
<i>Страх–избегание</i>	1.17	.293
эффект взаимодействия	1.18	.291
Максимальная частота реагирования за 10 блоков предъявлений		
<i>Активность–исследование</i>	.15	.699
<i>Страх–избегание</i>	2.60	.123
эффект взаимодействия	.51	.485

<sup>1</sup> логарифмическое преобразование; \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$

Фактор *Активность–исследование* не оказывал существенного влияния на число предъявлений условного и безусловного стимулов до появления по-

следовательных реакций избегания (критерий F Кокса для цензурированных данных:  $F_{16,14} = 1.04$ ,  $P = 0.47$ ). Противоположная тенденция была характерна для фактора *Страх–избегание*: пугливые особи группы достигали заданного критерия реагирования значительно раньше чем смелые (критерий F Кокса:  $F_{10,20} = 2.84$ ,  $P = 0.022$ ). Такой же результат наблюдался и для числа предъявленных стимулов до появления максимальной серии последовательных избеганий: был выявлен незначимый эффект фактора *Активность–исследование* (критерий F Кокса:  $F_{14,14} = 1.18$ ,  $P = 0.38$ ) но статистически значимый эффект фактора *Страх–избегание* (критерий F Кокса:  $F_{8,20} = 3.03$ ,  $P = 0.021$ ), при том, что пугливые особи демонстрировали более высокие показатели реагирования.

#### **4.1.3.4 Зависимость порядка вылова особей группы от темперамента**

Первый главный компонент, *Исследование-активность*, значимо коррелировал с порядком вылова особей из большой группы ( $\rho = -.40$ ,  $N = 29$ ,  $P = 0.032$ ). Однако второй фактор, *Страх-избегание*, оказался никак не связан с порядком вылова ( $\rho = .12$ ,  $N = 29$ ,  $P = 0.55$ ). Дальнейший детальный анализ показал, что и отдельные элементы поведения, на которых были основаны эти два фактора (т.е. имели высокие нагрузки на эти факторы) выявили идентичную картину. Например, локомоция ( $MOVE_{12}$ ), коррелировала с порядком отлова ( $\rho = -0.61$ ,  $N = 29$ ,  $P < 0.001$ ). Однако активность в открытом поле ( $AMB_{OF}$ ), связанная с обоими факторами поведения, не влияла на порядок отлова ( $\rho = -0.12$ ,  $N = 29$ ,  $P = 0.53$ ). Время до выхода в инспекционный отсек также демонстрировало связь с порядком отлова ( $\rho = -0.42$ ,  $N = 29$ ,  $P = 0.024$ ), в этом случае первыми отлавливались

особи характеризующиеся быстрым выходом в новую среду. Таким образом, при первоначальном отлове особей из большой группы для проведения данного исследования, первыми отлавливались наиболее активные и любопытные особи.

#### 4.1.4 Обсуждение результатов

Результаты данного исследования свидетельствуют о том, что индивидуальные поведенческие различия у особей гуппи (*Poecilia reticulata*) могут быть рассмотрены на нескольких уровнях. На самом низком уровне находятся отдельные поведенческие активности, в то время как на более высоком уровне проявляются более общие характеристики (факторы) темперамента, которые выводятся из наблюдаемых ковариаций между различными элементами поведения. Этот результат согласуется с теориями иерархической организация свойств поведенческого фенотипа (см. Roуse & Mos, 1979).

Первый шаг анализа данных, выявил относительно высокую устойчивость большинства элементов поведения. В первом наборе тестовых ситуаций, включающих новые стимулы и хищника, были выявлены два независимых фактора поведения: *Активность-исследование* и *Страх-избегание*. Кроме того, два независимых фактора проявились в социальных ситуациях: *Активность* и *Социальная тенденция*. Факторы более высокого порядка были выявлены на третьей стадии анализа данных: *Общая активность* и *Страх-избегание*.

Было также показано, что фактор *Активность-исследование* (но не *Страх-избегание*) взаимодействовал с первоначальной процедурой осуществ-

ления выборки особей гуппи экспериментатором, причем сначала были выловлены наиболее активные и любопытные особи (Lecci et al., 1990 также обнаружили подобный тренд у мышей). Возможно, что сачок используемый при отлове особей гуппи был первоначально воспринят ими как новый объект, и наиболее активные рыбы приближались и исследовали его. Поэтому данный результат не только служит дополнительным доказательством высокой устойчивости темперамента гуппи, но и подчеркивает необходимость обращать больше внимание на рандомизацию особей при исследовании, поскольку темперамент действительно может проявляться в различных ситуациях.

Хотя данное исследование не было специально задумано для определения того, насколько устойчиво поведение особей во времени, (корреляции между одними и теми же показателями изучались в течение довольно короткого периода, не более двух недель), поведенческие характеристики оказались стабильны и устойчивы в разных ситуациях на протяжении нескольких месяцев. Таким образом, характеристики темперамента гуппи, фактически, в значительной степени устойчивы во времени. Данный результат согласуется с данными из литературы (например, Francis, 1990 выявил значительную устойчивость индивидуальных различий агрессивности у цихловой рыбы *Cichlasoma citrinellum* на протяжении длительного времени). Особенно важно то, что данное исследование не только выявило устойчивые индивидуальные различия, но и структуру темперамента включающую два общих фактора – (1) активный и социабельный (экстраверт) *versus* пассивный и интровертированный, а также (2) смелый *versus* пугливый.

#### **4.1.4.1 Фактор темперамента *Страх-избегание***

Фактор темперамента *Страх-Избегание*, выделенный в настоящем исследовании, вероятно представляет собой мотивационную систему управляющую реакциями особей на аверзивные стимулы. Следовательно можно считать, что эта мотивационная система управляет реакциями страха – эмоциональным и мотивационным состоянием обычно вызываемым в присутствии потенциально опасных объектов или ситуаций (Brain, 1990; Voissy, 1995).

Хотя некоторые исследователи (напр. Archer, 1979) приводят доводы против унитарной концепции страха, главным из которых является то, что различные элементы поведения, указывающие на страх часто слабо коррелируют между собой, другие этологи (напр. Russell, 1979; Voissy, 1995) нашли способы в принципе преодолеть проблему, постулируя, что реакции страха, являются стимуло-специфичными и таким образом адаптивными к специфическим ситуациям. Кроме того, существуют доказательства того, что различные реакции страха не являются независимыми (напр. Jones et al., 1991) и действительно отражают общий мотивационный конструкт.

#### **4.1.4.2 Фактор темперамента *Общая активность***

Тот факт, что показатели исследовательского поведения близко коррелировали со стайной тенденцией, определяя отдельный фактор темперамента гуппи, представляется весьма важным, подчеркивая подобие с экстраверсией. Данная корреляция указывает на то, что и исследовательское и социальное поведение

может управляться общими факторами. Тем не менее, активность в открытом поле и инспекционном тесте в принципе могла главным образом отражать не исследовательскую мотивацию а тенденцию поддерживать контакт с конспецифичными особями (см. Gallup & Suarez, 1980 and Suarez & Gallup, 1983). Однако, это менее вероятно. Прежде всего, инспекция хищника, являющаяся исследовательским поведением, функционально не связанным с поиском конспецифичных особей, коррелировала с показателями стайной тенденции (с  $ATMPT_S$   $r=0.43$ ,  $N=28$ ,  $P=0.023$  и  $LOOK_M$   $r=0.68$ ,  $N=28$ ,  $P < 0.001$ ). Кроме того, не было обнаружено корреляции (все были меньше 0.2 с  $P < 0.3$ ) между избеганием в инспекционном тесте и стайной тенденцией ( $ATMPT_S$  или  $LOOK_M$ ). Другая возможная альтернатива – то, что значительная тенденция к затаиванию, характерная для некоторых особей, могла подавлять другое поведение, что в свою очередь могло быть причиной ложных корреляции в полной выборке. Это, однако, также маловероятно, поскольку специальный анализ показал, что особи характеризующиеся низкими показателями затаивания демонстрируют ту же самую структуру корреляций, что и общая выборка особей.

Таким образом, нет причин подозревать скрытую независимость социальных и исследовательских тенденций. Гипотеза общих факторов кажется намного больше вероятной, хотя она требует дальнейшего подтверждения, например экспериментами по генетической селекции или физиологическими манипуляциями. Тем не менее, обнаруженная корреляция между социальным и исследовательским поведением делает невозможным разделить две различных интерпретации активности в открытом поле, а именно более традиционное представление, основанное на исследовательском поведении и любопытстве

(Walsh & Cummins, 1976), а также тенденции к поддержанию контакта с конспецифичными особями (*social reinstatement* – Suarez & Gallup, 1983).

#### **4.1.4.3 Сравнение факторов темперамента между видами**

В работе Герваи и Ксаньи (Gervai & Csányi, 1985) был проведен факторный анализ поведения макроподов (*Mocropodus opercularis*) в трех тестовых ситуациях: небольшой новый аквариум, новый объект, и открытое поле. В результате были получены факторы, сходные с факторами, полученными в настоящем исследовании гуппи.

Для того, чтобы выявить, насколько общими являются эти факторы, я провел повторный статистический анализ набора данных этих авторов (Budaev, 1998). Анализ коэффициентов факторного сходства (коэфф. инвариантности Ахмаваары, коэфф. соответствия Такера, коэфф. корреляции Пирсона, коэффициент Кайзера-Хунки-Бианчини, а также средний косинус решения Кайзера-Хунки-Бианчини, см. Wherry, 1984 and Barrett, 1986) показал, что факторные структуры обнаруженные в работе Герваи и Ксаньи (Gervai & Csányi, 1985) и в настоящем исследовании оказались практически идентичны – все коэффициенты превысили 0.89 (см Budaev, 1998).

#### **4.1.4.4 Темперамент: непрерывная или бимодальная вариация?**

Результаты данного исследования выявили существование бимодального распределения некоторых характеристик поведения гуппи: тенденция к

затаиванию в ограниченной новой среде и времени до начала исследования новой среды и хищника. Сходные результаты были получены и в других исследованиях рыб (Нечаев и др., 1991; Pottinger et al., 1992; van Raaij et al., 1996) и других групп позвоночных (Benus et al., 1991; Verbeek et al., 1994). Однако, эта бимодальность не представляла собой отдельную характеристику индивидуальности, и возникала как комбинация двух факторов *Активность-исследование* и *Страх-избегание*. Интересно, что подобные результаты были обнаружены и в поведении людей – альтернативные стили поведения в стрессовых ситуациях (например поведение типа А и В), являясь легко разделяемыми (напр. Lazarus & Folkman, 1984), тем не менее, не представляют собой отдельной общей характеристики темперамента или личности. Робость и пассивная реакция (*behavioural inhibition*) в ситуациях стресс, а также может быть связана с различными чертами индивидуальности – высокой пугливостью и низкой экстраверсией (Cheek & Briggs, 1990; Asendorpf, 1993).

Бимодальное распределение характеристик поведения, обнаруженное в настоящем исследовании вероятно представляют собой альтернативные стили поведения в ситуациях стресса (*alternative coping styles*), описанным у млекопитающих (см. обзор Benus et al., 1991), а как у птиц (Verbeek et al., 1994). У этих видов, альтернативные стратегии отличались многими аспектами поведения, включая агрессию, обучение избегания в челночной камере, реагирование на неизбежный удар электрического тока, а также реагирование на небольшие изменения среды. Особи проявляющие активное поведение (*active coping*) имели тенденцию управлять средой, в то время как пассивные особи – в большей степени подстраивали свое собственное поведение к требованиям окружающей среды. От этой точки зрения было бы информативно проследить поведение

особей группы в уже известной им среде – можно ожидать, что активные особи будут демонстрировать негибкое поведение и слабое внимание к небольшим изменениям окружающей среды (Venus et al., 1991).

Бимодальность распределения поведенческих показателей, а также тот факт, что время до выхода в незнакомый отсек с хищником имели тенденцию становиться все более и более рандомизированным с повторными предъявлениями теста, могут иллюстрировать интересное явление, а именно, что устойчивые индивидуальные различия в наибольшей степени проявляются в ситуациях стресса (см. также Suomi, 1983; Gerlai & Csányi, 1990; Alados et al., 1996). Например, оценки наследуемости активности и дефекации в открытом поле у крыс с повторными предъявлениями теста открытого поля уменьшаются (Broadhurst & Jinks, 1966). Подобным образом, поведение инбредных линий макроподов (*Macropodus opercularis*) различалось в большей степени в новых ситуациях чем в домашнем аквариуме (Gerlai & Csányi, 1990). Таким образом, рандомизированные поведенческие компоненты имеют тенденцию проявляться в не стрессовых ситуациях и по видимому могут маскировать устойчивые индивидуальные различия.

#### **4.1.4.5 Темперамент и обучение избеганию**

Результаты экспериментов указывают на, что более высокая пугливость облегчает более раннее появление реакций избегания и следовательно быстрое обучение в челночной камере, особенно у менее любопытных и активных осо-

бей. Однако, два изучаемые фактора темперамента не коррелировали с максимальным уровнем реагирования в данном тесте.

Этот результат может показаться весьма необычным, так как начальные стадии обучения двухстороннему избеганию в челночной камере представляют собой конфликтную ситуацию, в которой реакция затаивания (выученный страх) конфликтует с активной двигательной реакцией, что снижает эффективность научения пугливых особей (Benus et al., 1989; Brush, 1991; Gray, 1987). Однако, более высокая пугливость, как известно, облегчает обучение в ситуации одностороннего избегания (Gray, 1987, Huntingford & Wright, 1992), а также в ситуации потенцированного страхом избегания (*fear potentiated startle*, Leaton & Borszcz, 1985; Young & Leaton, 1994). Тем не менее, эти наблюдения основаны почти исключительно на исследованиях грызунов.

Один из способов преодолеть противоречие состоит в том, что адаптивный стереотип реагирования гуппи отличается поведенческого стереотипа грызунов, так, что особи могут переключаться с затаивания к активному избеганию значительно легче. В отличие от грызунов, различные виды рыб часто демонстрируют серии резких бросков в ответ на аверзивные стимулы (включая удары электрического тока), что опосредуется Маутнеровскими нейронами (Eaton & Hackett, 1984). В настоящем исследовании интенсивность электрического тока была относительно низка, не намного больше чем порог двигательного ответа. Как следствие, менее пугливые особи не были сильно стрессированы и первоначально не проявляли двигательную реакцию избегания, что таким образом могло приводить к уменьшению эффективности их научения. Более пугливые особи по видимому были стрессированы в большей степени, проявляли двигательную реакцию раньше, что увеличивало вероят-

ность проявления необходимой реакции (переход в другой отсек). Таким образом, задача двухстороннего обучения в челночной камере у гуппи и возможно и у других рыб до некоторой степени сходна с парадигмой потенцированного страхом избегания (*fear potentiated startle*).

Поскольку пугливые и нелюбопытные особи демонстрируют пассивный тип реагирования при стрессе (*passive coping style*), они должны отличаться и более гибким поведением (Venus et al., 1991), переключаясь между затаиванием и активным избеганием, так, что в конце концов была подкреплена наиболее подходящая реакция. Кроме того, так как особи гуппи оставались в течение полного периода обучения в челночных камерах и имели возможность их исследовать, разумно предположить (см. Venus et al., 1991), что пассивные особи могли быть особенно внимательны к слабым стимулам и изменениям в этой среде (т.е. эффекту перемещения в противоположный отсек) и менее предрасположены к действию латерального торможения.

Взаимодействие между факторами *Активность-исследование* и *Страх-избегание* довольно просто понять, поскольку более активные особи должны иметь более высокую вероятность случайного перехода в противоположный отсек челночной камеры. На них также должна в меньшей степени воздействовать начальная реакция затаивания. Таким образом, можно ожидать, что нелюбопытные и смелые особи должны демонстрировать наименьшую эффективность обучения, что и было обнаружено.

Таким образом, данное исследование подчеркивает потенциальное преимущество многомерного подхода к индивидуальным различиям в поведении и особенно обучении.

#### 4.1.4.6 Что же измеряется в тесте открытого поля? Сходство между видами

Результаты, полученные в открытом поле весьма интересны. Часто считается (например Barnett & Cowan, 1976; Russell, 1983), что активность в этом тесте "принудительного" исследования (*forced exploration*) отражает не только исследование новой среды, но также страх и тенденцию к бегству. В соответствии с этим, факторный анализ различных показателей полученных в открытом поле у ряда млекопитающих (главным образом грызунов) выявил два устойчивых фактора (см. Royce, 1977 ; Ossenkopp et al., 1994 ) – фактор *Общая активность (Motor discharge)* или *Исследовательская активность (Exploratory activity)*, сходный с фактором *Активность-исследование* в нашем исследовании, а также *Автономный баланс (Autonomic balance)* или *Страх (Fear)*, сходный с фактором *Страх-избегание*.

Кроме того, ситуация "свободного" исследования (*free exploration*), позволяющая животному свободно войти и исследовать новую среду из уже знакомого места (напр. Welker, 1957), представляет собой более адекватный тест для измерения базовой исследовательской мотивации не смешанной со страхом и тенденцией к бегству. Было обнаружено, например (см. Misslin & Cigrang, 1986), что если мышам дать возможность свободного прохода в новую среду, они не показывают нормальных гормональных признаков страха; напротив, страх появляется только тогда, когда животное неспособно "управлять" своим выходом в новую среду. Это совпадает с результатами полученными в данном исследовании на рыбах: время свободного выхода рыбы в новую среду коррелировало с фактором *Активность-исследование* но не с фактором *Страх-избегание*. Таким образом, результаты тестирования рыб в поведенческих тестах оказались замечательно сходны с результатами тестирования млекопитающих.

## 4.2 Структура темперамента и особенности репродуктивного поведения у чернополосой цихлазомы

### 4.2.1 Введение

В данном разделе работы мы проанализировали связаны ли индивидуальные различия родительской заботы с индивидуальными различиями поведения в ситуациях, новизны, риска и агрессии у чернополосой цихлазомы (*Archocentrus nigrofasciatum* Günther). Эти поведенческие категории могут включать взаимодействия между различными мотивационными системами, такими как страх, исследование и агрессия, и потенциально важны в адаптивном смысле. Индивидуальные различия в по крайней мере некоторых из них являются устойчивыми (Stevenson-Hinde, 1983; Francis, 1990; Benus et al., 1991; Wilson et al., 1993; Budaev, 1997). Поскольку родительская забота – достаточно дорогостоящий компонент репродукции (в смысле затраты времени и энергии), индивидуальные различия в нем могут иметь важное эволюционное значение (Clutton-Brock, 1991). Индивидуальные различия в родительском поведении уже были описаны у цихлид (напр. Zworykin, Budaev & Mochek 1998). Кроме того, известно, что темперамент коррелирует со стилем материнской заботы у макак-резусов (*Macaca mulatta*, Maestripieri 1993), и линии мышей с альтернативными стратегиями поведения в ситуациях стресса демонстрируют различия в материнском поведении (Benus & Röndigs 1996).

Чернополосая цихлазома была весьма удобна в качестве объекта исследования. Этот вид отличается выраженным обеспечением потомства кормом родителями и является "модельным" видом в этологических исследованиях.

#### 4.2.2 Особенности методики

Чернополосая цихлазома – эврибионтный вид, населяющий небольшие речки и более крупные водоемы. Данный вид является субстратофилом, тщательно выбирающим и подготавливающим субстрат к откладке икры. Как правило, икра (около 500 шт.) откладывается в небольшое естественное укрытие или вырытую родителями ямку. Для чернополосой цихлазомы характерна факультативная моногамия, неустойчивый характер которой обусловлен альтернативными тактиками самцов, способных к "дезертирству" (*parental desertion*) и полигамному размножению. Все особи, использованные в настоящей работе, были разведены в аквариальной лаборатории поведения низших позвоночных ИПЭЭ РАН и являются потомками рыб, приобретенных ранее у частных рыборазводчиков.

Цихлазомы общим количеством примерно 80 особей совместно содержались в общем аквариуме, размером 148×148×70 см и объемом 1500 литров. Все экспериментальные аквариумы освещались лампами накаливания на протяжении 14 часов в сутки. Температура воды как в большом общем аквариуме, так и в экспериментальных аквариумах поддерживалась с помощью электроннагревателей и терморегуляторов на уровне  $26 \pm 1^\circ\text{C}$ . Как взрослые рыбы, так и мальки кормились умеренными порциями аквариумного сухого корма, минимально достаточными для нормального роста и развития молоди – пять раз в неделю по 0.7–0.9 г корма на родительскую пару с мальками. До нереста взрослые рыбы также изредка получали живой и свежемороженый мотыль среднего размера (6–9 мм длиной).

Соотношение самцов и самок было близко к пропорции 1:1. Таким образом, выбор партнеров по нересту и формирование пары происходили естественным образом. Общий аквариум содержал несколько крупных камней и обломков керамических цветочных горшков в качестве укрытий и потенциальных нерестовых субстратов. Для того, чтобы сформировавшуюся пару было легче отловить и по возможности избежать связанного с этой процедурой стресса, в качестве потенциально более привлекательного нерестового субстрата (по сравнению с описанными выше предметами) было изготовлено и помещено в описанный аквариум специальное укрытие – ловушка.

Это укрытие - ловушка представляло собой склеенную из оргстекла коробку размером 15×8×9 см (Рис. 9). Все стенки коробки, за исключением прозрачной торцевой (1), были покрашены коричневой краской. Вход (2), располагающийся с противоположной по отношению к прозрачной торцевой стенке стороны, закрывался скользящей по вертикальным полозьям – направляющим (3) гильотинной дверцей (4). Ловушка располагалась на дне

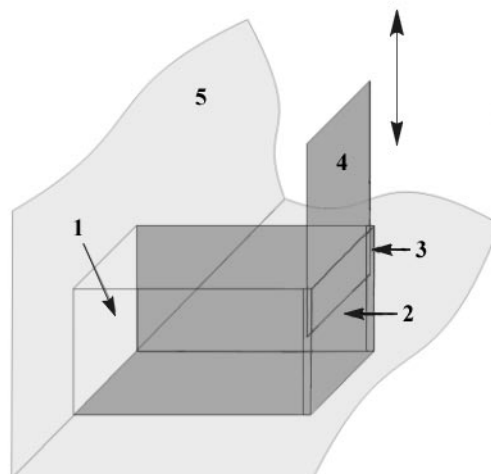


Рисунок 9. Укрытие – ловушка

большого аквариума таким образом, чтобы ее прозрачная стенка соприкасалась со стенкой аквариума (5) и была параллельна ей, что позволяло наблюдать за рыбами, находящимися внутри ловушки. После того, как происходило формирование пары и партнеры приступали к подготовке к нересту в данном укрытии, дверца захлопывалась.

Ловушка, с отловленной описанным образом парой цихлазом и водой помещалась в отдельный экспериментальный аквариум, объемом 50 литров и размерами 46×28×39 см. Каждый экспериментальный аквариум содержал 3-4-сантиметровый слой грунта (мелкого природного гравия) и половинку керамического цветочного горшка в качестве нерестового субстрата. Каждая пара затем содержалась в этом аквариуме в течение всей продолжительности эксперимента.

Все пары были категоризованы как "отнерестившиеся" или "неотнерестившиеся", в зависимости от того, отнерестились ли они в течение последующего периода. Отнерестившиеся (13 пар) пары были использованы в дальнейших экспериментах по изучению родительского поведения и структуры темперамента. Неотнерестившиеся пары (N=10) содержали в домашних аквариумах в течение одного месяца, после чего они также были протестированы в поведенческих тестах на темперамент.

#### **4.2.2.1 Родительское поведение**

Регистрация родительского поведения проводилась на каждой из пяти условно выделенных стадий развития потомства:

1. на стадии икры,

2. на стадии предличинок (свободных эмбрионов),
3. на 3-й день экзогенного питания,
4. на 10-й день экзогенного питания,
5. на 17-й день экзогенного питания.

Такое условное разделение развития потомства цихловых рыб достаточно удобно для исследования родительской заботы и часто используется в подобных исследованиях (см. e.g. Wisenden et al., 1995; Zworykin 1998; Zworykin, Budaev & Mochek 1998). Термин "предличинки" использовался, главным образом, как дань принятой в ихтиологии традиции. С позиции общей эмбриологии, рыбы на этом этапе своего развития представляют собой типичные лецитотрофные личинки.

На каждой из этих пяти стадий развития потомства регистрировали три поведенческих показателя: (1) родительское взмучивание субстрата, (2) перемещения – процент времени, который родители, перемещались на расстояние, превышающее одну длину тела в любом направлении, и (3) процент времени проводимого вблизи выводка (на расстоянии, не превышающем одну длину тела родителя). Продолжительность периодов регистрации составляла 10 минут. Регистрация осуществлялась в первой половине дня, между 12:00 и 16:00, до кормления рыб.

#### **4.2.2.2 Характеристики темперамента**

Все родители были протестированы в трех тестах как описано ниже (см. Рис 10). Промежуток времени между тестированиями составил одну неделю. В каждом тесте особей тестировали до кормления в рандомизированном порядке, что

позволило уменьшить вероятность артефактов. Наблюдения осуществлялись от 13:00 до 16:00. Для того, чтобы уменьшить стрессирование рыбы, они проводились через маленькое окно в ширме, отделяющей экспериментальную установку от наблюдателя. Экспериментальные условия были идентичными для всех рыб. Не более чем 6 особей были протестированы в один день. В тестах регистрировали разнообразные элементы поведения.

#### *Открытое поле*

Этот тест проводился в восьмиугольном резервуаре 0.9 м. в диаметре, с уровнем воды в 8 см. Первоначально особь осторожно выпускали в стартовую камеру (белый непрозрачный пластмассовый цилиндр без дна) на пять минут, чтобы обеспечить ее акклиматизацию после хэндлинга. После этого, цилиндр поднимали и поведение рыбы – время перемещений и затаивания на дне – регистрировали в течение 5 минут.

#### *Тест инспекции новой рыбы*

Данный тест проводился в аквариуме (60 x 30 x 20 см) с тремя отсеками, аналогично экспериментам с гуппи (Рис. 4). Однако, инспекционный отсек содержал особь скалярии (*Pterophyllum scalare*, стандартная длина 60 мм).

В процессе тестирования, испытуемую особь перемещали в стартовую камеру, помещенную в центр домашнего отсека с закрытой дверью. Рыбе было дано 5 мин. для адаптации, стартовую камеру затем поднимали, и поведение рыбы наблюдали в течение 5 минут (первый субтест). Дверь затем открывали и, как только индивидуум перемещался в инспекционный отсек, начинали вторую сессию регистрации (второй субтест), которая также продолжалась в течение 5

минут. Если рыба не переходила в соседний отсек за 7-8 мин, ее вновь помещали на 5 мин в стартовую камеру, установленную непосредственно в инспекционном отсеке. Схема проведения тестирования представлена на Рисунке 10.

Несколько поведенческих элементов были зарегистрированы в обеих сессиях регистрации: затаивание на дне (FRZ), перемещения (MOVE) и попытки пройти сквозь стенки аквариума (ESC). В течение второго сеанса регистрации, также регистрировали время которое испытываемая особь инспектировала новую рыбу. Мы также регистрировали латентные периоды до выхода рыбы в инспекционный отсек, а также время до приближения к новой рыбе (случайно цензурированные показатели).

#### *Тест с зеркалом*

Тест с зеркалом проводили в аквариуме, размерами 17х30х20 см с зеркалом (30х20 см) приложенным к одной из стенок. Перед зеркалом размещался лист полупрозрачной пластмассовой пленки. Этот лист мог быть быстро убран при помощи прикрепленного к нему шнура. Предварительные наблюдения показали, что рыбы не демонстрировали агрессивного поведения, когда зеркало было закрыто пленкой.

Тестирование осуществлялось следующим образом. Сначала, особь аккуратно выпускали в экспериментальный аквариум, причем зеркало было закрыто с полупрозрачной пленкой. После 10 минут адаптации, пленку убирали. Как только рыба выполняла любой агрессивный акт по отношению к своему зеркальному отображению, начинали сессию регистрации, продолжающуюся 6 мин. Как и в предыдущем тесте, регистрировали затаивание (FRZ), перемеще-

ния (MOVE) и попытки пройти сквозь стекло (ESC). Также, мы регистрировали общее время различных агрессивных актов: агрессивным демонстрациям и укусам отображения, а также время до первого взаимодействия с зеркалом. Все особи приближались и взаимодействовали со своими зеркальными отражениями.

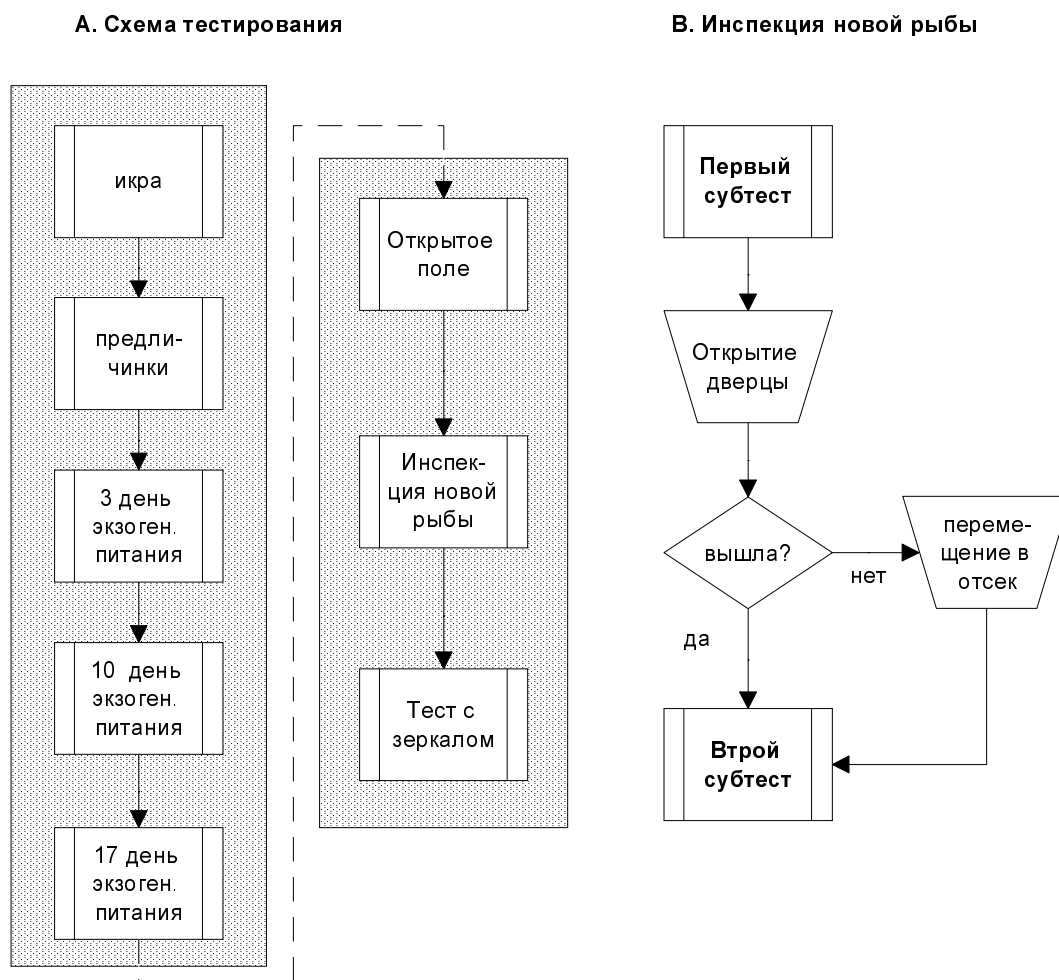


Рисунок 10. Схема экспериментов по изучению темперамента и особенностей заботы о потомстве у чернополосой цихлазомы

#### 4.2.2.3 Статистический анализ

Для анализа цензурированных данных использовали расширение Крауса (Krauth, 1988) для критерия коэффициента корреляции Спирмэна. В случаях небольшого объема выборки ( $N = 10$  и  $13$ ), вычисляли 95 % доверительные интервалы (Brown & Benedetti, 1977) и точные значения  $P$ , основанные на оценке методом Монте Карло. Значения  $P$  в большинстве случаев были двусторонними. Однако, при анализе ассортативного спаривания, мы использовали односторонние критерии. Это было вполне обосновано, поскольку положительная связь ожидалась, а обнаружение отрицательной корреляции было бы неинтерпретируемым и концептуально эквивалентно незначимым результатам (Kimmel 1957).

Коэффициенты надежности альфа Кронбаха (Nunnally, 1967; Wherry 1984) были вычислены для оценки стабильности и устойчивости поведенческих показателей. Для факторного анализа, мы использовали алгоритм MINRES, при котором начальные оценки факторных нагрузок подвергались итерациям для уменьшения сумм квадратов остатков. Были использованы следующие методы вращения факторных осей: нормализованный Варимакс, Промакс, прямой Облимин, а также иерархическое вращение Уэрри (Wherry, 1984). Количество факторов оценивали с помощью критерия Кайзера (собственные значения больше 1), по критерию отсеивания Кэттэлла, а также методом параллельного анализа Монте-Карло (Zwick & Velicer, 1986), при котором в каждом случае использовалось 100 случайных выборок.

## 4.2.3 Результаты исследований

### 4.2.3.1 Индивидуальные различия родительского поведения

Индивидуальные различия в обеспечении потомства кормом (частота родительского взмучивания субстрата, *fin digging*) оказались высоко устойчивыми по пяти стадиям развития потомства (коэфф. надежности альфа Кронбаха = 0.92), причем у самок устойчивость была несколько выше (альфа = 0.90) чем у самцов (альфа = 0.83). Аналогично, процент времени активности показал достаточную устойчивость (альфа = 0.78 для объединенной выборки; 0.77 у самцов и 0.78 у самок). Это позволило агрегировать эти показатели по пяти стадиям развития потомства, что дало две композитные переменные: суммарную частоту родительского взмучивания субстрата и суммарную родительскую активность. Эти показатели, не коррелировали между собой, однако ( $P > 0.2$ ). Интересно отметить, что суммарная частота родительского взмучивания субстрата ( $\rho = 0.59$ , 95% дов. интервал: 0.20 – 1.00,  $N=13$ ,  $P=0.031$ ) и суммарная родительская активность ( $\rho = 0.88$ , 95% дов. интервал: 0.75 – 1.00,  $N=13$ ,  $P=0.0002$ ) существенно коррелировали между самцами и самками в парах. То есть оба родителя в пределах пары вели себя сходным образом.

Поскольку процент от времени, проведенного вблизи выводка имел ненормальное распределение и включал сильно отклоняющиеся наблюдения, первоначальные значения этой переменной были преобразованные к рангам. Индивидуальные различия по этому показателю были менее стабильны (альфа = 0.66). Кроме того, хотя у самок коэффициент альфа достигал значения 0.52, индивидуальные различия были не устойчивыми у самцов (альфа = 0.27).

Поэтому процедура агрегирования данных была нецелесообразна. Корреляции между самцами и самками в этом поведении достигали статистической значимости только на стадии развития потомства *3 дня экзогенного питания* ( $\rho = 0.67$ , 95% дов. интервал: 0.29 – 1.00, N=13, P=0.016) и *17 дней экзогенного питания* ( $\rho = 0.55$ , 95% дов. интервал: 0.09 – 1.00, N=13, P=0.051).

#### **4.2.3.2 Характеристики темперамента чернополосых цихлазом**

Восемь поведенческих переменных (см. Табл. 11) полученных в тесте открытого поля и инспекционном тесте, были подвергнуты факторному анализу. Для того, чтобы стабилизировать матрицу корреляций, они были преобразованные к рангам. Ранговое преобразование конвертирует коэффициенты корреляции Пирсона в корреляции Спирмэна, что бывает целесообразно в некоторых случаях (см. Atkinson, 1988). Вычисление индексов факторной адекватности (Dziuban & Shirkey, 1974), показало, что матрица корреляций была достаточно стабильна для факторного анализа (индекс адекватности Кайзера-Мейера-Олкина = 0.68; критерий сферичности Бартлетта:  $\chi^2_{28} = 263.37$ , P<0.0001).

Все три критерия указали на то, что должны быть извлечены два фактора. Эти факторы объясняли 64% общей вариации. Ортогональные факторные нагрузки после Варимакс-вращения представлены в Таблице 11. Первый фактор был больше всего связан с активностью и затаиванием в открытом поле, в первом субтесте инспекционного теста (в отсутствии новой рыбы) и, в меньшей степени, в присутствии новой рыбы. Затаивание и активность во втором субтесте инспекционного теста имели наибольшие нагрузки на второй фактор.

Соответственно, эти поведенческие факторы могут интерпретироваться как *Затаивание–активность* и *Активность-инспекция-затаивание*. В косоугольных вращениях, однако, факторы значительно негативно коррелировали (межфакторные корреляции: Промакс -0.47, Облимин -0.34). Поэтому матрица факторных нагрузок была также подвергнута и иерархическому вращению, что привело к выделению фактора второго порядка (в этом вращении, межфакторная корреляция была -0.53). Этот общий фактор может интерпретироваться в терминах общего торможения поведения (важно отметить, что этот фактор в наибольшей степени отражал затаивание), а также общей смелости.

Таблица 11. Факторный анализ показателей поведения цихлазом

	Варимакс-вращение		Иерархическое
	<i>Затаивание–ак- тивность</i>	<i>Активность- инспекция- затаивание</i>	вращение Общий фактор (общая сме- лость)
Затаивание в открытом поле	0.51*	-0.05	-0.33
Затаивание <sup>1</sup>	0.97*	-0.24	-0.71*
Перемещения <sup>1</sup>	-0.85*	0.11	0.56*
Перемещения <sup>1</sup>	-0.59*	0.29	0.52*
Затаивание <sup>2</sup>	0.29	-0.95*	-0.73*
Перемещения <sup>2</sup>	-0.41*	0.71*	0.66*
Перемещения <sup>2</sup>	-0.40*	0.56*	0.56*
Инспекция новой рыбы <sup>2</sup>	0.10	0.74*	0.37

<sup>1</sup> Первый субтест инспекционного теста; <sup>2</sup> Второй субтест инспекционного теста (инспекция новой рыбы); \* интерпретабельные факторные нагрузки

Специальный анализ показал, что факторные структуры у отнерестившихся и не отнерестившихся групп также как у самцов и самок были совершенно идентичны: значения нескольких коэффициентов соответствия

факторов (коэфф. инвариантности Ахмаваары, коэфф. соответствия Такера, коэфф. корреляции Пирсона, коэффициент Кайзера-Хунки-Бьянчини, а также средний косинус Кайзера-Хунки-Бьянчини, см. Wherry, 1984 and Barrett, 1986) превысили 0.89. Таким образом, факторный анализ общей выборки, включающий самцов и самок, а также отнерестившихся и неотнерестившихся особей, был наиболее уместен. Были вычислены оценки факторных шкал (регрессионные оценки для двух Варимакс-факторов и фактора второго порядка) для использования их в последующем анализе данных.

Время до выхода в инспекционный отсек коррелировало как с первичными так и с общим факторами (критерий Крауса: *Затаивание–активность*:  $W = 18556$ ,  $P=0.000$ ; *Активность-инспекция-затаивание*:  $W = -8632$ ,  $P=0.068$ ; общий фактор:  $W = -20554$ ,  $P=0.000$ ). То же самое имел место и для времени до приближения к новой рыбе (критерий Крауса: *Затаивание–активность*:  $W = 10238$ ,  $P=0.034$ ; *Активность-инспекция-затаивание*:  $W = -18046$ ,  $P=0.000$ ; общий фактор:  $W = -18310$ ,  $P=0.000$ ). То есть активные и незаторможенные особи быстрее входили в неизвестную среду и приближались к незнакомой рыбе.

Факторный анализ шести показателей поведения в тесте с зеркалом (время до первого взаимодействия с зеркалом, затаивание, перемещение, избегание, демонстрации и кусание), проведенный с использованием вышеупомянутой методологии, выявил два фактора. Однако матрица корреляций имела низкую адекватность (индекс адекватности Кайзера-Мейера-Олкина = 0.58; критерий Бартлетта:  $\chi^2_{15} = 66.55$ ,  $P < 0.001$ ; отнерестившаяся группа: индекс адекватности Кайзера-Мейера-Олкина = 0.28, корреляционная

матрица не была положительно определенной в неотнерестившейся группе и обратная ей матрица не могла быть вычислена), поэтому факторный анализ показателей поведения рыб в тесте с зеркалом не мог быть проведен.

Время до приближения к зеркалу значимо коррелировало с общим фактором – заторможенные особи имели тенденцию показывать большее время ( $\rho = -0.32$ ,  $N=46$ ,  $P=0.033$ ; но первичные факторы показали лишь пограничный уровень значимости,  $P < 0.11$ ). Кроме того, особи, не решающиеся быстро приблизиться к зеркалу, также колебались и при входе в инспекционный отсек (критерий Крауса:  $W = 10505$ ,  $P=0.026$ ), но не при приближении к новой рыбе (критерий Крауса:  $W = 6356$ ,  $P=0.187$ ). Наконец, кусание зеркального отражения и демонстрации на него не были связаны с поведенческими факторами и временем до приближения к зеркалу (все  $P>0.1$ ). Это имело место, и тогда, когда анализ корреляций был проведен отдельно для самцов и самок.

#### **4.2.3.3 Половые различия в профилях поведения цихлазом**

Дисперсионный анализ (ANOVA) по модели повторных измерений (пол как внутри-субъектный фактор для контроля отношений внутри пар рыб) показал значимый эффект пола (самки были более активны и менее заторможены чем самцы) но не нерестовой группы на общий фактор (пол:  $F_{1,21}=6.72$ ,  $P=0.017$ ; нерестовая группа:  $F_{1,21}=0.06$ ,  $P=0.81$ ; взаимодействие:  $F_{1,21}=0.08$ ,  $P=0.79$ ). То же самое наблюдалось и для двух первичных факторов, хотя половые различия достигли только пограничного уровня значимости (*Затаивание–активность*:  $F_{1,21}=3.60$ ,  $P=0.071$ ; *Активность-инспекция-затаивание*:  $F_{1,21}=3.26$ ,  $P=0.085$ ). В

тесте с зеркалом, самки отличались значительно более высоким уровнем кусания чем самцы (пол:  $F_{1,21}=4.50$ ,  $P=0.046$ , нерестовая группа:  $F_{1,21}=0.44$ ,  $P=0.51$ ; взаимодействие:  $F_{1,21}=0.84$ ,  $P=0.37$ ). Однако, не имелось различий между полами и нерестовыми группами в демонстрациях (все  $P>0.5$ ). Эти результаты согласуются с предшествующими данными (напр. Cole et al. 1980) указывающими на то, что самки чернополосой цихлазомы более смелые и агрессивные чем самцы.

#### 4.2.3.4 Темперамент и размер тела

Отнерестившиеся рыбы имели значительно больший размер тела чем неотнерестившиеся (самцы:  $U=18$ ,  $P=0.005$ ; самки:  $U=3$ ,  $P=0.0001$ , критерий Манна-Уитни). Их стандартная длина и поведенческие факторы коррелировали, однако только у самцов (все  $P>0.25$  у самок). В отнерестившейся группе большие самцы имели более низкие значения фактора *Активность-инспекция-затаивание* ( $\rho = -0.82$ , 95% дов. интервал:  $-1.00 - -0.59$ ,  $N=13$ ,  $P=0.001$ ). Однако, в неотнерестившейся группе большие самцы имели более низкие значения фактора *Затаивание-активность* ( $\rho = -0.77$ , 95% дов. интервал:  $-1.00 - -0.50$ ,  $N=10$ ,  $P=0.009$ ) и более высокие значения общего фактора ( $\rho = 0.63$ , 95% дов. интервал:  $0.15 - 1.00$ ,  $N=10$ ,  $P=0.049$ ). Этот противоречивый результат довольно сложно интерпретировать. Другие переменные не были связаны со стандартной длиной рыб (все  $P>0.25$ ).

#### 4.2.3.5 Связь между темпераментом и родительским поведением

Имелось довольно немного статистически значимых корреляций между поведенческими факторами и родительским поведением и они оказались зависимы от пола особей. Суммарная частота родительского взмучивания субстрата не коррелировала с поведенческими факторами ( $P > 0.1$ ), но показала существенную связь с инспекцией новой рыбы ( $\rho = 0.63$ , 95% дов. интервал: 0.34 – 0.92,  $N=13$ ,  $P=0.025$ ) и частотой кусания в тесте с зеркалом ( $\rho = -0.62$ , 95% дов. интервал: -0.95 – -0.30,  $N = 13$ ,  $P=0.027$ ) у самцов ( $P > 0.1$  у самок).

Суммарная родительская активность значительно коррелировала с фактором *Активность-инспекция-затаивание* у самцов ( $\rho = -0.63$ , 95% дов. интервал: -1.00 – -0.15,  $N = 13$ ,  $P=0.026$ ) но с фактором *Затаивание-активность* у самок ( $\rho = -0.61$ , 95% дов. интервал: -1.00 – -0.22,  $N = 13$ ,  $P=0.029$ ). Однако, и у самцов и у самок родительское передвижение имело тенденцию быть связанным с затаиванием в тесте открытого поля (самцы:  $\rho = -0.57$ , 95% дов. интервал: -0.96 – -0.18,  $N = 13$ ,  $P=0.048$ ; самки:  $\rho = -0.54$ , 95% дов. интервал: -1.00 – 0.00,  $N = 13$ ,  $P=0.057$ ; оба пола вместе  $\rho = -0.57$ ,  $N=26$ ,  $P=0.003$ ). Имелась также существенная отрицательная корреляция между суммарной родительской активностью и агрессивными демонстрациями на зеркало у самцов ( $\rho = -0.57$ , 95% дов. интервал: -1.00 – -0.03,  $N = 13$ ,  $P=0.047$ ) но не у самок ( $P > 0.5$ ).

Отношения между факторами темперамента и временем проведенным вблизи выводка зависели от стадии выводка (важно отметить, что этот показатель не был устойчивым в пределах репродуктивного цикла). У самок, время

проведенное около выводка на стадии 3 дня экзогенного питания было отрицательно связано с фактором *Затаивание–активность* ( $\rho = -0.61$ , 95% дов. интервал:  $-0.77 - -0.45$ ,  $N = 13$ ,  $P=0.031$ ;  $P > 0.3$  у самцов) и никакой корреляции не наблюдалось на других стадиях ( $P > 0.3$ ). Фактор *Активность-инспекция-затаивание* коррелировал со временем около выводка на стадии развития потомства 17 дней экзогенного питания у самок ( $\rho = 0.56$ , 95% дов. интервал:  $0.28-0.85$ ,  $N=13$ ,  $P=0.052$ ). Самцы демонстрировали ту же тенденцию ( $\rho=0.47$ , 95% дов. интервал:  $-0.03-0.97$ ,  $N=13$ ,  $P=0.10$ ), так, что корреляция оказалась значимой для объединенной выборки ( $\rho=0.57$ ,  $N=26$ ,  $P=0.002$ ). Кроме того, более агрессивные (большая частота кусания) родители имели тенденцию проводить больше время вдали от их выводка, но только на стадии выводка 17 дней экзогенного питания (самцы:  $\rho = -0.59$ , 95% дов. интервал:  $-1.00 - -0.15$ ,  $N=13$ ,  $P=0.039$ ; самки:  $\rho = -0.67$ , 95% дов. интервал:  $-1.00 - -0.29$ ,  $N=13$ ,  $P=0.013$ ).

#### **4.2.3.6 Ассортативное спаривание по размерам тела и факторам темперамента**

В отнерестившейся группе цихлазом было обнаружено значительное ассортативное спаривание рыб согласно размерам их тела (Табл. 12): более крупные самцы имели тенденцию формировать пары спариваться с крупными самками. Кроме того, меньшие, хотя и статистически значимые корреляции были найдены между факторами темперамента самцов и самок в парах (см. Табл. 12). Время до выхода в новую среду (критерий Крауса:  $W = 456$ ,  $P=0.004$ ) и время до

приближения к зеркалу ( $\rho = 0.52$ , 95% дов. интервал: 0.08–0.96,  $N=13$ ,  $P=0.044$ )

также коррелировали между полами.

Однако, не было обнаружено ассортативного скрещивания по времени до приближения к новой рыбе и показателям агрессии ( $P>0.44$ ). Совершенно другая картина наблюдалась в неотнерестившейся группы рыб. В этой группе не было никаких признаков ассортативного скрещивания, ни по стандартной длине, ни по поведенческим показателям (Табл. 12).

Таблица 12. Коэффициенты корреляции Спирмэна между показателями самцов и самок в парах

	$\rho$	95% дов. интервал $\rho$	P
Отнерестившиеся особи (N=13)			
Стандартная длина	0.91	0.83 – 0.99	0.000
<i>Затаивание–активность</i>	0.57	0.22 – 0.91	0.029
<i>Активность-инспекция-затаивание</i>	0.06	-0.59 – 0.71	0.436
Общий фактор	0.49	-0.07 – 1.00	0.047
Неотнерестившиеся особи (N=10)			
Стандартная длина	0.03	-0.78 – 0.84	0.470
<i>Затаивание–активность</i>	0.03	-0.54 – 0.60	0.473
<i>Активность-инспекция-затаивание</i>	-0.02	-0.77 – 0.73	0.486
Общий фактор	-0.31	-0.90 – 0.28	0.193

Наблюдаемое ассортативное скрещивание отнерестившихся рыб согласно факторам темперамента не может рассматриваться просто как побочный продукт ассортативности в соответствии с размером тела, поскольку фактор *Затаивание–активность* (по которому такая ассортативность была очевидна), не коррелировал со стандартной длиной рыб. Общий фактор также не был свя-

зан с размером рыбы но тем не менее рыбы демонстрировали по нему достоверную ассортативность. Кроме того, коэффициенты частной корреляции Спирмэна, откорректированные для отношений со стандартной длиной, были равны для фактора *Затаивание–активность* 0.48, для общего фактора 0.51, и для времени до приближения к зеркалу 0.55.

#### **4.2.4 Обсуждение результатов**

##### **4.2.4.1 Факторы темперамента чернополосой цихлазомы**

Эти результаты представляют собой добавление к возрастающей литературе по индивидуальным различиям поведения разных видов (Slater, 1981; Stevenson-Hinde, 1983; Clark & Ehlinger, 1987; Francis, 1990; Benus et al., 1991; Magurran, 1993; Wilson et al., 1994; Budaev, 1997; Gosling, 1998). Было отмечено, что некоторые поведенческие характеристики сходны у разных видов (Mather & Anderson, 1993, Wilson et al., 1994; Budaev, 1997). Например, такая характеристика как смелость-пугливость найден у разных видов животных (Wilson et al., 1994).

Недавно, однако, несколько исследований (Wilson et al., 1994; Reed & Pizzimenti, 1995; Coleman & Wilson, 1998) подвергли сомнению, действительно ли индивидуальные различия проявляются устойчиво в разных ситуациях. Наши результаты свидетельствуют о том, что индивидуальные различия в ситуации новизны и риска, могут рассматриваться на нескольких уровнях и могут быть общими или специфическими в зависимости от уровня анализа. Несмотря на то, что были извлечены два разных ситуационно-специфических

фактора, было также очевидно существование единственного фактора более высокого порядка, скорее всего отражающего общий страх. Действительно, элементы поведения связанные с различными мотивациями могут подавляться страхом (Russell, 1979; Voissy, 1995). Однако, поведение рыб в ситуации новизны и риска показало относительно слабые корреляции его с поведением в других ситуациях, таких как агрессия и родительская забота.

Часто наблюдается, что пассивная реакция (*behavioural inhibition*) и пугливость отрицательно коррелируют с агрессивностью (напр. Carlstead 1981; Tulley & Huntingford 1988, Budaev 1997; see also Archer 1988). Наши результаты указывают на то, что эти поведенческие тенденции могут быть никак не связаны у чернополосых цихлазом. Это вероятно связано с нашим использованием теста с зеркалом – в отличие от многих других работ в данном исследовании регистрация поведения начиналась только после того, как рыба приблизилась к зеркалу и начала взаимодействия с ним. Поэтому агрессия не была смешана с начальной защитной реакцией у более пугливых особей. Например, рыбы не решающиеся быстро приблизиться к зеркалу также колебались и при входе в инспекционный отсек и вообще были более заторможенными (*inhibited*, имели более низкие значения общего фактора).

#### **4.2.4.2 Связь между темпераментом и родительским поведением**

Корреляция между обеспечением потомства кормом и исследовательской тенденцией, найденная у самцов, а также отрицательная корреляция между обеспечением потомства и затаиванием в тесте открытого поля, наблюдаемая у

обоих полов, согласуются с результатами обнаруженными у других видов. Например, линия крыс SAL, характеризующаяся более высоким уровнем исследования и активным типом реагирования в ситуациях стресса (Benus et al., 1991), также отличалась более выраженным родительским поведением чем пассивные и более пугливые крысы линии LAL (Benus & Røndigs 1996). Таким образом, пассивно оборонительная реакция связана с более низкими уровнями родительского поведения не только у чернополосой цихлазомы. Это говорит о том, что пугливость и торможение поведения действительно проявляются в разных ситуациях и, в частности, могут затрагивать родительское поведение. Однако, паттерн корреляций оказался сложным, так как родительская активность не коррелировала с затаиванием в инспекционном тесте. Кроме того, самцы более активные с выводком были менее активны в присутствии новой рыбы.

Корреляция между временем, проведенным вдали от выводка на поздних стадиях развития молоди и поведенческим торможением в присутствии новой рыбы трудно понять. Возможная гипотеза может включать проявление родительского дезертирства более пугливыми цихлазомами. Так если конкурентоспособная способность и социальное доминирование связаны с низкой пугливостью (см. Fox 1972; Francis 1984; Verbeek, Boon & Drent 1996; Archer 1988), защита территории и вклад в активную заботу о потомстве может быть наиболее адаптивной стратегией для смелых родителей. Более пугливые особи, возможно менее способные защищать хорошие территории, могут переключаться к тактике "блуждания" (*straying tactic*), проявлять тенденцию к выводковому паразитизму (*brood parasitism*) или "выпасанию" (*farming out*)

(чернополосые цихлазомы демонстрируют усыновление, которое является адаптивным для приемных родителей, см. Wisenden & Keenleyside, 1992).

Возможно наиболее стабильный результат, полученный в данном исследовании касается отношений между агрессивностью и родительской заботой. Оказалось, что самцы, показывающие высокий уровень обеспечения потомства кормом и родительской активности показывали менее агрессивное (кусание и демонстрации) поведение. Кроме того, родители (и самцы и самки) имеющие тенденцию оставаться вдали от выводка на последних стадиях развития молодежи, были также более агрессивны в тесте с зеркалом. Можно предполагать, что агрессивные родители могли компенсировать защиту выводка за счет обеспечения потомства кормом. Исследования в более естественных условиях должно показать, действительно ли агрессивные родители концентрируются на охране территории на расстоянии вместо прямой родительской заботы.

#### **4.2.4.3 Ассортативное скрещивание у чернополосой цихлазомы**

Размер тела рассматривается как чрезвычайно важный фактор, влияющий на репродуктивный успех у различных рыб (см. Turner, 1993). Также показано, что самки чернополосых цихлазом предпочитают крупных самцов (Keenleyside, Rangeley & Kuppers, 1985) и самцы предпочитают крупных самок (Nuttall & Keenleyside, 1993) поскольку большой размер тела увеличивает конкурентоспособность и способность защитить гнездо у самцов, а также увеличивает плодовитость самок. Действительно, ассортативность спаривания в соответствии с размерами тела уже была обнаружена у этого вида (Wisenden, 1995).

Наши результаты находятся в полном согласии с этим. Существенные корреляции между самцами и самками в тенденции к затаиванию и общей пугливости вероятно также отражают феномен ассортативного скрещивания. Поскольку неотнерестившаяся группа (особи в которой формировали пары на короткий срок но не спаривались) не демонстрировала такие корреляции, можно исключать возможность того, что корреляции были простым следствием совместного содержания особей в течение длительного времени.

Следует также обратить внимание на тот факт, что не отнерестившиеся рыбы на самом деле изначально образовывали пары, однако через некоторое время такие пары распадались без нереста. Рыбы в этих парах не проявляли ассортативности ни по размеру тела, ни по характеристикам темперамента. Возможно, полная взаимная оценка потенциальных партнеров по размножению требует более продолжительного времени, чем это принято считать, и осуществляется не только во время первоначальных ухаживаний, но и в более поздние периоды, непосредственно предвещающие нерест. Не исключено также, что в данной ситуации действуют какие-либо механизмы, сходные с так называемым скрытым выбором самок (*cryptic female choice*; Eberhard, 1996).

Для того, чтобы определить причины и последствия ассортативного скрещивания в соответствии поведенческими характеристиками у рыб необходимы дальнейшие исследования. Однако, если пассивная реакция, измеряемая в исследовании, связана с общей смелостью, можно ожидать, что смелые самцы должны быть более привлекательны для самок (см. Godin & Dugatkin 1996). Ассортативное скрещивание может тогда быть следствием полового отбора и конкурентных отношений за спаривание с наилучшим партнером (Burley, 1983). Могут быть и другие, но не обязательно взаимоисключающие, причины ассор-

тативного спаривания, такие как поведенческая совместимость, оптимизация аутбридинга (см. Thiessen & Gregg, 1980; Burley, 1983 и Crespi, 1989) или социальное научение (Freeberg, 1996). Потенциальная важность ассортативного скрещивания в соответствии с факторами темперамента подчеркивается тем наблюдением, что обеспечение потомства кормом, так и родительская активность и время проведенное около выводка, а также близко коррелировали в парах. Важно также отметить, что ассортативное спаривание рассматривается как один из важных механизмов симпатрического видообразования (см. Johnson et al., 1996; Kondrashov & Shpak, 1998; Parker & Partridge, 1998). В частности, по мнению Уилсона (Wilson, 1998), феномен широко распространенной среди цихлид адаптивной радиации частично обусловлен тем, что для бипарентальных животных, коими являются многие цихлиды, наиболее характерна ассортативность формирования пар.

## 5. ОСОБЕННОСТИ СТАНОВЛЕНИЯ ТЕМПЕРАМЕНТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

### 5.1 Становление темперамента у львиноголовой цихлиды

#### 5.1.1 Введение

В данном разделе работы исследовали стабильность индивидуальных различий в поведении молоди львиноголовой цихлиды, *Steatocranus casuarius*, обычного жителя скалистых биотопов рек Западной Африки, низины Конго и ее притоков (Linke & Staeck, 1994). Мы попытались определить, до какой степени индивидуальные поведенческие различия в ситуациях новизны и агрессии устойчивы во времени. Эти ситуации являются стрессорирующими и могут включать альтернативные стратегии реагирования в ситуациях стресса (Benus et al., 1991; Verbeek, Drent & Wierkema, 1994). В то же время, известно, что устойчивость индивидуальных различий поведения увеличивается в стрессовых ситуациях (напр. Suomi, 1983; Gerlai & Csányi, 1990; Alados et al., 1996; Budaev, 1997; Budaev et al. 1999), а индивидуальные различия в агрессивности устойчивы в разное время у цихлазомы Мидаса, *Cichlasoma citrinellum* (Francis, 1990).

#### 5.1.2 Особенности методики

Все особи, львиноголовой цихлиды, использованные в настоящей работе, были приобретены у частных рыборазводчиков. Недавно вылупившуюся молодь выращивали в группе, состоящей примерно из 60 особей в танке объемом 0.6-м<sup>3</sup>. В

возрасте 3.5 месяцев 12 особей (стандартная длина  $32\pm 0.9$  мм) были случайным образом отобраны из этой группы. Эти рыбы были перемещены в три идентичных домашних аквариума размерами  $60\times 30\times 20$  см, по четыре особи в каждом. Рыбам были даны две недели для адаптации, после чего начались тестирования. Рыб содержали в одних и тех же группах в течение всего эксперимента. Таким образом, они получили нормальный социальный опыт, что было бы вряд ли возможно если бы их содержали в изоляции. Каждый домашний аквариум содержал пластиковое укрытие.

Рыб кормили пять раз в неделю живыми и замороженными личинками хирономид, а также коммерческими сухими кормами. Температуру воды в домашних аквариумах, также как и в экспериментальных установках, поддерживали на уровне  $24\text{--}26^\circ\text{C}$ , а фотопериод – 10:14 темнота:свет. Пол не может быть надежно установлен у рыб данного вида в нерепродуктивный период (Linke and Staeck, 1994). Для мечения применяли метод горячего клеймения (прожигание небольших отверстий в хвостовом плавнике). Такой метод отличается тем, что не травмирует рыб маленького размера (McNicol and Noakes, 1979).

### **5.1.2.1 Тесты и процедуры**

Все особи были протестированы в трех тестах, как описано ниже. Особи в каждом из тестов были отобраны в случайном порядке. Наблюдения проводили через небольшое окошечко в ширме, отделяющей наблюдателя от экспериментального аквариума.

### *Открытое поле*

Тест открытого поля проводился в восьмиугольном танке 0.9 м. в диаметре, с уровнем воды в 8 см. Первоначально особь осторожно выпускали в стартовую камеру (белый непрозрачный пластмассовый цилиндр без дна) на пять минут, чтобы обеспечить ее акклиматизацию после хэндлинга. После этого, цилиндр поднимали и регистрировали время перемещений в течение 5 минут.

### *Тест инспекции новой рыбы*

Инспекционный тест проводился в аквариуме (60х30х20 см) с тремя отсеками, аналогично экспериментам с гуппи (Рис. 4). Однако, инспекционный отсек содержал особь чернополосой цихлазомы (*Archocentrus nigrofasciatum*, стандартная длина 64–65 мм). В инспекционный отсек были помещены два камня, образующие укрытие в непосредственной близости от дверцы в домашний отсек. Предварительные наблюдения показали, что в отсутствие новой рыбы особи львиноголовой цихлиды проводили большую часть времени вблизи этого укрытия.

В процессе тестирования, испытуемую особь аккуратно перемещали в стартовую камеру, помещенную в центр домашнего отсека с закрытой дверью. Рыбе было дано 6 мин. для адаптации, стартовую камеру затем поднимали, и поведение рыбы наблюдали в течение 6 минут (первый субтест). Дверь затем открывали и, как только индивидуум перемещался в инспекционный отсек, начинали вторую сессию регистрации (второй субтест), которая также продолжалась в течение 6 минут. В обоих субтестах данного теста регистрировали локомоцию (время перемещений в любом направлении). Кроме того,

регистрировали время инспекции новой рыбы, а также время, проводимое в непосредственной близости от новой рыбы (<13 см от стеклянной перегородки).

#### *Тест с зеркалом*

Тест с зеркалом проводили в аквариуме, размерами 30х30х20 см с зеркалом (30х20 см), приложенным к одной из стенок. Перед зеркалом размещался лист полупрозрачной пластмассовой пленки. Этот лист мог быть быстро убран при помощи прикрепленного к нему шнура. В экспериментальном аквариуме находились два камня, у стенки, расположенной вдали от зеркала. Предварительные наблюдения показали, что рыбы не проявляли агрессивного поведения и предпочитали находиться вблизи камней когда зеркало было закрыто пленкой.

Тестирование осуществлялось следующим образом. Сначала, особь аккуратно выпускали в экспериментальный аквариум, причем зеркало было закрыто полупрозрачной пленкой. После 10 минут адаптации, пленку убирали. Как только рыба приближалась к зеркалу на расстояние не более одной длины тела, начинали сессию регистрации, продолжающуюся 6 мин. Регистрировали перемещения, а также агрессивные демонстрации и попытки укусить отражение. Кроме этого, регистрировали время, которое испытываемая особь проводила на расстоянии не более 13 см от зеркала.

#### *План эксперимента*

Схема проведения тестирования представлена на Рисунке 11. Первая группа рыб (N=12) была протестирована во всех трех тестах в возрасте 4 месяцев. Интервал времени между тестированиями составлял одну неделю. Сразу

после открытого поля, особей метили для индивидуального распознавания как описано выше. Кроме того, в это время измеряли и стандартную длину рыб. Особи были затем заново протестированы в тех же тестах одним месяцем позже. Из-за того, что метки в это время стали плохо различимы, процедуру мечения повторяли вновь.

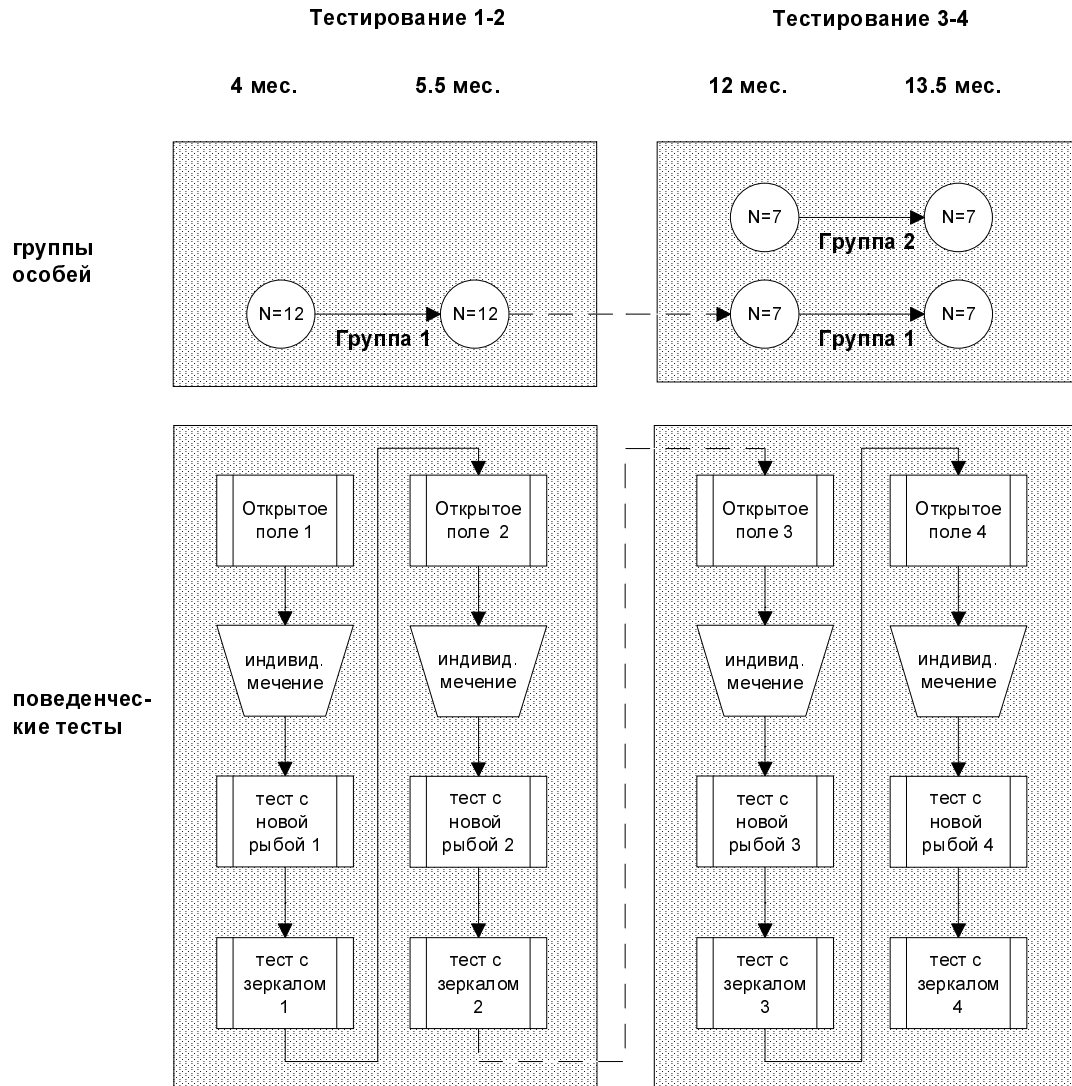


Рисунок 11. Схема эксперимента по изучению развития темперамента у львиноголовой цихлиды

После этого особей содержали в домашних аквариумах в течение 6 месяцев. Затем была образована вторая группа рыб, взятых из той же популяции, что и первая группа. Эта группа служила контролем против возможных нежела-

тельных эффектов, связанных с повторным тестированием. В течение эксперимента, условия содержания обеих групп были идентичны. Эти 14 особей (стандартная длина тела  $52 \pm 1.1$  мм) были протестированы в возрасте 12 месяцев и затем ре-тестированы в вышеописанных поведенческих тестах в возрасте 13.5 месяцев. Схема экспериментальных процедур отражена на Рисунке 11.

#### *Детали статистического анализа*

Для статистического анализа использовали критерии рандомизации, а также коэффициент корреляции Спирмэна, причем точные значения  $P$  вычисляли при помощи процедуры Монте Карло (Manly, 1991).

### **5.1.3 Результаты исследований**

#### **5.1.3.1 Предварительный анализ**

Предварительный анализ не выявил существенных различий между двумя группами львиноголовой цихлиды в большинстве элементов поведения. Однако, вторая группа рыб была менее агрессивной ( $P=0.045$ , критерий рандомизации) и более активной ( $P=0.015$ , критерий рандомизации) в третьем тесте с зеркалом (который был первым для этой группы). Также, различия во времени инспекции новой рыбы в третьем инспекционном тесте, а также времени проведенном около зеркала в третьем тесте с зеркалом приблизилось к статистически значимому значению (соответственно,  $P=0.097$  и  $P=0.086$ , критерий рандомизации). Не было найдено различий в длине тела между двумя группами рыбы, ни в возрасте 12.0 ни 13.5 месяцев (соответственно  $P=0.568$ ,  $P=0.549$ , критерий рандомизации). Кроме того, паттерны корреляций были идентичны в обеих группах. Таким образом, было вполне обоснованно объединить эти две группы рыб вместе.

#### **5.1.3.2 Устойчивость поведения**

Таблица 13 представляет коэффициенты корреляции Спирмэна между поведенческими показателями измеренными при повторном тестировании. Оказалось, что индивидуальные различия в поведении не были устойчивыми в возрасте

4.0–4.5 месяцев. Однако, устойчивость поведения проявлялась шесть месяцев позже, когда львиноголовые цихлиды достигали возраста 12.0–13.5 месяцев.

Таблица 13. Коэффициенты корреляции Спирмэна между поведенческими показателями при повторном тестировании

Элемент поведения	Тестирование 1-2 (4–5.5 мес.)		Тестирование 3-4 (12–13.5 мес.)	
	ρ	P	ρ	P
<b>Тест открытого поля</b>				
Активность	-0.07	0.837	0.13	0.645
<b>Инспекционный тест</b>				
Локомоция <sup>1</sup>	0.19	0.562	-0.07	0.810
Локомоция <sup>2</sup>	-0.33	0.293	0.78	0.001**
Инспекция <sup>2</sup>	0.01	0.974	0.54	0.049*
Время проведенное около незнакомой рыбы <sup>2</sup>	0.17	0.590	0.56	0.040*
<b>Тест с зеркалом</b>				
Локомоция	0.42	0.174	0.27	0.365
Общая агрессия	0.13	0.670	0.64	0.015*
Время проведенное около	0.31	0.325	0.66	0.013*

<sup>1</sup>первая сессия регистрации, <sup>2</sup>вторая сессия регистрации (с новой рыбой).

\*p<0.05; \*\*p<0.01

Эти результаты согласуются с данными, полученными у других видов. Например, Фрэнсис (Francis, 1990) обнаружил, что индивидуальные различия в агрессивности у цихлид Мидаса становятся значительно более устойчивыми с возрастом. Также, у нескольких видов млекопитающих показано, что индивидуальные различия в поведении не устойчивы в раннем онтогенезе, но становятся более устойчивы с возрастом (напр. MacDonald, 1983; Loughry &

Lazari, 1994; Hahn et al., 1990). Интересно отметить, что и та же тенденция наблюдается и у человека (Plomin, 1986). Можно поэтому предполагать, что эта общая закономерность может быть связана с развитием и интеграцией мотивационных систем (Hogan, 1988) и стратегий реагирования при стрессе (*coping styles*, Venus et al., 1991). Тем не менее, некоторые исследования (напр. Verbeek et al., 1994 на больших синицах) указывают на то, что индивидуальные различия не обязательно нестабильны в раннем онтогенезе.

Несколько исследований показали, что устойчивые индивидуальные различия становятся наиболее выражены в ситуациях стресса (напр. Suomi, 1983; Gerlai & Csányi, 1990; Alados et al., 1996; Budaev, 1997; Budaev et al. in press). Например, фрактальная сложность или хаотичность поведения особенно выражены в спокойных и безопасных ситуациях, что может маскировать возможно устойчивые индивидуальные различия (см. Alados et al., 1996; Budaev, 1997). В нашем исследовании, устойчивыми стали только поведенческие элементы проявляющиеся в ситуациях, включающих дискретный источник стресса, такие как присутствия незнакомой рыбы и зеркального отображения конспецифичной особи. Так как не имелось существенных корреляций между агрессией и инспекцией новой рыбы ( $P > 0.1$ ), маловероятно, что приближение и осмотр незнакомой рыбы прежде всего отражал агрессивную мотивацию.

### **5.1.3.3 Размер тела и поведения**

Длина тела рыб, как оказалось, была высоко устойчивой в разное время: корреляция между первой парой повторного тестирования составляла 0.85 (N=12,

$P < 0.0001$ ) а во второй паре – 0.96 ( $N=14$ ,  $P < 0.0001$ ). Была обнаружена также интересная возрастная закономерность. В течение первого тестирования, время проведенное вблизи новой рыбы и около зеркала, коррелировало с размером тела ( $\rho=0.60$ ,  $P=0.035$ ,  $\rho=0.67$ ,  $P=0.022$  соответственно). Одним месяцем позже, когда тестирование было повторено, общая агрессия, время, проведенное вблизи зеркала, а также время, проведенное около новой рыбы, также значимо коррелировали с длиной тела ( $\rho=0.86$ ,  $P < 0.001$ ,  $\rho=0.63$ ,  $P=0.028$ ,  $\rho=0.62$ ,  $P=0.035$ , соответственно). Однако, в возрасте 12 и 13.5 месяцев, корреляции между поведенческими переменными и размером тела полностью исчезли (все  $P > 0.2$ ).

Большой размер тела, по всей видимости, стимулировал более высокую смелость и агрессивность у рыб в возрасте 4–5 месяцев, что возможно было опосредовано его влиянием на ранний социальный статус. Альтернативная гипотеза, что более смелые и агрессивные особи могли иметь более высокие конкурентные способности, которые могли впоследствии вызывать их более быстрый рост (по Huntingford et al., 1990), кажется менее вероятной, поскольку индивидуальные различия в поведении были первоначально неустойчивы. Другая возможность, включающая концепцию состояния а не черты (*state versus trait concept*), заключается в том, что более мелкие особи могли быть относительно больше стрессированы в результате своего низкого статуса и находиться в более напуганном или менее агрессивном состоянии. Однако, устойчивые черты становятся более важными позже в онтогенезе, что должно уменьшить данную корреляцию на более поздних стадиях развития.

## 6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ ПОВЕДЕНИЯ

### 6.1 Индивидуальные различия компенсирующего поведения у восьмиполосой цихлазомы

#### 6.1.1 Введение

В данном разделе исследованы альтернативные тактики важного элемента родительской заботы – *компенсирующего поведения* – у самцов восьмиполосой цихлазомы, *Archocentrus octofasciatum*, обычного жителя рек и ручьев Центральной Америки и южной части США. Этот вид таксономически и по своим экологическим особенностям и поведению близок к чернополосой цихлазومه, но имеет более крупные размеры.

Эти бипарентальные субстратофильные цихловые рыбы показывают выраженное разделение родительских ролей (Zworykin, 1995). Как правило, самки восьмиполосой цихлазомы позволяют самцам приближаться к кладке с икрой только на короткое время. Однако, вылупление предличинки сопровождается значительным увеличением активности самки, тем самым сокращая время которое она проводит вблизи выводка. В результате этого, самец проводит намного больше времени около выводка на стадии предличинки, что компенсирует уменьшение родительской заботы со стороны самки. Этот феномен был назван "компенсирующим поведением" (Zworykin, 1995).

### 6.1.2 Особенности методики

В данном разделе работы использовались восемь взрослых пар восьмиполосой цихлазомы (N=16 особей). Каждую пару содержали в 100 л аквариуме (70x35x41 см) содержащем естественный гравий и половинку глиняного цветочного горшка в качестве нерестового субстрата. Температура воды поддерживалась в пределах  $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , и цикл свет : темнота был 10:14 час. И взрослые особи и молодь кормили *ad libitum* личинками хирономид и коммерческими сухими кормами.

Регистрация родительского поведения проводилась на каждой из пяти условно выделенных стадий развития потомства:

1. на стадии икры,
2. на стадии предличинок,
3. на 3-й день экзогенного питания,
4. на 10-й день экзогенного питания,
5. на 17-й день экзогенного питания.

Две независимые поведенческие переменные были зарегистрированы на каждой стадии: (1) процент времени проведенного вблизи выводка (на расстоянии, не превышающем одну длину тела родителя) и (2) перемещения (время, которое родитель перемещался на расстояние, превышающее одну длину его тела).

#### 6.1.2.1 Статистический анализ

Совокупность поведенческих показателей, измеренных у одной особи на протяжении некоторого времени, называется поведенческим профилем (Nunnally,

1967). Таким образом, в данном разделе исследовались два профиля, соответствующие вышеупомянутым двум поведенческим показателям.

Статистический анализ профилей был организован следующим образом. Сначала, паттерны индивидуальной вариации выявляли отдельно у самцов и самок с помощью кластерного анализа (Sneath & Sokal, 1973) и неметрического многомерного шкалирования (Kruskal & Wish, 1978). Затем, выявленные кластеры сравнивали для того, чтобы установить, действительно ли они представляют собой альтернативные поведенческие тактики.

Для измерения различий между индивидуальными профилями использовали корреляционную метрику расстояний ( $1 - r$ , где  $r$  представляет собой коэффициент корреляции Пирсона). Обычно выделяют три аспекта подобных профилей (например Sneath & Sokal, 1973): уровень, форма и рассеяние. В отличие от более обычных мер сходства, таких как Евклидово расстояние, корреляционная метрика принимает во внимание форму профилей и используется в тех случаях, когда наибольший интерес представляют паттерны "подъемов" и "впадин" профилей, а не их общие уровни.

Размерность многомерного шкалирования оценивали при помощи критерия отсеивания финального индекса стресса (см. Kruskal & Wish, 1978). Для кластерного анализа использовали алгоритм минимизации внутри-кластерной дисперсии Уорда (см. Batagelj, 1988). Мы также использовали альтернативные процедуры (например алгоритмы взвешенной, и невзвешенной средней связи) и коэффициенты корреляции (например  $1 - \rho$ , корреляция Спирмэна), однако они дали идентичные результаты. Поскольку результаты кластерного анализа часто значительно зависят от используемого алгоритма (например различные вычислительные методы часто выявляют абсолютно несходные кластерные

структуры в одном и том же наборе данных, см. Blashfield, 1976), эта сходимость – важное доказательство стабильности кластеров. Кроме того, Монте-Карло моделирование показало, что процедура Уорда является наиболее точной при нахождении "истинной" структуры кластеров (Blashfield, 1976; Milligan, 1980). Для сравнения групп использовали критерий рандомизации (Edgington, 1987).

### 6.1.3 Результаты исследований

Кластерный анализ выявил два кластера (Кластер 1 и Кластер 2, см. Рис. 12а) в профилях, соответствующих времени проведенному около выводка, однако

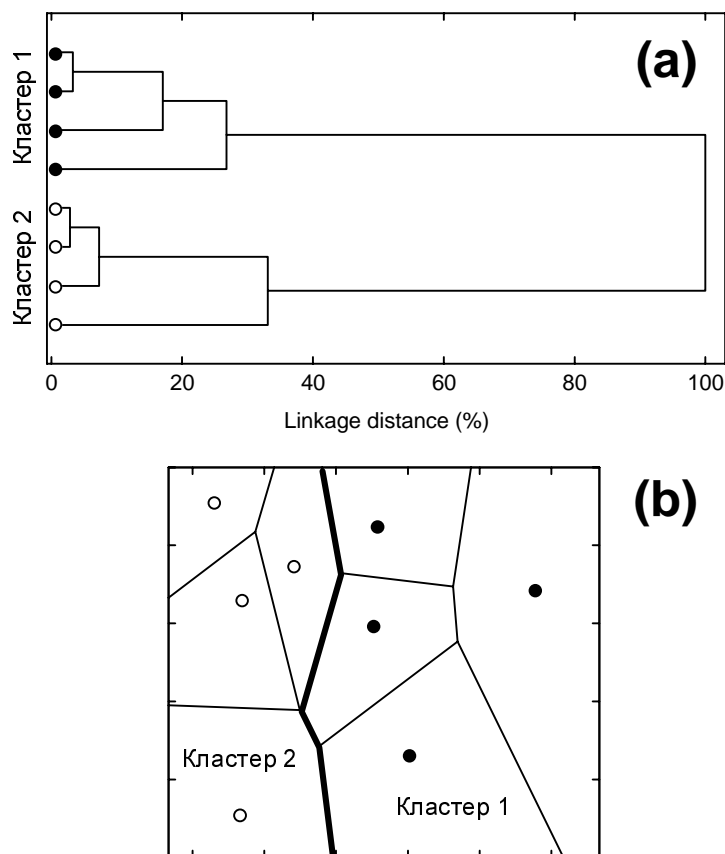
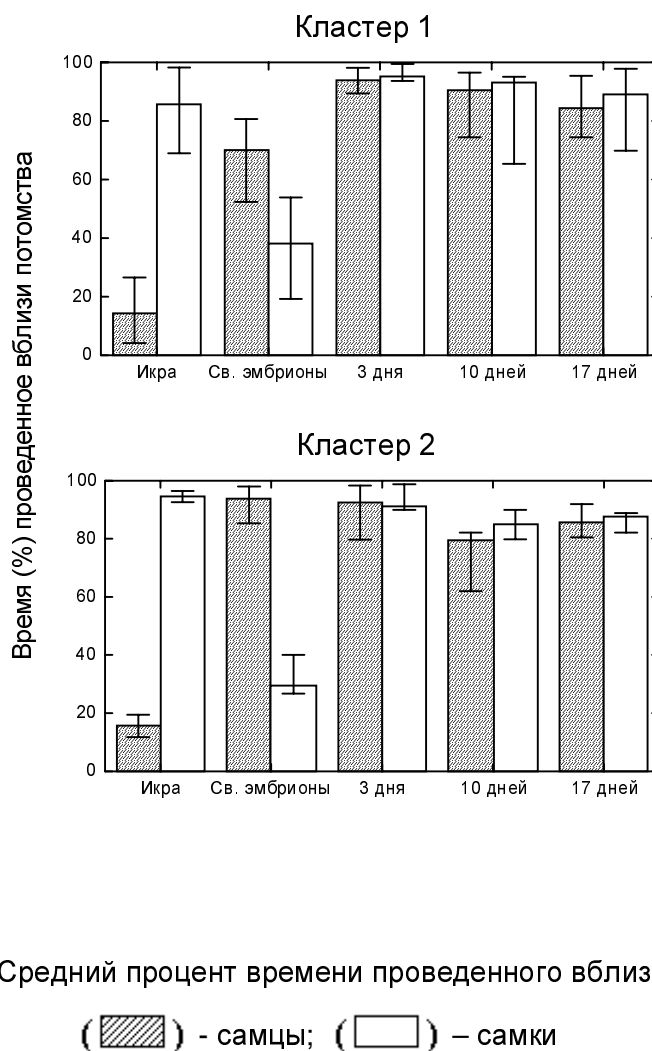


Рисунок 12. Результаты кластерного анализа (а) и неметрического многомерного шкалирования (б)

Присутствие двух кластеров очевидно на обоих графиках. Результаты шкалирования также включают диаграмму Воронова (которая представляет регионы которые ближе к определенной точке чем ко всем другим соседним точкам). В этом случае жирная линия разделяет два кластера.

только у самцов. Это было подтверждено результатами неметрического многомерного шкалирования (индекс стресса = 0.003): первый фактор полностью

разделял два кластера (Рис. 12b), что говорит о том, что кластеры различались только одной своей характеристикой. У самок не было обнаружено явных кластеров и, кроме того, их кластерные структуры не были инвариантны относительно используемых процедур. Устойчивые кластеры также не проявились и в профилях двигательной активности самцов и самок. Усредненные профили для обоих родителей, представляющих Кластер 1 и Кластер 2 показаны на Рисунке 13.



Таким образом, существуют две различные закономерности изменения времени проведенного самцами вблизи выводка, которые отличаются только лишь по одному своему аспекту. Интерпретация кластеров и заключение о том, что они являются действительно устойчивыми и не вызваны случайными факторами и ошибкой измерения подтверждается результатами сравнения кластеров. Особи в кластерах различающихся на основе достаточно тонких аспектов профилей также различались по нескольким поведенческим переменным, отражающим компенсирующее поведение самцов, причем в такой степени, что не было перекрытия между их частотными распределениями.

В первую очередь, мы проанализировали абсолютное значение различий между самцами и самками по времени, потраченном ими около выводка в пределах каждой пары (то есть | время, потраченное около выводка самкой – время, потраченное около выводка самцом |) на стадии предличинок. Это различие было меньше в парах представляющих Кластер 1 чем Кластер 2 (37.4 [6.4–43.0] против 63.2 [50.2–69.2],  $P=0.029$ , критерий рандомизации). Во вторых, мы проанализировали абсолютные значения различий между самцами и самками по времени, потраченном ими около выводка на смежных стадиях выводка: (1) | время потраченное около икры самкой – время, потраченное около предличинок самцом | и (2) | время потраченный около предличинок самцом – время, потраченное около 3-дневных личинок самкой |. Этот анализ выявил значительные (см. Рис. 13) различия между Кластером 1, и Кластером 2 в обоих эти индексах: (1) 17.1 (10.3-20.2) против 4.2 (1.2-7.3),  $P=0.029$ , критерий рандомизации; (2) 27.1 (13.4-42.8) против 6.7 (0.2-13.3),  $P=0.029$ , критерий рандомизации. Важно обратить внимание на то, что распределения всех этих показателей между кластерами не перекрываются.

Другими словами, самцы представляющие Кластер 2 поддерживали высокий уровень родительской заботы, совпадающий с ее резким уменьшением у самок на стадии предличинок (когда происходило временное изменение половых ролей, см. Рис. 13) значительно в большей степени чем самцы, представляющие Кластер 1. В отличие от самцов Кластера 1, для самцов Кластера 2 были характерны весьма небольшие отклонения от показателей самок. Таким образом, они демонстрировали более высокий уровень компенсирующего поведения. Эта интерпретация также поддерживается результатами анализа общей активности самцов (этот показатель был устойчивым по стадиям развития потомства, коэфф. конкордации Кендалла = 0.73, что позволило просуммировать его): самцы Кластера 1, демонстрировали значительно более низкий уровень активности чем самцы Кластера 2 (27.8 (17.8-31.9) против 35.5 (33.4-44.6),  $P=0.029$ , критерий рандомизации). Однако эти различия не могут быть приписаны исключительно влиянию поведения самок в пределах пары, поскольку самки не различались по времени, проведенному ими около выводка ни на одной из стадий выводка (все пять значений  $P>0.23$ , см. Рис. 13).

#### **6.1.4 Обсуждение результатов**

Эти результаты ясно указывают на то, что существуют две альтернативные стратегии родительского поведения самцов на стадии предличинок. Некоторые самцы (Кластер 2) весьма точно подстраиваются к сокращению родительской заботы со стороны самки, проводя почти столько же времени в близи выводка сколько последняя проводит на предыдущих и последующих стадиях выводка (абсолютное различие между показателями самца и самки очень мало). Другие

самцы (Кластер 1) демонстрируют значительно более низкий уровень компенсирующего поведения. Кроме того, эти две категории самцов различаются и по общей активности (которая в основном связана с патрулированием локальной территории, см. Зворыкин, 1995). Таким образом, два кластера, выявленные в настоящем исследовании, по всей видимости, отражают различия в общем уровне родительского вклада.

Возможные затраты и выгоды этих двух альтернативных тактик неизвестны. Однако, принимая во внимание, что они могут иметь сходные уровни общего родительского вклада (например сезонного родительского вклада или вклада за всю продолжительность жизни), можно предполагать, что они могут различаться по величине родительского вклада на выводок (*parental effort per brood*), таким образом, что компенсирующие самцы показывают его более высокий уровень. В таком случае, самцы проявляющие низкий уровень компенсирующего поведения могут компенсировать возможное уменьшение краткосрочного репродуктивного успеха, например, за счет уменьшения связи в паре (*pair bond*) и более высокой частоты спаривания. Кроме того, низкий уровень компенсирующего поведения может представлять собой слабую форму родительского дезертизма – известно (Wisenden, 1994), что в хороших условиях и при низком прессе хищничества (как в наших аквариальных экспериментах) "стоимость" родительского дезертизма для самцов относительно низка.

Можно также предполагать, что альтернативные стратегии компенсирующего поведения связаны со стратегиями реагирования в ситуациях стресса (см. гл. 4). Однако для выяснения этого вопроса требуется специальное исследование.

## 6.2 Индивидуальные различия обеспечения потомства кормом у чернополосой цихлазомы

### 6.2.1 Введение

Многие виды цихловых рыб демонстрируют различные формы обеспечения потомства кормом (Keenleyside, 1991). Одним из элементов родительского поведения у некоторых цихлид Нового Света является родительское взмучивание субстрата (*fin digging*). Это поведение заключается в том, что взрослая особь взмучивает донный субстрат путем резкого и энергичного биения грудных плавников, а также волнообразных движений тела. В ответ на это, молодь немедленно приближается и начинает питаться (Keenleyside 1991, Wisenden et al. 1995, Zworykin 1998). Несмотря на то, что эта форма родительского поведения известна в течение довольно длительного времени (см. Keenleyside, 1991), только Визенден (Wisenden et al., 1995) и Зворыкин (Zworykin, 1998) анализировали родительское взмучивание в деталях. В нашей недавней работе (Zworykin, Budaev & Mochek, 2000) было показано, что приспособительным значением данного поведения является обеспечение потомства кормом.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы оценить экологические причины значительной индивидуальной изменчивости родительского взмучивания (см. гл. 4) у чернополосой цихлазомы, *Archocentrus nigrofasciatum*. Существование индивидуальных различий в родительском поведении чрезвычайно интересно. Действительно, если при одних и тех же условиях среды некоторые родители уменьшают обеспечение своего потомства кормом, что является выгодой этого на первый взгляд явно неадаптивного поведения? Прямая

оценка адаптивного значения обеспечения потомства кормом возможна через оценку скорости роста молоди и содержимого их пищеварительного тракта.

## **6.2.2 Особенности методики**

Условия содержания исследуемых особей цихлазомы, детали их нереста, а также описание изученных стадий развития потомства соответствуют таковым, указанным в разделе 4.2.2. настоящей диссертации. В данной части работы использовали четырнадцать пар рыб (стандартная длина 65-76 мм у самцов, 54-66 мм у самок).

Различия между парами по размеру кладки не превышали 25 % (оценено по площади поверхности субстрата, покрытой кладкой). Кроме того, известно (Lavery & Keenleyside, 1990), что частота взмучивания субстрата у чернополосой цихлазомы не зависит от размера выводка. Следовательно, этот фактор не мог влиять на интенсивность взмучивания в данном исследовании.

В данной части исследования регистрировали частоту родительского взмучивания субстрата в течение 10-минутных сессий, один раз на каждой из стадий развития молоди. Регистрация поведения осуществлялась между 12:00 и 16:00, до кормления рыб.

### **6.2.2.1 Анализ донного субстрата**

Для выяснения того, существует ли в экспериментальных аквариумах какой-либо корм, который мальки могли бы находить в перерывах между сравнитель-

но скудными кормлениями, был проведен анализ трех потенциальных источников такого корма: поверхностных и глубинных слоев грунта и внутренней поверхности стенок экспериментальных аквариумов. Взятие всех проб осуществлялось при достижении мальками возраста в 20 дней после начала экзогенного питания.

Для взятия проб поверхностного слоя грунта использовался черпак, представляющий собой закрепленный на длинной (0.5 м) ручке стеклянный цилиндр с диаметром отверстия 42 мм и высотой 115 мм. На двух произвольно выбранных участках дна каждого аквариума этим черпаком производился забор порции грунта, занимающей приблизительно половину объема цилиндра. Проба переносилась в сосуд объемом 0.5 л, где она энергично взбалтывалась, благодаря чему мягкий материал отделялся от твердых частиц грунта. Сразу после взбалтывания вода с полученным мягким материалом переливалась в аналогичный сосуд, благодаря чему он отделялся от собственно грунта. После этого взвесь первично осаждалась в течение 1 часа и излишек воды сливался.

Пробы из глубинных слоев грунта осуществлялись аналогичным образом. При этом на двух произвольно выбранных участках дна каждого аквариума верхний слой грунта (приблизительно 1/2 толщины грунта) осторожно снимался пластиковой лопаткой, а расположенные под ним слои грунта, лежащие непосредственно на дне аквариума, зачерпывались таким же образом, как в предыдущем случае. Дальнейшая предварительная обработка проб также соответствовала таковой в первом случае.

Фронтальные стенки аквариумов регулярно чистились, что было необходимо для проведения наблюдений за экспериментальными животными и регистрации их поведенческой активности. Три другие стенки оставались в

неприкосновенности вплоть до взятия с них проб. Эти стенки постепенно покрывались водорослями и другим органическим материалом. Для взятия проб использовался пластмассовый скребок с шириной лезвия в 47 мм, под тупым углом закрепленный на ручке. Расположив лезвие скребка параллельно грунту непосредственно над дном, им аккуратно, но с достаточным усилием, проводили вверх до поверхности воды. В результате описанной манипуляции на лезвии скребка оставалась порция мягкого органического материала. Также как в двух предыдущих случаях, из каждого аквариума было взято по две пробы с двух случайным образом выбранных участков стенок.

Пробы мягкого органического материала, полученные во всех трех случаях, переносились в микропробирки объемом 1.5 см<sup>3</sup> и фиксировались 5%-ным раствором формальдегида. После фиксирования и отстаивания в течение суток объем осадка во всех трех случаях составлял около 0.3 см<sup>3</sup>. После этого осадок осторожно переносился на предметное стекло и исследовался под биноклярным микроскопом при увеличении от 8 до 100 ×. В результате описанной процедуры из каждого экспериментального аквариума было взято по 6 проб субстрата: по 2 пробы из поверхностных и глубинных слоев грунта и 2 пробы со стенок аквариума. При определении бентосных организмов использовался "Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (1977)".

#### **6.2.2.2 Вскрытие и анализ молоди цихлазом**

При разработке методики измерения, вскрытия и анализа мальков учитывались общепринятые рекомендации (Методическое пособие по изучению питания и

пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974; Веригина и др., 1981; Ланге, Дмитриева, 1981).

Первое измерение мальков и исследование содержимого их пищеварительного тракта производилось на 20-й день после начала экзогенного питания. Молодь такого возраста еще находится под опекой родителей. Родительские особи в это время осуществляют взмучивание субстрата с большой интенсивностью. В то же время, мальки достигают среднего размера около 6 мм, уже достаточно удобного для проведения их вскрытия. Из каждого выводка случайным образом вылавливалось 10 мальков и фиксировалось в течение суток 5%-ным раствором формальдегида.

По истечении суток, с помощью бинокулярного микроскопа и окуляр-микрометров измерялась стандартная длина (SL) мальков с точностью до 0.05 мм. После этого, каждый малек вскрывался с помощью плоско заточенных препаровальных игл. Прежде всего, разрезалась стенка брюшной полости малька от головы до анального отверстия. Затем пищеварительный тракт аккуратно расправлялся на предметном стекле и целиком отделялся от тела - перерезался в районе глотки и анального отверстия. Отделенный пищеварительный тракт вскрывался по все длине, его содержимое переносилось на предметное стекло и распределялось по нему максимально тонким слоем. В каждой пробе подсчитывалось количество личинок *Chironomidae* (см. Результаты). В тех случаях, когда личинки обнаруживались в частично переваренном виде, учитывалось только количество головных сегментов, а любые другие фрагменты игнорировались.

Второе измерение мальков и исследование содержимого их пищеварительного тракта производилось на 45-й день экзогенного питания мальков. К

этому моменту родительская забота, в том числе реализация родительского взмучивания субстрата, полностью затухала и мальки питались самостоятельно. Таким образом, данная часть работы должна была показать, как частота взмучивания влияет на последующее после периода заботы о потомстве и самостоятельное питание мальков. Измерение и вскрытие мальков осуществлялось также, как и на предыдущем этапе исследования.

### **6.2.2.3 Статистический анализ**

Для статистического анализа данных был использован дисперсионный анализ с повторными измерениями (*repeated measures ANOVA*). В случаях нарушения условий сферичности и симметрии (что оценивалось при помощи критерия W Маучли), была сделана поправка Хьюна-Фельдта для числа степеней свободы (*Huynh-Feldt adjustment*, см. Crowder & Hand, 1995). В случаях нарушения условия гомосцедастичности дисперсий, вычисляли *t*-критерий с поправкой Уэлша. Для корреляционного анализа использовали коэффициент Спирмэна, а также коэффициент корреляции гамма. Последний использовался в тех случаях, когда в выборке было много одинаковых значений (нулевых частот на начальных этапах развития молоди), препятствующих ранжированию данных (см. Krauth 1988).

## 6.2.3 Результаты исследований

### 6.2.3.1 Предварительный анализ

Результаты дисперсионного анализа (модель повторных измерений, см. Рис. 14) показали, что частота родительского взмучивания субстрата значительно зависела как от возраста молодежи ( $F_{1,56, 20,27} = 24.7$ ,  $P < 0.001$  с поправкой Хэйна-Фельда; критерий сферичности и симметрии Маучли:  $W = 0.006$ ,  $P < 0.001$ ) так и от пола родителя ( $F_{1,13} = 25.06$ ,  $P < 0.001$ ). Взаимодействие этих двух факторов

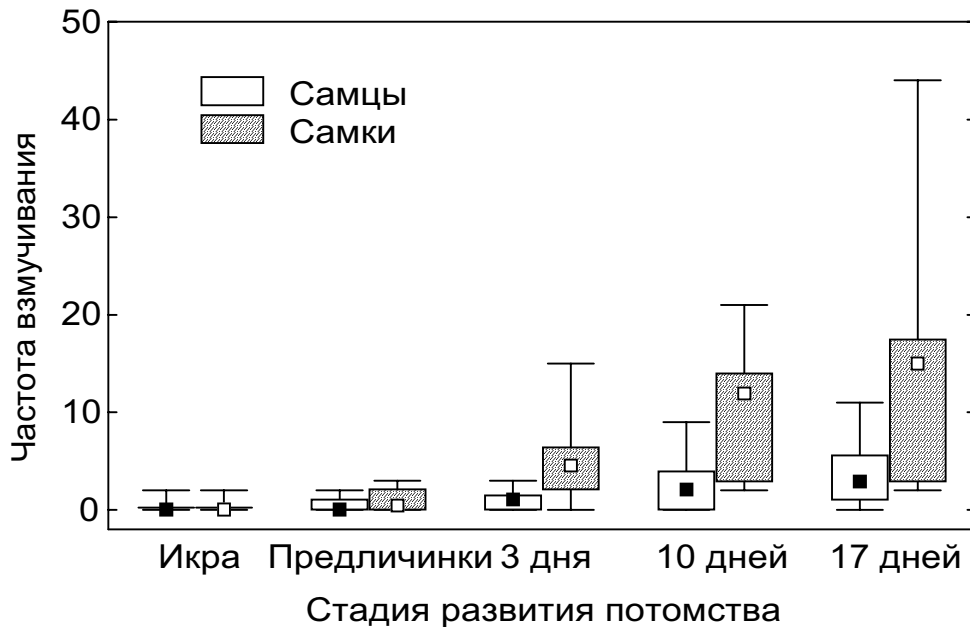


Рисунок 14. Частота родительского взмучивания субстрата у самцов и самок на разных стадиях развития потомства

было также значимо (Лямбда Уилкса = 0.26,  $P = 0.006$ ; критерий Маучли:  $W = 0.002$ ,  $P < 0.001$ ). Анализ контрастов выявил статистически значимый положительный линейный тренд в частоте родительского взмучивания с возрастом (самцы:  $F_{1,13} = 22.28$ ,  $P < 0.001$ ; самки:  $F_{1,13} = 28.84$ ,  $P < 0.001$ ). Кроме того, самки

характеризовались значительно более высокой частотой взмучивания чем самцы ( $F_{1,13} = 25.06$ ,  $P < 0.001$ ).

Индивидуальные различия в частоте взмучивания субстрата у самцов оказались устойчивыми по стадиям развития потомства (коэффициент конкордации Кендалла = 0.73,  $P < 0.001$ ). Стабильность индивидуальных различий была несколько выше у самок (коэффициент конкордации Кендалла  $W = 0.90$ ,  $P < 0.001$ ). Эта устойчивость, а также корреляции между самцами и самками в парах (см. гл. 4), позволили просуммировать частоты взмучивания самцами и самками вместе, что дало *общую частоту взмучивания*, отражающую общую тенденцию пары проявлять данное поведение.

### **6.2.3.2 Анализ донного субстрата**

Анализ донного субстрата выявил два вида личинок хирономид, которые в значительной степени отличались по размеру и были легко различимы визуально. Мелкие экземпляры имели длину от 0.4 до 1 мм (средняя 0.7 мм), в то время как крупные имели длину от 2 до 4.5 мм (средняя 3.3 мм). Различия между их длиной было высоко достоверно ( $t$ -критерий с коррекцией Уэлша:  $t_{15,46} = 12.34$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 30$ , важно обратить внимание на то, что распределения не перекрывались). Поскольку эти организмы не были преднамеренно заселены в наши экспериментальные аквариумы, их происхождение неизвестно. Однако их присутствие создало основание для настоящего исследования .

Распределение этих мелких и крупных личинок существенно различалось. Дисперсионный анализ (модель повторных измерений с преобразованием

к арксинусу для гомогенизирования дисперсии) показал, что процентная доля мелких экземпляров зависела только от слоя донного субстрата (поверхностный против глубокого,  $F_{1,13} = 75.70$ ,  $P < 0.0001$ ) но не от повторения и расположения выборки ( $F_{1,13} = 0.30$ ,  $P = 0.59$ ), и взаимодействие между этими факторами было незначимым ( $F_{1,13} = 3.11$ ,  $P = 0.10$ ). Процентная доля мелких личинок была намного больше в поверхностном (77.7 %) чем в глубоком (10.3 %) слое донного субстрата. Таким образом, мелкие личинки хирономид преобладали в поверхностном уровне донного субстрата, в то время как крупные личинки предпочитали более глубокие его горизонты, а процедурные детали (место время взятия выборки) не были важны. На стенках экспериментальных аквариумов были обнаружены только мелкие личинки.

### **6.2.3.3 Анализ содержимого пищеварительного тракта молодежи**

Как мелкие так и крупные личинки хирономид были представлены в пищеварительном тракте молодежи. Однако, общее количество крупных и мелких личинок значительно различалось между двумя выборками, взятыми на стадиях 20 и 45 дней экзогенного питания. Общее среднее число мелких экземпляров увеличилось с  $1.59 \pm 0.20$  до  $6.89 \pm 0.61$  ( $t_{168.94} = 8.31$ ,  $p < 0.0001$ ), в то время как количество крупных личинок не изменилось (от  $1.44 \pm 0.19$  до  $1.82 \pm 0.14$ ,  $t_{258.43} = 1.67$ ,  $p = 0.096$ ). Это указывает на то, что крупные личинки хирономид были в значительной степени недоступны молодежи в возрасте 45 дней, когда она достигала независимости от родителей. Вследствие этого, мелкие личинки становились наиболее важной частью их рациона.

Для того, чтобы проанализировать корреляцию между частотой взмучивания и характеристиками молоди, мы вычислили среднюю стандартную длину молоди, а также число крупных и мелких личинок хирономид в их пищеварительном тракте (т.е. средние значения этих показателей для каждой пары). Общая частота родительского взмучивания значительно коррелировала с характеристиками молоди. Интересно, однако, что структуры этих корреляций были различными в 20 и 45 дней (Табл. 14). В возрасте 20 дней экзогенного питания родительское взмучивание субстрата показало высокие положительные корреляции со стандартной длиной молоди и числом как мелких так и крупных

*Таблица 14.* Корреляции между общей частотой родительского взмучивания субстрата и характеристиками молоди

Характеристики молоди	$\rho$	$t_{12}$	P
20 дней экзогенного питания			
Стандартная длина молоди	0.90	7.19	0.000
Количество мелких личинок	-0.08	0.27	0.795
Количество крупных личинок	0.92	8.21	0.000
Общее количество личинок	0.93	9.11	0.000
Процент крупных личинок	0.79	4.51	0.001
45 дней экзогенного питания			
Стандартная длина молоди	0.33	1.20	0.252
Количество мелких личинок	-0.59	2.51	0.027
Количество крупных личинок	-0.06	0.20	0.844
Общее количество личинок	-0.53	2.17	0.051
Процент крупных личинок	0.74	3.84	0.002

личинок хирономид в ее пищеварительном тракте. Однако, в возрасте 45 дней взмучивание демонстрировало значительную *отрицательную* корреляцию с числом мелких личинок хирономид в пищеварительном тракте молоди и оказалось никак не связанным с ее размерами.

Для того, чтобы проверить эффект качества донного субстрата, мы вычислили корреляции между общей частотой родительского взмучивания субстрата, длиной тела и другими показателями молоди, а также числом мелких и крупных личинок хирономид в поверхностных и глубоких уровнях слоев. Этот анализ показал, что родительское взмучивание не связано качеством субстрата (все  $P > 0.1$ ). Кроме того, качество субстрата не коррелировало с длиной тела и другими характеристиками молоди в возрасте 20 дней (все  $P > 0.1$ ). Однако, в 45 дней длина тела молоди положительно коррелировала с числом крупных личинок хирономид в поверхностном и глубоком слоях субстрата ( $\rho = 0.58$ ,  $P = 0.029$  и  $\rho = 0.73$ ,  $P = 0.003$ , соответственно), также как и с числом мелких личинок в глубоком слое субстрата ( $\rho = 0.68$ ,  $P = 0.008$ ). Кроме того, число крупных личинок в пищеварительном тракте молоди имело тенденцию коррелировать с числом крупных личинок в поверхностном слое ( $\rho = 0.48$ ,  $P = 0.08$ ) и мелких личинок в глубоком слое ( $\rho = 0.50$ ,  $P = 0.07$ ) субстрата. Однако количество мелких личинок в пищеварительном тракте молоди не зависело от количества этих организмов в глубоких и поверхностных слоях субстрата (все  $P > 0.1$ ).

Эти результаты указывают на то, что качество субстрата не влияло на частоту родительского взмучивания и рост мальков в возрасте 20 дней. Однако, оно влияло на рост молоди и содержимое ее в пищеварительного тракта в 45 дней, когда она достигли независимости от родителей.

#### **6.2.4 Обсуждение результатов**

Полученные результаты находятся в хорошем соответствии с данными литературы (Wisenden et al., 1995; Zworykin, 1998), свидетельствующими о том частота родительского взмучивания субстрата увеличивается с возрастом выводка, и выше у самок чем у самцов. Эти закономерности свидетельствуют о том, что функция этого поведения – увеличение доступности корма и эффективности питания молоди. Действительно, потребности мальков в пище увеличивается с возрастом, а самки у многих видов цихлид в большей степени принимают участие в непосредственной заботе о потомстве.

Еще более важно, что данное исследование выявило близкую связь между частотой родительского взмучивания субстрата и ростом молоди. Более высокая частота этого поведения коррелировала со значительно большим количеством крупных личинок хирономид, которые прятались в глубоких слоях донного субстрата и были мало доступны для молоди без помощи родителей. Как результат этого, скорость роста потомства родителей характеризующихся высокой частотой родительского взмучивания субстрата была значительно выше чем у родителей слабо проявляющих это поведение.

Наиболее важное приспособительное значение высокой скорости роста мальков – защита от хищников. Известно (Wisenden & Keenleyside 1992, 1994), что пресс хищничества на мальков цихловых рыб достигает высокой величины, несмотря на то, что они постоянно находятся под опекой родителей. Более того, мелкие мальки цихлазомы имеют значительно более высокую доступность для

хищников чем мальки имеющие размер буквально на несколько миллиметров больше (Wisenden & Keenleyside 1992, 1994). В дополнение к этому, больший размер тела предоставляет значительную выгоду и с точки зрения повышения конкурентной способности и достижения более высокого социального статуса.

Однако, совершенно противоположный результат был найден на более поздних стадиях развития мальков, когда родители прекратили родительскую заботу и родительское взмучивание субстрата не наблюдалось. В это время общая частота родительского взмучивания субстрата никак не коррелировала со стандартной длиной молоди. Более того, более высокий уровень предыдущего родительского взмучивания субстрата был связан с существенным *сокращением* количества мелких личинок хирономид в пищеварительном тракте мальков. Однако в это время мелкие личинки становились наиболее важной частью рациона молоди (важно отметить, что среднее количество крупных личинок в пищеварительном тракте мальков не превышало 2).

Этот результат указывает на возможный компромисс между обеспечением потомства кормом и индивидуальным опытом молоди. С одной стороны, более высокий уровень обеспечения потомства кормом увеличивает доступность корма для мальков, что приводит к увеличению скорости их роста. С другой стороны, мальки родителей, характеризующихся более низким уровнем родительского взмучивания субстрата вероятно получают индивидуальный опыт поиска и охоты на мелких личинок, которые однако являются доступными для них без помощи родителей и составляют основу рациона. Таким образом, к концу периода родительской заботы, молодежь интенсивно копающих родителей становится менее опытной и менее способной добывать мелкие пищевые организмы, что в конечном итоге уменьшает ее скорость роста. В

конечном счете, различия в размерах мальков становятся не связанными с особенностями обеспечения их кормом родителями.

Обеспечение потомства кормом является весьма "дорогим" поведением с точки зрения затрат времени и энергии (Clutton-Brock, 1991). Поэтому возможный компромисс между обеспечением потомства кормом и индивидуальным опытом молоди может поддерживать самые разные поведенческие стратегии. Конечно же, затраты и выгоды каждой из этих стратегий должны зависеть от локальных экологических условий.

Кроме того, предыдущее исследование (см. гл. 4) показало, что более агрессивные особи могут демонстрировать более низкий уровень прямой родительской заботы и проводят больше времени вдали от выводка. По всей видимости, такие родители могут достигать эволюционного компромисса между защитой территории и выводка с одной стороны, а также обеспечения потомства кормом с другой стороны (эти элементы поведения взаимоисключающие и не могут проявляться одновременно). Таким образом, некоторые особи могут вкладывать больше времени и энергии в обеспечения потомства кормом, в то время как другие – в активную защиту территории. В результате, естественный отбор должен поддерживать высокий уровень индивидуальных различий родительского поведения.

### 6.3 Индивидуальные различия в пугливости глазчатых зеленушек

#### 6.3.1 Введение

Целью данного исследования был анализ индивидуальных различий стайного поведения черноморских глазчатых зеленушек, *Symphodus ocellatus* Forskål, а также, а также их связь с индивидуальными различиями по степени смелости в новой среде. Стайное поведение (Радаков, 1972; Герасимов, 1983; Magurran, 1993; Pavlov & Kasumyan, in press) и смелость-пугливость (Wilson et al. 1993, 1994) имеют важное экологическое значение. Кроме того, данный анализ позволяет в перспективе связать свойства темперамента и ЦНС особей с их поведением в естественной среде.

Глазчатая зеленушка, мелкая прибрежная Средиземноморская рыба, особенно подходит для подобного исследования, поскольку она демонстрирует довольно сложно структурированное поведение (Мочек и Будаев, 1993) и альтернативные стратегии размножения (Fiedler, 1964; Taborsky et al., 1987). Кроме того, тест на поведение в новой среде часто используется для того, чтобы определить уровень смелости-пугливости, который может коррелировать с агрессивностью, социальным доминированием, паразитофауной и т.д. (Huntingford 1976, Huntingford et al. 1990, Wilson et al. 1993).

## 6.3.2 Особенности методики

### 6.3.2.1 Наблюдения в природе

Натурные исследования поведения зеленушек проводились в нерепродуктивный для этого вида период – июле-августе 1992 года, в районе Утришской морской станции ИПЭЭ РАН (Черное море, Новороссийск). Район исследования представлял собой пологую галечниковую отмель, от полосы прибоя до глубины, примерно 2 м. За ней следовали заросли цистозиры (*Cistoseira sp.*), до глубины 5–7 метров. Таким образом, в работе исследовались два биотопа: галечниковый биотоп и заросли цистозиры.

Все подводные наблюдения были выполнены с использованием подводного снаряжения (акваланг, шноркель, ласты, маска), а также подводной видеокамеры. Наблюдатель, медленно плывя по выбранному участку, случайным образом выбирал особь зеленушки. Немедленно после этого он включал видеокамеру и регистрировал поведение выбранной особи в течение 2 минут. Было довольно сложно проследить рыб большее время, поскольку рыбы часто выходили из поля зрения видеокамеры (все короткие наблюдения были отброшены). Кроме того, рыбы обычно пугаются слишком упорного наблюдателя.

Типичный размер стаи глазчатой зеленушки составляет 20–50 особей. Для того, чтобы по возможности избежать артефактов, только одна особь отбиралась из каждой стаи. Все наблюдения проводили с 10:00 до 13:00, когда рыбы были достаточно активны и питались. Количество особей, зарегистрированных в галечниковом биотопе и зарослях цистозиры составило, соответственно, 18 и 27.

Регистрировали следующие элементы поведения рыб: перемещения (MOVE), зависания с толще воды (STOP), питание (FEED), а также затаивание в зарослях и разнообразных укрытиях (HIDE). Кроме того, регистрировали долю времени, проведенного в стаях.

### **6.3.2.2 Экспериментальное тестирование**

Поведенческие эксперименты проводили в Августе 1993 года, также на Утришской морской станции. Двадцать особей зеленушки были пойманы для экспериментов при помощи небольшой (1×1 м) подъемной сетки. Для этого сетку опускали на дно на краю галечниковой отмели (глубина примерно 1.5 метра). Как только особь или стая зеленушек появлялась над подъемником, последний быстро поднимали при помощи прикрепленного к нему шнура. Таким образом, было достаточно легко определить, перемещалась ли пойманная особь в одиночку или в стае. Однако, в неоднозначных случаях, например, когда две особи появлялись над сеткой с разных сторон, их вылов не производился. В общей сложности, было поймано восемь одиночных и двенадцать стайных особей зеленушки (стандартная длина 6.0–8.2 см, медиана 7.2 см).

Для экспериментов были случайным образом отобраны 8 стайных особей, что позволило составить группы одинакового размера. Все особи содержались в 100-литровых аквариумах, при температуре воды 18-20°C. Рыб кормили очищенными от раковин моллюсками и мелкими ракообразными. Период адаптации зеленушек до начала экспериментов составил одну неделю.

Всех особей протестировали в тесте новой среды, напоминающем открытое поле в предыдущих опытах. Экспериментальная установка

представляла собой аквариум размером 120x30x20 см. Аквариум состоял из двух отсеков, маленького домашнего отсека (20x30x20 см), а также большего тестового отсека (100x30x20 см), которые разделяла непрозрачная перегородка с дверцей (6x6 см). Всех особей тестировали с 10:00 до 11:00. Рыб до тестирования не кормили.

Перед началом опыта, особь аккуратно сажали в домашний отсек на 10 мин, после чего открывали дверцу в соседний отсек. Было зарегистрировано время до выхода. Если рыба так и не выходила в соседний отсек в течении 10 минут, ее на 5 мин пересаживали в стартовую камеру, находящуюся в тестовом

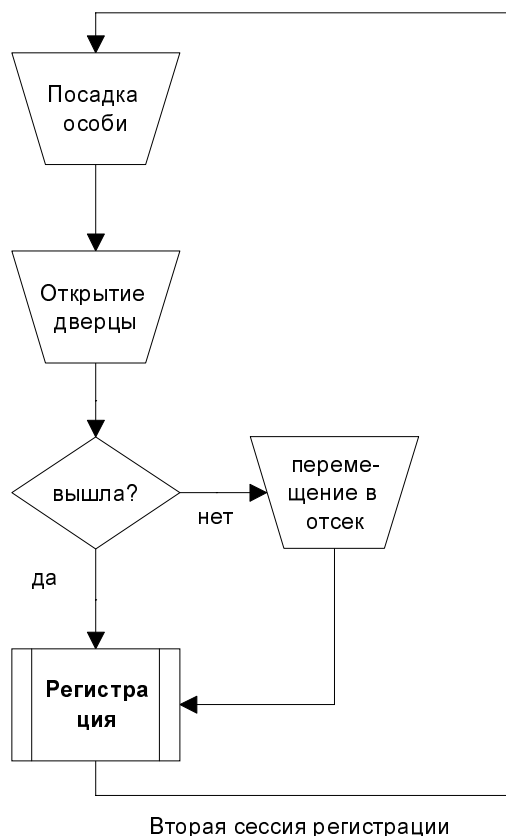


Рисунок 15. Схема проведения эксперимента с глазчатыми зеленушками

отсеке, после чего последнюю поднимали. Как только рыба оказывалась в соседнем отсеке, начинали регистрацию ее поведения. Регистрация продолжалась 20 минут. Схема проведения экспериментов представлена на Рис. 15.

После окончания наблюдения особь отлавливали и возвращали в меньший отсек. Десять минут спустя дверцу, ведущую в экспериментальный отсек открывали, таким образом начиная вторую сессию регистрации. Все наблюдения проводили через небольшое окошечко в ширме, разделяющей экспериментальную установку и наблюдателя. Регистрировали следующие элементы поведения: затаивание у дна (FRZ), перемещения (MOVE), остановки в толще воды (STOP), а также попытки пройти через стеклянные стенки (ESC). Статистический анализ данных включал вычисление непараметрических критериев Манна-Уитни и Уилкоксона.

### 6.3.3 Результаты исследований

#### 6.3.3.1 Наблюдения в природе

Относительное время (%) проведенное стаях значительно различалось у разных особей как в галечном биотопе так и в зарослях цистозирры – от 0 до 100% (см. Рис. 16). Кроме того, в обоих случаях распределения отличались значительной асимметрией (коэфф. асимметрии 1.11 и -1.64, соответственно). Однако, анализ частотного распределения времени проведенного в стаях не выявил дискретных альтернативных стратегий (Рис. 16). С учетом значительных различий в распределениях, неудивительно, что средний процент времени проведенного в стае значительно различался между этими двумя биотопами (критерий Манна-Уитни:  $U=55$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=18+27$ ). В зарослях цистозирры рыбы демонстрировали более выраженное стайное поведение.

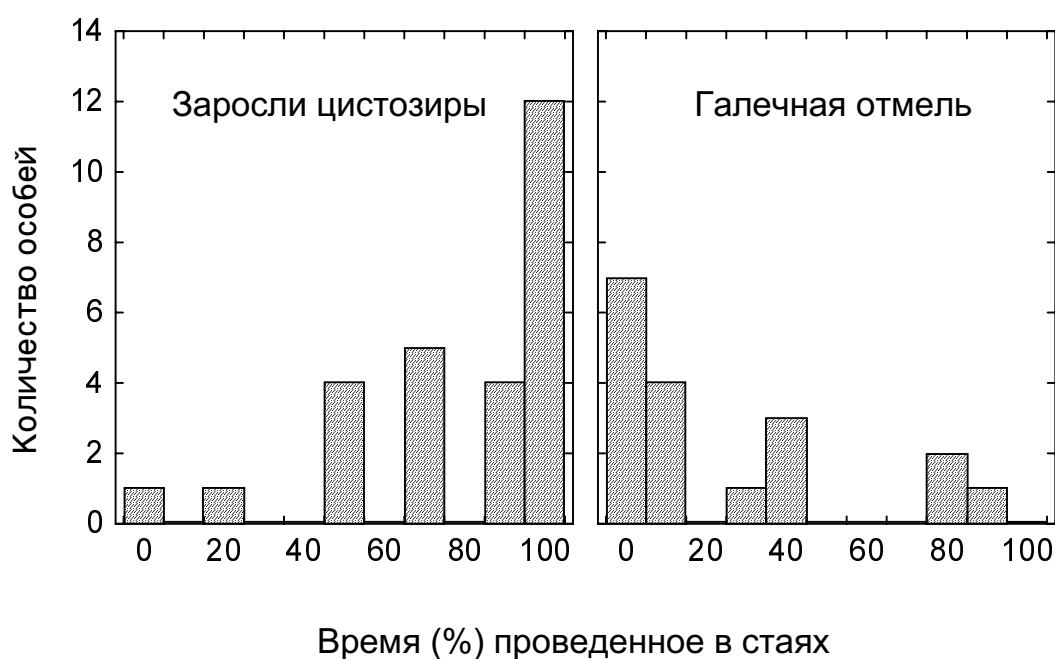


Рисунок 16. Время проведенное глазчатыми зеленушками в стаях

Анализ коэффициентов корреляции (Табл. 15) выявил высокую положительную связь между стайной тенденцией (время проведенное в стаях) и времени, посвященному питанию. Кроме того, была обнаружена значительная отрицательная корреляция между стайной тенденцией и общей активностью рыб (MOVE) на галечном биотопе. Напротив, в зарослях цистозеры, тенденция затаиваться (HIDE), а не перемещения, показала существенную отрицательную корреляцию со стайным поведением.

Таблица 15. Коэффициент корреляции Спирмэна между стайной тенденцией и другими элементами поведения зеленушек

Элемент поведения	$\rho$	t	P
Галечная отмель (N=18, df=16)			
MOVE	-0.66	-3.54	0.003**
STOP	-0.62	-3.19	0.006**
FEED	0.66	3.48	0.003**
HIDE	-0.20	-0.82	0.427
Заросли цистозеры (N=27, df=25)			
MOVE	-0.31	-1.62	0.118
STOP	-0.31	-1.63	0.116
FEED	0.59	3.66	0.001**
HIDE	-0.46	-2.60	0.016*

\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$

Из-за того, что в зарослях цистозеры частотное распределение времени проведенного в стае отличалось сильными асимметрией и эксцессом, можно было ожидать, что коэффициенты корреляции могли не совсем верно отражать корреляцию, что особенно касается особей составляющих длинный левый "хвост" распределения. Поэтому вся выборка была дихотомизирована на две

подгруппы, что привело к получению *стайной* (N=21, >65% времени в стаях) и *одиночной* (N=6, <65% времени в стаях) подвыборок. Рыбы принадлежащие к *стайной* подгруппе показали значительно меньшую тенденцию к активному перемещению (медианы и квартили, соответственно, 34.5, Q<sub>25</sub>=25.6 и Q<sub>75</sub>=46.2 против 51.6, Q<sub>25</sub>=44.5 и Q<sub>75</sub>=66.3; критерий Манна-Уитни: U=26, P=0.031). Таким образом, в обоих биотопах одиночные особи были значительно более активны.

### 6.3.3.2 Экспериментальное тестирование

Как показали измерения рыб, *одиночные* и *стайные* особи глазчатой зеленушки не различались по стандартной длине тела (критерий Манна-Уитни: U=24, P=0.399, NS, медианы, соответственно 7.3 и 7.0 см). Однако эти две группы рыб значительно различались по поведению в новой среде (Табл. 16). *Одиночные* особи проводили приблизительно 50% времени активно перемещаясь, в то вре-

Таблица 16. Различия поведения (медианы) между *одиночными* и *стайными* особями глазчатой зеленушки (Q<sub>25</sub> и Q<sub>75</sub> приведены в скобках)

Элемент поведения	<i>Одиночные</i>	<i>Стайные</i>	Критерий Манна-Уитни	
			U	P
MOVE	53.2 (40.7-57.0)	2.7 (0.6-7.2)	7	0.009**
STOP	5.7 (2.8-6.6)	0.0 (0.0-0.02)	4	0.003**
FRZ	15.3 (10.5-23.6)	96.1 (70.3-97.2)	3	0.002**
ESC	12.0 (5.3-16.1)	0.0 (0.0-0.2)	3	0.002**

\*p<0.05; \*\*p<0.01

мя как *стайные* особи демонстрировали сильную тенденцию к затаиванию у дна аквариума. Эти *стайные* особи активно перемещались лишь 2.7% времени. Данные различия поведения двух групп зеленушек были высоко статистически значимыми (см. Табл. 16). В то время как ни одна из стайных особей не вышла в инспекционный отсек в течении 10 минут, 5 из 8 одиночных зеленушек появились в нем за время от 18 с до 2 мин.

Поведение одиночных особей различалось в двух последовательных предъявлениях теста. Доля времени (медиана) активного перемещения уменьшилась с 53.2% ( $Q_{25}=40.7$ ,  $Q_{75}=57.0$ ) до 39.5% ( $Q_{25}=20.3$ ,  $Q_{75}=46.1$ ), что было статистически значимо (критерий Уилкоксона:  $T=2$ ,  $P=0.025$ ). Тенденция к затаиванию (FRZ) сильно увеличилась (от 15.3 до 44.6), что однако не было статистически значимо (критерий Уилкоксона:  $T=7$ ,  $P=0.124$ , NS) из-за большого перекрытия распределений.

#### **6.3.4 Обсуждение результатов**

Результаты исследования указывают на то, что особи глазчатой зеленушки значительно различаются по стайной тенденции. В зарослях цистозеры рыбы демонстрировали значительно более высокую стайную тенденцию чем на каменистой отмели. Однако, нельзя отрицать возможных артефактов наблюдения, связанных с тем, что более пугливые особи могли избегать близкого контакта с водолазом, и поэтому могли быть недостаточно представлены в выборке. Кроме того, строго говоря, различия между особями зеленушек в полевых наблюдениях могли зависеть от пола, размера тела и кратковременного мотивационного

состояния, и поэтому не должны быть полностью приписаны индивидуальным различиям в уровнях смелости-пугливости.

Весьма интересным результатом исследования является то, что особи, характеризующиеся более высокой стайной тенденцией демонстрировали значительную тенденцию к затаиванию в новой среде. Одиночные особи зеленушки, напротив, демонстрировали намного более активное поведение в этом тесте, и только эти особи (хотя не все) выходили в смежный незнакомый отсек. Тем не менее эти различия не оказались не связаны с размером тела рыб. Различия выявленные и в полевых наблюдениях и при экспериментальном тестировании оказались весьма значительными и стабильными, и поэтому отражают различия устойчивых характеристик темперамента рыб.

Сходные результаты были получены Уилсоном и др. (Wilson et al., 1993) при исследовании континуума смелости-пугливости у солнечника (*Lepomis gibbosus*): в этом исследовании более смелые особи также показывали более низкую стайную тенденцию. Кроме того, значительные различия в поведении были обнаружены (Ehlinger & Wilson, 1988, Ehlinger, 1990) у другого вида солнечника (*Lepomis macrochirus*), которые, согласуются с результатами данного исследования: рыбы, живущие в зарослевых биотопах характеризуются значительно более низкой общей активностью чем особи населяющие открытые биотопы.

#### 6.3.4.1 Мотивационные факторы

Часто считается (напр. Russell, 1973, Walsh & Cummins, 1976), что затаивание в новой среде указывает на состояние страха и стресса. Кроме того, реакция затаивания может отражать состояние страха, когда нормально стайная рыба не может обнаружить конспецифичных особей. Это может быть проиллюстрировано обычным наблюдением, что особи многих стайных рыб оторвавшись от стаи обычно стремятся скрыться или затаиться (см. Magurran & Pitcher, 1987).

Активная локомоция, с другой стороны, может отражать исследование пространства (Walsh & Cummins, 1976, Russell, 1983). Наиболее часто двигательная активность уменьшается при повторных предъявлениях того же теста (Warren & Callaghan, 1976, Mikheev & Andreev, 1993), что отражает уменьшение новизны ситуации. Наконец, время до выхода в новый смежный отсек (свободное исследование – *free exploration*) представляет собой хороший тест на исследовательское поведение, не смешанное со страхом и тенденцией убежать (Russell, 1983).

Поэтому результаты настоящего исследования указывают на то, что стайная тенденция может быть связана с мотивацией страха. Это находится в согласии с важнейшей адаптивной функцией стайного поведения – защитой от хищников (Radakov, 1972, Magurran, 1990), а также с тем, что рыбы из популяций с высоким прессом хищничества отличаются и более высокой стайной тенденцией (см. Magurran et al., 1992 ).

#### 6.3.4.2 Экологические факторы

Важное адаптивное значение группового образа жизни у рыб хорошо известно (Радаков, 1972; Magurran, 1993; Pavlov & Kasumyan, in press). В целом, можно говорить, что его основными "выгодами" являются облегчение обнаружения пищи и защита от хищников (Радаков, 1972; Герасимов, 1983; Pulliam & Caraco, 1984, Clark & Mangel, 1986; Pavlov & Kasumyan, in press). Поэтому положительная корреляция между стайной тенденцией и питанием, а также отрицательная корреляция между стайной тенденцией и затаиванием хорошо понятны. Недавно, однако, возник существенный интерес к потенциальным затратам, связанным с групповым образом жизни, и стайности в частности, которые могут включать конкуренцию с конспецифичными особями и возможность манипуляции и эксплуатации с их стороны (Pitcher et al., 1986, Magurran & Bendelow, 1990, Magurran & Seghers, 1991; Budaev & Zworykin, 1998).

Одиночные особи глазчатой зеленушки должны тратить больше времени чем стайные на сканирование окружающей среды в поисках возможных хищников, что, таким образом, уменьшает возможности для поиска пищи. С другой стороны, более высокая активность и исследовательское поведение должно помогать этим рыбам обследовать большую площадь за единицу времени и следовательно может помочь найти лучший кормовой участок. Наконец, существуют данные, указывающие на то, что хищники могут привлекаться стаями, поскольку стаи более визуально заметны чем одиночные особи (Clifton & Robertson, 1993). Одиночные особи должны также быть в значительно меньшей степени подвержены негативному эффекту конкуренции и эксплуатации со стороны конспецифичных особей. Интересная возможность состоит и в том, что

смелые одиночные зеленушки могут проявлять стратегию оппортунистического воровства (*opportunistic scrounging*, Giraldeau et al., 1994; Ranta et al., 1996; Clifton, 1991), отбирая пищу обнаруженную более пугливыми стайными особями. Это весьма вероятно из-за того, что питающиеся стаи визуально хорошо заметны, а смелость часто связана с социальным доминированием и высокой конкурентоспособностью (Huntingford et al. 1990; Verbeek et al., 1996). Кроме того, теоретико-игровые модели указывают на то, что значительные различия в конкурентоспособности являются необходимой предпосылкой для устойчивого равновесия стратегий "производителя–вора" (*producer-scrounger*, Ranta et al. 1996). Связь между смелостью и "воровским" поведением была недавно обнаружена у синиц (Marchetti & Drent, 2000).

Весьма важен и тот факт, что одиночные особи предпочитали открытые биотопы (галечниковую отмель), в то время как стайные – заросли макрофитов с большим количеством укрытий. С одной стороны это еще раз иллюстрирует основную функцию стайного поведения – защиту от хищников. С другой стороны – свидетельствует в пользу важности использования различных ресурсов и ниш как важного адаптивного механизма, поддерживающего индивидуальную вариацию и полиморфизм поведения (Wilson, 1998).

## **7. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В АКВАКУЛЬТУРЕ**

### **7.1 Роль индивидуальных различий при формировании пищевых отношений в группах молоди осетровых**

#### **7.1.1 Введение**

Как известно, молодь осетровых питается преимущественно бентосом (Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1964). Поиск пищи и питание у нее происходят при постоянном контакте с грунтом. Поэтому можно предположить, что при искусственном содержании, особенно при высоких плотностях посадки (Поляков, 1975), большое значение в создании оптимальных условий для питания молоди осетровых имеет площадь субстрата. В этих условиях, большую важность могут приобретать индивидуальные различия в конкурентной способности отдельных особей. Исходя из этого, задачей настоящей работы было выяснение влияния площади донного субстрата (и изменений в связи с этим в распределении корма) на поведение и, как следствие, на особенности роста молоди осетровых при содержании ее в искусственных условиях.

#### **7.1.2 Особенности методики**

Проведено две серии экспериментов. Для первой серии была взята молодь севрюги *Acipenser stellatus* в возрасте 4 мес., средней длиной 16.5 см и массой 12.5 г; длительность опыта составила 3 мес. Две группы молоди по 10 особей содержались в аквариумах одинакового объема (60 л), различающихся площадью

дна в 2 раза (рис.17А). Для второй серии опытов была взята молодь русского осетра *A. gueldensitaedtii* возрастом 15 сут., средней длиной 30 мм и массой 0.2г.

Две группы этих рыб, по 25 особей каждая, подращивали в течение 4 мес. в двух одинаковых аквариумах (по 200 л). В одном из аквариумов помещалось приспособление (так называемая "этажерка"), увеличивающее площадь донного субстрата по сравнению с другим в 3 раза (рис. 17В).

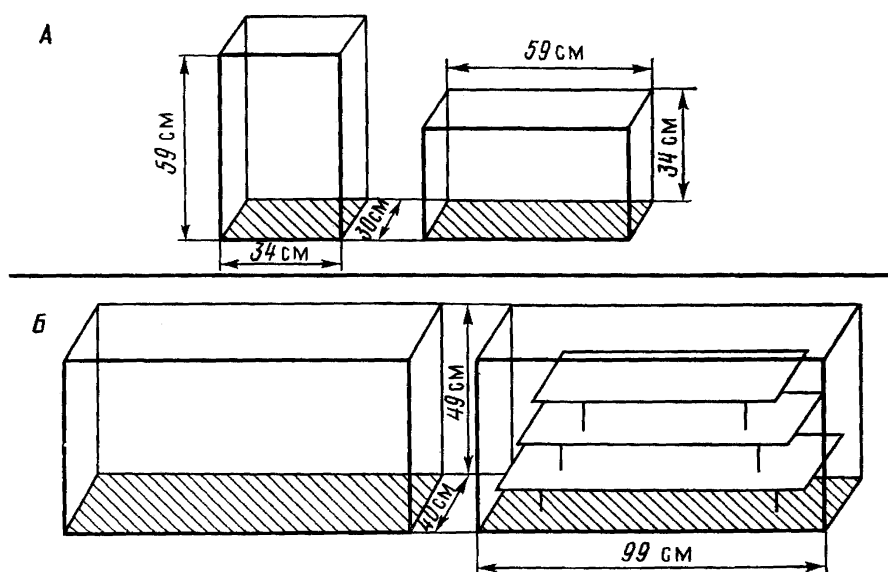


Рисунок 17. Схемы экспериментальных аквариумов: А - в опытах с молодью севрюги; В - в опытах с молодью осетра

Подопытных рыб кормили мотылем (личинки хирономид) 2 раза в день, суточный рацион составлял 4% от массы молоди в каждой из подопытных групп. Корм старались распределять равномерно по всей площади субстрата. Через каждые 3 недели после начала опыта молодь обоих видов взвешивали, измеряли длину, пересчитывали рацион.

Для изучения особенностей поведения молоди в условиях различной обеспеченности кормовыми площадями проводили визуальные наблюдения. Определяли относительное время пребывания рыб на дне и в толще воды; под-

считывали число столкновений какой-либо одной особи с другими в единицу времени. Все наблюдения проводили на рыбах трех трофических состояний: голодных, питающихся и сытых.

Для того, чтобы установить, существуют ли различия в поведении рыб, сильно различающихся по размерам, в опытах с осетром наблюдения проводили отдельно за наиболее крупными и наиболее мелкими особями.

### **7.1.3 Анализ и моделирование кривых роста**

#### **7.1.3.1 Эксперимент с молодью севрюги**

Из-за того, что масса и длина особей севрюги не различались сильно в течение относительно кратковременного эксперимента, для статистического анализа применяли дисперсионный анализ (ANOVA). Однако, поскольку план эксперимента оказался несбалансированным, применяли регрессионную модель ANOVA, в котором интерпретировали суммы квадратов типа III (Milliken & Johnson, 1984). Для сравнения групп использовали анализ контрастов. Для ликвидации корреляции между средними и дисперсиями использовалось преобразование переменных к квадратному корню.

#### **7.1.3.2 Эксперимент с молодью осетра**

Статистический анализ кривых роста молоди осетра был значительно осложнен их нелинейностью, а также значительными относительными различиями в размере рыб в ходе долговременного эксперимента. Поэтому для анализа данных

использовалось построение нелинейных моделей (Bates & Watts, 1988). Данный анализ также позволил выявить какие точно аспекты кривых роста различались между экспериментальными группами.

Простая экспоненциальная модель была выбрана на основании своей простоты и теоретического правдоподобия для относительно ранних стадий онтогенеза<sup>12</sup> (ускоряющийся рост, Мина и Клевезаль, 1976):

$$y = \theta_1 \exp(\theta_2 x_1) \quad (1)$$

где  $\theta_1$  и  $\theta_2$  – регрессионные параметры, описывающие линейный и экспоненциальный компоненты скорости роста, а  $x_1$  – возраст рыб. Эта модель названа *частной моделью*.

Для того, чтобы описать экспериментальный эффект (площадь субстрата), была введена индикаторная переменная  $x_2$

$$x_2 = \begin{cases} 1 & \text{для большей площади дна} \\ 0 & \text{для меньшей площади дна} \end{cases}$$

Проверяли гипотезу о том, что площадь субстрата влияет на параметр  $\theta_1$ , параметр  $\theta_2$ , или на оба параметра. Следовательно, можно построить три *комбинированные* модели следующего вида:

*две промежуточные модели:*

$$y = (\theta_1 + \phi_1 x_2) \exp(\theta_2 x_1), \quad (2)$$

$$y = \theta_1 \exp((\theta_2 + \phi_2 x_2) x_1) \quad (3)$$

---

<sup>12</sup> В данном случае использовался чисто эмпирический подход к моделированию роста, при котором уравнение роста служит лишь расчетной формулой и может в принципе иметь любой вид и любое количество констант и параметров. Экспоненциальное уравнение имеет минимальное количество параметров и позволяет выявить нелинейность различий в характере роста (см. Мина и Клевезаль, 1976), что делает его наиболее удобным в данном случае.

и полную модель:

$$y = (\theta_1 + \phi_1 x_2) \exp((\theta_2 + \phi_2 x_2)x_1) \quad (4)$$

где  $\theta_1$  и  $\theta_2$  могут быть проинтерпретированы как, соответственно, линейный и экспоненциальный компоненты скорости роста у рыб, выращиваемых в аквариуме с меньшей площадью дна. Параметры,  $\phi_1$  и  $\phi_2$  представляют собой, соответственно, инкремент линейного и экспоненциального компонентов скорости роста благодаря увеличению площади субстрата (т.е. благодаря  $x_2$ ). Таким образом, осуществлялась подгонка частной двух-параметрической модели и промежуточных трех-параметрических моделей (1) – (3), а также полной модели (4). Модели затем сравнивали при помощи анализа дополнительных сумм квадратов (*extra sums of squares analysis*, см. Bates & Watts, 1988), что позволило обосновать необходимость дополнительных параметров  $\phi_1$  и  $\phi_2$ .

Оценка параметров моделей осуществлялась следующим образом. Начальные оценки параметров (стартовые параметры) простейшей частной модели (1) вычислялись при помощи простой графической аппроксимации. Затем, для точной оценки параметров моделей (1)-(4) применяли метод наименьших квадратов, в котором использовали стартовые значения параметров, полученных при помощи графической аппроксимации. Числовая оптимизация проводилась при помощи метода квази-Ньютона. Для уменьшения эффектов гетеросцедастичности дисперсий применялось преобразование к квадратному корню, т.е. модели (1)-(4) подгонялись в форме  $\sqrt{y} = \sqrt{f(x_1, x_2)}$ . Анализ остатков показал, что их распределение во всех случаях не отличалось от нормального.

## 7.1.4 Результаты исследований

### 7.1.4.1 Анализ кривых роста рыб

Измерения массы и длины подопытных рыб показали, что прирост и привес у молоди в аквариумах с разными площадями дна были различны. Так, если у севрюги, выращенной в аквариуме с меньшей площадью дна, привес к концу опыта составил 0.3 г, а прирост – 1.6 см, то для молоди, выращенной в аквариуме с большей площадью дна, эти показатели соответственно составили 3.3 г и 3.7 см. Таким образом, привес в первой группе был в 11 раз, а прирост – в 2.3 раза меньше, чем во второй (Рис. 18). Полные результаты дисперсионного анализа показателей роста молоди севрюги представлены в Таблице 17.

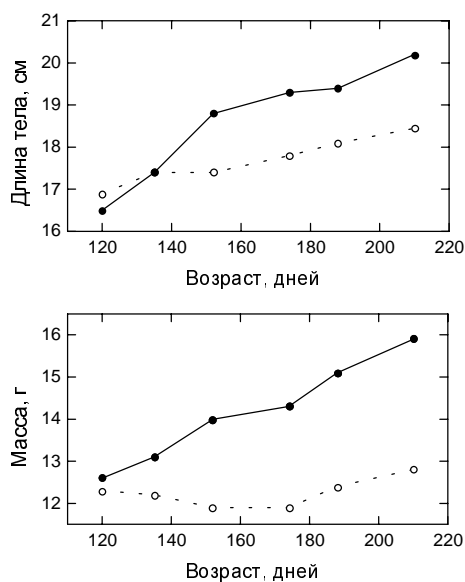


Рисунок 18. Возрастные изменения длины и веса молоди севрюги

--○-- - меньшая площадь; —●— - большая площадь

Таблица 17. Результаты анализа показателей роста молоди севрюги

Переменная	Эффект	df эффект, ошибка	F	P
$\sqrt{\text{Масса тела}}$	Площадь субстрата	1, 90	5.71	0.019
	Возраст	5, 90	0.95	0.455
	Взаимодействие	5, 90	0.52	0.762
	Критерий Хартли: $F_{\max}=3.48$ , $df=11$ , $P=0.85$ ; критерий Левина: $F_{11, 90}=0.71$ , $P=0.73$			
$\sqrt{\text{Длина тела}}$	Площадь субстрата	1, 90	4.27	0.042
	Возраст	5, 90	3.78	0.004
	Взаимодействие	5, 90	0.79	0.559
	Критерий Хартли: $F_{\max}=3.28$ , $df=11$ , $P=0.87$ ; критерий Левина: $F_{11, 90}=0.65$ , $P=0.80$			

Эффекты уменьшения площади субстрата оказались статистически значимы и для массы тела и длины, однако общий эффект возраста (то есть рост через какое-то время) был значимым для длины тела но не для массы. Анализ контрастов выявил статистически значимый возрастающий линейный тренд для массы тела у рыб в аквариуме с большей площадью дна ( $F_{1,90}=4.43$ ,  $P=0.038$ ), который однако не был выражен у рыбе выращиваемых в аквариуме с уменьшенным основанием ( $F_{1,90}=0.022$ ,  $P=0.9$ , NS). Подобная закономерность наблюдалась и для длины тела ( $F_{1,90}=17.43$ ,  $P<0.001$  и  $F_{1,90}=3.11$ ,  $P=0.081$ , соответственно).

Таким образом, различия в росте севрюги в аквариумах с большими и маленькими площадями дна, были действительно статистически значимыми. Определенно, сокращение площади субстрата вело к почти полному прекращению роста.

Взвешивания и измерения длины молоди осетра, а также показали, что в условиях увеличения площади дна рыбы росли гораздо быстрее. Привес и прирост этих рыб составил на меньшей площади дна 6.5 г и 87 мм, а на большей – 9.7 г и 102 мм. В этом случае различия в привесе и приросте составили соответственно 1.5 и 1.2 раза (Рис. 197). Результаты анализа кривых роста массы и длины тела представлены в Таблицах 18 и 19, соответственно.

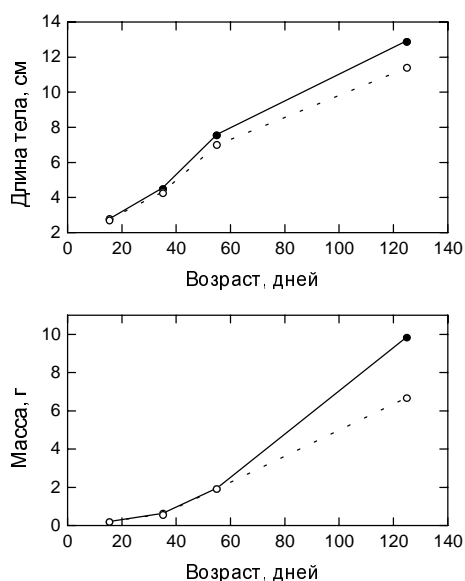


Рисунок 19. Возрастные изменения длины и веса молоди осетра

--○-- - меньшая площадь; —●— - большая площадь

Все модели объясняли значительные пропорции общей вариации и все параметры, включая инкрементальные параметры  $\phi_1$  и  $\phi_2$  (объясняющий различия между группами), были статистически значимыми. Однако, и для массы и длины тела, параметр  $\phi_1$ , как оказалось, не был значимым в полной модели (4) (а в случае длины тела, не был значимым на 95% уровне значимости даже в промежуточной модели (2), см. Табл. 19; это, однако, скорее всего объясняется не совсем точным соответствием линейного роста рыб экспоненциальной моде-

ли, см. Рис. 19). Таким образом, промежуточная модель (3) была выбрана как окончательное решение, как для массы так и длины тела. Анализ дополнительных параметров (сравнение моделей 1 против 3 и 3 против 4) показал, что эта модель, действительно была значительно лучше чем частная модель (не учитывающая различия между группами) в то время как полная модель (4) не обеспечивала значимого улучшения.

Таблица 18. Анализ кривых роста массы тела

	Параметры моделей			
	$\theta_1$	$\theta_2$	$\phi_1$	$\phi_2$
Частичная модель (1), $R^2=0.76$				
параметер $\pm$ SE	0.257 $\pm$ 0.050	0.027 $\pm$ 0.002	–	–
t <sub>200</sub>	5.11***	17.39***	–	–
Промежуточная модель (2), $R^2=0.77$				
параметер $\pm$ SE	0.212 $\pm$ 0.040	0.027 $\pm$ 0.001	0.079 $\pm$ 0.024	–
t <sub>199</sub>	5.31***	20.05***	3.35***	–
Промежуточная модель (3), $R^2=0.78$				
параметер $\pm$ SE	0.254 $\pm$ 0.042	0.026 $\pm$ 0.001	–	0.0033 $\pm$ 0.0008
t <sub>199</sub>	6.04***	18.11***	–	4.22***
Полная модель (4), $R^2=0.78$				
параметер $\pm$ SE	0.278 $\pm$ 0.048	0.025 $\pm$ 0.002	-0.044 $\pm$ 0.062	0.0048 $\pm$ 0.0022
t <sub>198</sub>	5.83***	15.76***	0.72 (NS)	2.18*
Сравнение моделей: (1) vs. (3), $F_{1, 199}=17.455$ , $P<0.001$ ; (3) vs. (4), $F_{1, 198}=0.51$ , $P=0.47$ (NS)				

\* $P<0.05$ ; \*\* $P<0.01$ ; \*\*\* $P<0.001$

Таким образом, различия в паттернах роста между осетрами, выращиваемыми в аквариумах с большими и маленькими площадями субстрата, были

действительно статистически значимыми. Кроме того, результаты анализа моделей роста ясно указывают на то, что увеличение размеров площади субстрата вело к увеличению экспоненциального а не линейного компонента скорости роста. Иными словами, различия в росте не увеличивались постепенно с ранних стадий онтогенеза (что должно было иметь место в случае постоянно действующего фактора), а экспоненциально возрастали на более поздних стадиях онтогенеза. Интерпретация обнаруженных закономерностей указывает на участие конкуренции, экспоненциально усиливающейся по мере роста рыб.

Таблица 19. Анализ кривых роста длины тела

	Параметры моделей			
	$\theta_1$	$\theta_2$	$\phi_1$	$\phi_2$
Частичная модель (1), $R^2=0.77$				
параметер $\pm$ SE	2.984 $\pm$ 0.139	0.0114 $\pm$ 0.0005	–	–
t <sub>187</sub>	21.41***	23.76***	–	–
Промежуточная модель (2), $R^2=0.77$				
параметер $\pm$ SE	2.867 $\pm$ 0.154	0.0115 $\pm$ 0.0005	0.221 $\pm$ 0.118	–
t <sub>186</sub>	18.65***	23.94***	1.87 (P=0.06)	–
Промежуточная модель (3), $R^2=0.78$				
параметер $\pm$ SE	2.977 $\pm$ 0.138	0.0110 $\pm$ 0.0005	–	0.0010 $\pm$ 0.0004
t <sub>186</sub>	21.61***	21.48***	–	2.27*
Полная модель (4), $R^2=0.78$				
параметер $\pm$ SE	2.985 $\pm$ 0.201	0.0110 $\pm$ 0.0007	-0.0166 $\pm$ 0.2317	0.0011 $\pm$ 0.0009
t <sub>185</sub>	14.82***	16.06***	0.07 (NS)	1.22 (NS)
Сравнение моделей: (1) vs. (3), $F_{1, 186}=5.072$ , P=0.025; (3) vs. (4), $F_{1, 198}=0.006$ , NS				

\*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001

### 7.1.4.2 Анализ поведения рыб

Как показали наблюдения за поведением молоди в аквариумах, часть времени (от 22 до 89%) рыбы проводили на дне. При этом наблюдались большие различия этого показателя в зависимости от площади дна и от трофического состояния рыб. Так, молодь севрюги, выращиваемая на меньших площадях, проводила на дне в голодном состоянии в 1.8, во время питания – в 1.1, а в сытом состоянии – в 1.4 раза меньше времени, чем на больших площадях (Табл. 20).

Таблица 20. Относительное время пребывания на дне молоди севрюги

	Площадь дна		Р (t-критерий)
	меньшая	большая	
Голодные	22±3	39±3	0.001
Питающиеся	75±2	83±3	0.039
Сытые	37±4	52±4	0.016

Такие же закономерности в распределении наблюдались и у молоди осетра во всех трофических состояниях при меньших площадях субстрата она проводила на дне значительно меньше времени, чем при больших. При этом обнаружилось, что крупные особи больше времени проводили на дне, чем мелкие, и это было сильнее выражено на меньших площадях (Табл. 21).

Таблица 21. Относительное время пребывания на дне молоди осетра

	Размер рыб	Площадь дна		Р (t-критерий)
		меньшая	большая	
Голодные	Крупные	47±6	55±4	0.273
	Мелкие	28±4	46±3	0.001
Питающиеся	Крупные	82±3	89±1	0.031
	Мелкие	79±3	86±2	0.058
Сытые	Крупные	55±5	66±2	0.047
	Мелкие	46±4	66±3	0.000

Учет столкновений между рыбами показал, что их число также в значительной степени зависит как от трофического состояния рыб, так и от площади субстрата. У голодных рыб как при меньших, так и при больших площадях дна, числа столкновений на дне мало различались, а у осетра в аквариуме с "этажеркой" столкновения были даже более частыми по сравнению с аквариумом без нее. Картина резко менялась при питании и тогда, когда молодь была в сытом состоянии. В это время число столкновений на дне по сравнению с голодными рыбами в аквариумах с меньшими площадями дна резко возрастало (в 1.5–4 раза), тогда как в аквариумах с большими площадями это увеличение было не столь значительным (1–1.5 раза, Табл. 22).

Таблица 22. Число взаимных столкновений особей севрюги и осетра

		Площадь дна		Р (t-критерий)
		меньшая	большая	
Севрюга				
Голодные	Дно	20±2	23±1	0.186
	Толща воды	17±1	19±1	0.164
Питающиеся	Дно	43±2	34±1	0.000
	Толща воды	10±1	9±2	0.657
Сытые	Дно	30±1	21±2	0.000
	Толща воды	17±1	18±2	0.657
Осетр				
Голодные	Субстрат	8±1	10±1	0.164
	Толща воды	5±1	12±1	0.000
Питающиеся	Субстрат	34±3	16±1	0.000
	Толща воды	6±2	8±1	0.376
Сытые	Субстрат	25±2	14±1	0.000
	Толща воды	13±1	11±1	0.164

### 7.1.5 Обсуждение результатов

На основании имеющихся в литературе данных (Лагунова, 1979; Ходоревская, 1981; Левин, 1984) можно утверждать, что в природных условиях молодь осетровых не образует каких-либо социальных группировок и, что ей свойственны нейтральные внутривидовые контакты (Сбикин, 1984). При содержании в ограниченном пространстве искусственно создаются группировки повышенной плотности, нехарактерной для этих рыб. В таких условиях может наблюдаться

дефицит кормовых площадей, и относительно этого фактора у молоди возникают конкурентные взаимоотношения. Это в свою очередь приводит к тому, что доступность корма в таких группах становится неодинаковой для отдельных особей.

В фундаментальной работе Ивлева (1977) наряду с другими вопросами рассматриваются также пищевые отношения рыб. Согласно положениям и терминологии этого автора, пищевые отношения между сочленами в подопытных группах в начале наших опытов можно рассматривать как гомоконкуренцию, т.е. когда отдельные особи в группе более или менее однородны между собой и оказывают друг на друга примерно одинаковое воздействие.

Однако, молодь демонстрирует значительные и устойчивые индивидуальные различия, которые ставят особей в неодинаковое положение в группе. Известно, например (Будаев и Сбикин, 1989), что особи севрюги значительно различаются по степени возбудимости при реагировании на приближающиеся объекты. В этих экспериментах, особи значительно различались по вероятности реагирования на быстрое приближение одного и того же объекта (от 0.33 до 0.85). Слабое реагирование на быстро приближающийся объект весьма часто приводило к столкновению с ним невозбудимых особей. Возбудимые же рыбы, напротив, по большей части были способны избежать столкновений. Однако, не было обнаружено индивидуальных различий в скоростях реагирования при испуге, а также в скоростях плавания при избегании (см. Будаев и Сбикин, 1989).

По мере роста рыб и увеличения их размеров дефицит кормовых площадей, а вместе с этим и конкуренция при питании возрастают (Поляков, 1975). Это приводит ко все большему расхождению в размерно-весовых, а также по-

веденческих показателях отдельных рыб, и отношения молоди приобретают черты гетероконкуренции, когда особи в группе в результате воздействия друг на друга приобретают различную пищевую потенцию. Особенно ярко гетероконкуренция проявлялась в тех наших опытах, где кормовые площади были наименьшими. В таких группах различия во времени пребывания в придонных слоях самых крупных и самых мелких особей были наиболее велики. Подобная картина неравномерного роста отдельных особей в условиях повышенной пищевой конкуренции известна для рыб различной экологии и таксономической принадлежности (Поляков, 1975; Uchmanski, 1985).

Анализ особенностей поведения и распределения молоди в аквариумах позволил выявить некоторые этологические механизмы этого явления. При естественном стремлении молоди осетровых к контакту с субстратом в придонных слоях аквариумов создается повышенная плотность рыб, и здесь в силу их высокой плавательной активности наблюдается большое число столкновений между ними, носящих случайный характер. В результате этого, некоторые особи вытесняются в средние и верхние слои воды. Как следствие, в искусственной группе формируются две категории рыб<sup>13</sup>: одна, которая большую часть времени пребывает на дне, и другая, которая вынуждена значительную часть времени проводить в толще воды. Первая категория находится в выгодном пищевом положении, вторая в значительной степени

---

<sup>13</sup> Необходимо отметить, что выделение дискретных категорий, как и в случае большинства поведенческих признаков, исследованных в настоящей работе, является достаточно условным, поскольку большинство из них варьируют более или менее непрерывно. Только некоторые показатели поведения явно демонстрировали бимодальное распределение (например, раздел 4.1.3.2).

изолирована от кормовых площадей, и доступность пищи для нее уменьшена. Это, а также повышенные энергозатраты при плавании в толще воды должны приводить к прогрессирующему отставанию в росте рыб второй категории.

Индивидуальная *возбудимость* (см Будаев и Сбикин, 1989), по всей видимости, может быть весьма важной характеристикой поведения в данном контексте. Можно предполагать, что наиболее возбудимые особи при столкновениях с другими с большей вероятностью поднимаются в толщу воды, что должно ставить их в весьма невыгодное положение при выращивании в условиях аквакультуры. В то же время, высокая возбудимость явно адаптивна для молоди осетровых в естественной среде, поскольку она помогает особям адекватно реагировать на приближающегося хищника, а также позволяет избегать столкновений с препятствиями. Невозбудимые особи, напротив, по всей видимости, являются менее адаптированными к жизни в естественных условиях.

Таким образом, подращивание в искусственных условиях создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые по видимому являются менее адаптированными к жизни в естественной среде. Это может приводить к нежелательному искусственному отбору на слабую возбудимость. Известно, что такая селекция объясняет различия в пугливости между лососями выращенными в условиях аквакультуры и в естественной среде – первые являются значительно менее пугливыми и хуже реагируют на хищников (Dellefors & Johnsson, 1995; Ferno & Jarvi, 1998).

Вследствие сокращения площади естественных нерестилищ, воспроизводство многих видов осетровых в большой степени зависит от искусственного размножения и подращивания. Однако, возможный отбор на слабую возбудимость молоди, делающий ее менее адаптированной в природе, может снижать эффективность воспроизводства этих рыб. Поэтому при искусственном подра-

щивании молоди осетровых с целью ее дальнейшего выпуска в природу необходимо применение специальных мер. Увеличение размеров кормовых площадей, уменьшающее частоту столкновений особей, может быть одним из методов, создающих лучшие условия для возбудимых особей, более адаптированных для жизни в естественной среде.

## 8. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ ТЕМПЕРАМЕНТА

### 8.1 Факторы темперамента животных

#### 8.1.1 Введение

Данный раздел диссертации посвящен сравнительному анализу факторов темперамента у разных видов позвоночных и их сравнению с такими факторами у рыб. Сходство основных факторов индивидуальной вариации у представителей разных видов весьма интересно с теоретической точки зрения, поскольку оно указывает на существование фундаментальных физиологических, мотивационных и адаптивных механизмов, по видимому являющихся результатом консервативных процессов в течение эволюции.

#### 8.1.2 Темперамент млекопитающих

В своем обзоре, Ройс (Royce, 1977) рассмотрел 12 факторно-аналитических исследований индивидуальных различий поведения у мышей, крыс и собак. Было обнаружено, что для определенных факторов темперамента «сходство в общей картине и величине факторных нагрузок замечательны, особенно ввиду существенных различий в таких параметрах как размер выборки и генетический состав» (с. 1099). В целом, в этих исследованиях проявились три главных повторяемых фактора. Прежде всего, фактор условно названный *Общая активность (Motor discharge)* был связан с такими характеристиками поведе-

ния как активность в открытом поле, активное исследование его центральной части и время с момента попадания в новую среду до начала движения. Стоит отметить, что эти элементы отражают исследовательское поведение (Walsh & Cummins, 1976; Russell, 1983) и часто рассматриваются как аналог личностного фактора *Экстраверсии* (Garcia-Sevilla, 1984; Eysenck & Eysenck, 1985). Вторым фактором, *Автономный баланс* (*Autonomic balance*), был представлен прежде всего дефекацией в тесте открытого поля, а также другими показателями эмоциональности и беспокойства, которые представляют собой близкий аналог личностного фактора *Невротизм* у людей (Broadhurst, 1960; Garcia-Sevilla, 1984; Eysenck & Eysenck, 1985). В некоторых исследованиях также проявился третий фактор, *Мечение территории* (*Territorial marking*), который был связан с уриной в открытом поле, и в меньшей степени, дефекацией. Этот фактор положительно коррелировал с проявлениями агрессии и социального доминирования.

Дальнейшие исследования подтвердили этот общий результат. Ройс с соавторами (Royce et al., 1973) провел самое большое факторно-аналитическое исследование темперамента у мышей. Группа из 775 животных была протестирована в 12 тестах (открытое поле, колеса активности, обучение избеганию и др.), в которых были измерены 42 показателя поведения. Факторный анализ выявил пятнадцать факторов с собственными значениями большим единицы. Фактор, интерпретируемый как *Общая активность* коррелировал со временем до выхода в открытое поле и на дорожку активного избегания, активностью в открытом поле, исследованием центрального региона поля, и активности в тесте с дорожкой активного избегания. Фактор *Автономный баланс* имел высокие нагрузки со стороны дефекации в ситуациях стресса (напр. в открытом поле).

Относительно большое число факторов и общая сложность структуры может быть вызвана тем фактом, что в исследовании использовались произвольные тесты и поведенческие переменные а не этологические элементы поведения. Кроме того, переменные показывали низкие интеркорреляции и ненадежный метод (собств. значения  $> 1$ ) был выбран для оценки количества факторов. Недавний повторный анализ этого набора данных (Budaev, 1998) показал, что, когда слабо коррелированные ( $R^2 < 0.3$ ) и неадекватные (индекс адекватности Кайзера-Мейера-Олкина  $< 0.5$ ) поведенческие переменные были удалены из анализа, два фактора, подобные, факторам *Общей активности* и *Стаху-избеганию* проявились в намного большей степени.

Мейер с соавторами (Maier et al., 1988), протестировали крыс в семи тестовых ситуациях (включая рейтинг эмоциональности, открытое поле, колесо активности и водный лабиринт). Снова, факторный анализ выявил явное разделение факторов, связанных с общей активностью и исследованием, с одной стороны, и страхом и беспокойством, с другой стороны. Стоит отметить, что рейтинг эмоциональности и дефекация в открытом поле имели значительные факторные нагрузки на один и тот же фактор *Эмоциональности*. Тахибана (Tachibana, 1982) также протестировал самцов крыс в открытом поле в течение пяти последовательных дней. Активность, вертикальные стойки (*rearing*) и исследование центра поля в этом исследовании имели наибольшие нагрузки на первый фактор, *Общая активность* (*Gross Bodily Activity*), в то время как различные показатели дефекации и урикации формировали фактор *Устранение* (*Elimination*). Результаты более поздних исследований поведения крыс в открытом поле (Ossenkopp et al. 1994) находятся в согласии с предыдущими работами. Снова, были обнаружены те же самые факторы темперамента: *Иссле-*

довательское поведение (*Exploratory Behaviour*), а также Эмоциональная реактивность (*Emotional Reactivity*).

Исследование, проведенное Мийссер с соавторами (Meijsser et al., 1989) показало, что поведение кроликов в тесте открытого поля также характеризуется теми же поведенческими факторами. Факторный анализ 472 особей выявил фактор *Смелости* (*Boldness*), связанный с двигательной активностью, исследованием и вертикальными стойками, а также фактор *Страх* (*Fear*), наиболее коррелирующий с неподвижностью. Кроме того, наше исследование поведения кроликов в ситуации оперантного научения (Zworykina, Budaev & Zworykin, 1997) выявило устойчивый фактор связывающий общую активность, вертикальные стойки, а также как тенденцию к высокому уровню оперантного реагирования и склонностью делать много ошибок.

Приподнятый плюс-образный лабиринт является популярным тестом в исследованиях психофармакологии тревожности и страха, а также при разработке и скрининге анксиолитических препаратов. Несколько недавних факторно-аналитических исследований на мышах и крысах (напр. Cruz et al. 1994; Fernandes & File 1996; Rodgers & Johnson 1995) также выявили два отдельных и стабильных фактора, связанных со *страхом и беспокойством* и *общей активностью и исследованием*. В дополнение к этим двум факторам, были также выявлены и другие, например *Оценка риска* и *Принятие решения*. Важно упомянуть и то, что показатели поведения в плюс-образном лабиринте коррелируют с поведением в тесте открытого поля (Trullas & Skolnick, 1993), причем факторы, связанные с общей активностью и исследованием, а также страхом и беспокойством коррелируют между этими тестами. Результаты, полученные Рамосом с соавторами (Ramos et al., 1997), которые протестировали

крыс в нескольких поведенческих тестах, подтверждают этот результат: фактор *страха и беспокойства* (приближение к лил избегание аверзивных стимулов) и *общей активности в новой среде* были выявлены при анализе поведения в открытом поле, приподнятом плюс-образном лабиринте и тесте перехода между отсеками. Те же самые устойчивые факторы были выявлены и в другом исследовании этих авторов (см. Verton et al. 1997).

В области прикладной этологии, подобные факторы индивидуальности были выявлены путем факторного анализа поведения поросят в нескольких тестах, включающих реакции на новизну и изоляцию (см. Forkman et al. 1995): *Общительность (Sociability)*, связанная с показателями социальной зависимости (напр. контакт носом, вокализации в одиночестве), *Агрессия (Aggression)* и *Исследование (Exploration)*. Отдельные стабильные факторы, страха и исследования были выявлены и у коров (Le Niendre, 1989). Де Пасиль с соавторами (de Passillé et al., 1995) выявили три фактора у телят: два отдельных но коррелированных фактора, включающие *Исследование* и *Общую активность*, а также фактор *Страха*. Наконец, Поллард и др. (Pollard et al., 1994) установили, что два сходных фактора – *Исследовательское поведение* и *Страх* – представляют собой важные компоненты темперамента у гибридных телят оленя.

В исследованиях на собаках (Goddard & Beilharz, 1984a; Plutchik, 1971) обнаружено доказательство того, что различные меры страха и тревожности имеют тенденцию положительно коррелировать. Кроме того, показатели страха в значительной степени независимы от общей активности (Goddard & Beilharz 1984b). У собак также были найдены факторы *Уверенность в себе (Confidence)* и *Агрессии-доминирования (Aggression-Dominance)*, которые были устойчивы в разных ситуациях (см. Goddard & Beilharz, 1985). Подобные факторы темпера-

мента у собак были идентифицированы посредством факторного анализа и в других исследованиях (см. Cattell & Korth, 1973; Royce, 1955). В частности, как отмечают Кэттелл и Корс, фактор, включающий активность, вокализации, но не эмоциональную реактивность, может рассматриваться как аналог Экстраверсии, и хорошо соответствует подобному фактору в исследовании Ройса (Royce, 1955). В недавней работе, в которой темперамент собак оценивался с помощью рейтинговых шкал (Ledger & Baxter, 1997) были также выявлены сходные факторы: *Возбудимость (Excitability)*, включающая общую активность и возбуждение и *Пугливость (Timidity)*. При этом, важно отметить, что *Возбудимость* коррелировала с фактором *Общительности (Sociability)*. Гослинг (Gosling, 1998), проанализировал оценки темперамента у гиен (*Crocota crocuta*), при помощи рейтинговых шкал, что выявило структуру темперамента весьма напоминающую структуру характеристик личности человека. Данное исследование также выявило факторы *Экстраверсии* и *Невротизма* у этого вида.

Было проведено также несколько исследований структуры темперамента у приматов. Так, у макак-резусов (*Macaca mulatta*), Чамов с соавторами (Chamove, Eysenck & Harlow, 1972), провел факторный анализ множества показателей поведения в нескольких тестах, что выявило три фактора очень сходных с факторами личности *Экстраверсии*, *Невротизма* и *Психотизма*. Этот результат был позже подтвержденный другим исследованием (см. Stevenson-Hinde, Zunz & Stillwell-Barnes, 1980). Подобная факторная структура, включающая аналог фактора *Экстраверсии* была обнаружена и у другого вида макак (см. McGuire et al., 1994).

Недавние факторное исследование 100 особей шимпанзе (*Pan troglodytes*) Кингом и Фигуредо (King & Figueredo, 1997), также выявило струк-

туру почти полностью совпадающую с основными факторами личности выделяемыми у людей плюс фактор *Доминирования*. Таким образом, факторы *Экстраверсии* и *Невротизма* могут быть надежно найдены и у этого вида. Наконец, исследование Голда и Мэйпла (Gold & Maple, 1994) также выявило факторы *экстраверсии* и *страха* у горилл. Подобная структура темперамента была недавно выявлена (см. Watson & Ward 1996) и у одного из видов лемуру (*Otolemur garnettii*).

Таким образом, предшествующий обзор указывает на то, что по крайней мере два основных фактора темперамента существуют у млекопитающих: (1) общая активность, склонность к исследовательскому поведению, импульсивность и общительность и (2) эмоциональность, подверженность страху и беспокойству. Более того, эти факторы оказываются в значительной степени сходны с факторами личности человека (см. Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985; Zuckerman, 1994a) – *Экстраверсией* и *Невротизмом* (Budaev, in press).

### **8.1.3 Темперамент у рыб и других животных**

Весьма интересно, что несколько исследований показывают, что эти два фактора темперамента не ограничиваются лишь млекопитающими и могут присутствовать и у других групп животных, например птиц и рыб.

Так, например, исследования Джонса (Jones & Mills, 1983; Jones et al., 1991) показывают, что различные индикаторы страха у перепелов не являются независимыми и формируют общий фактор *Страх*. Необходимо отметить, что *общительность* (*sociability*, тенденция к поддержанию контакта с конспеци-

фичными особями) не зависит от общего фактора страха на генетическом уровне, и эти два конструкта могут селектированы независимо друг от друга (см. Mills & Faure, 1991).

Ксаньи и Тот (Csányi & Tóth, 1985) провели исследование макроподов (*Macropodus opercularis*) в двух различных ситуациях. При этом, был выявлен фактор, который был связан с исследовательским поведением и общим возбуждением. Вторым фактором, *Эмоциональность*, был определен элемент поведения, обычно проявляющимся в присутствии пугающих стимулов. В другой работе (Gervai & Csányi, 1985), 23 переменные, полученные в четырех тестах (ограниченное пространство, новые объекты и новая среда) были подвергнуты анализу главных компонент. И в этом исследовании все показатели исследовательского поведения были взаимно скоррелированы и формировали фактор *Исследовательское поведение (Exploration)*. Кроме того, реакции испуга и затаивание формировали фактор *Пугливости (Timidity)*. Третий фактор (объясняющий меньше вариации), *Защита (Defence)* характеризовался торможением двигательной активности и интенсивными реакциями избегания. В третьем исследовании (Gerlai & Csányi 1990), 324 макропода были протестированы в домашнем аквариуме, двух новых средах, а также в опасной новой среде, что опять же выявило сходные факторы темперамента – *Активная защита (Active defence)*, *Страх (Fear)* и *Активность (Activity)*. Недавняя работа (Budaev, 1998) также показала, что, как и в случае исследования Ройса с соавторами, факторные паттерны могли быть значительно упрощены, если элементы поведения с низкими интеркорреляциями и низкой адекватностью (индекс адекватности Кайзера-Мейера-Олкина  $< 0.5$ ) были удалены из анализа. В

последнем случае проявляются явные факторы *Активность-исследование* (*Activity-exploration*) и *Страх-избегание* (*Fear-avoidance*) (см. Budaev, 1998).

Результаты исследований, представленных в главе 4 находятся в полном соответствии с вышеописанными исследованиями. Так, у гуппи были выявлены два устойчивых фактора – *Общая активность* и *Страх*, а у чернополосой цихлазомы был выявлен один фактор второго порядка, также связанный с реакциями испуга и общим торможением поведения.

#### **8.1.4 Сходство структуры темперамента позвоночных**

Таким образом, существующие исследования выявляют значительное сходство характеристик темперамента у позвоночных, в том числе и у рыб. Это может указывать на существование генетических, физиологических и адаптивных механизмов, по видимому являющихся результатом консервативных процессов в эволюции. Действительно, фундаментальные нейрофизиологические механизмы, участвующие в формировании основных эмоций довольно сходны у разных видов млекопитающих и представляют собой «унаследованные компоненты лимбического мозга, которые в значительной степени являются общим наследием млекопитающих»<sup>14</sup> (Panksepp, 1982, с. 407; см. также Симонов, 1981, 1987; Mason, 1984; Gray, 1987). Более того, имеется значительное сходство функций лимбической системы высших позвоночных и переднего мозга рыб. Например, эффекты разрушения или электрической стимуляции переднего мозга рыб и

---

<sup>14</sup> «inherited components of the limbic brain, which are to a substantial degree a shared mammalian heritage»

млекопитающих в значительной степени сопоставимы (Flood et al. 1976; Никоноров, 1982).

Таким образом, большое количество данных свидетельствует в пользу значительного сходства структуры индивидуальных различий, темперамента и личности, у различных видов позвоночных – от рыб до человека. Более того, недавние исследования (Budaev, 1999; Buss, 1991; MacDonald, 1995; Segal & MacDonald, 1998) показали, что и адаптивные механизмы формирующие значительные различия характеристик личности у людей весьма сходны с таковыми у других видов животных. По всей видимости, наиболее общие характеристики темперамента и личности, такие как Экстраверсия и Невротизм, отражают консервативную эволюцию – ограничения на эволюцию вследствие действия гомологичных физиологических и генетических механизмов. Это следует из того, что данные характеристики темперамента включают весьма разнородные элементы поведения и проявляются в различных ситуациях. Только лишь адаптивные механизмы не могут объяснить почему столь разные и функционально несвязанные формы поведения коррелируют. Факторы темперамента на более низком уровне по всей видимости детерминируются в результате взаимодействия адаптивных и консервативных эволюционных механизмов.

## 9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

### 9.1 Иерархическая факторная модель темперамента

Вышеприведенные данные указывают на то, что темперамент представляет собой весьма важную категорию поведения рыб, так же как и других групп животных. Индивидуальные различия многих форм поведения оказываются устойчивыми в разное время и в разных ситуациях. Они могут быть организованы в виде относительно небольшого количества базовых характеристик или размерностей, которые представляют иерархическую систему. Эти размерности темперамента могут быть проинтерпретированы в мотивационных терминах, и являются весьма сходными у разных видов, как по своей структуре так и функции, а также физиологическому субстрату (см. Budaev, in press).

Исследования показывают, что два стабильных фактора темперамента проявляются у рыб, а также других групп позвоночных (Рис. 20). Первый фактор включает в себя общую активность, исследовательское поведение, а также стремление поддерживать социальные контакты с особями своего вида. Данный фактор соответствует фактору *Экстраверсии* в большинстве моделей темперамента и личности у человека. Второй фактор включает в себя реакции на потенциально опасные стимулы, страх, пугливость, и тревожность, и соответствует фактору *Невротизма* человека. В более широком смысле, например в психофизиологической модели обучения и темперамента, разработанной Дж. Греем (см. Gray, 1972, 1981, 1987), эти два фактора по всей видимости соответствуют чувствительности к стимулам, связанным (1) с подкреплением или

отсутствием ожидаемого наказания или (2) наказанием или отсутствием ожидаемого подкрепления.

С точки зрения типологии темперамента Галена и Павлова (1938), различные комбинации этих двух факторов составляют четыре основных типа темперамента (Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985, Рис. 20). Однако, в отличие от типологического подхода, многофакторная методология, использованная в данной работе и постулирующая *непрерывную* вариацию свойств темперамента, является значительно более правдоподобной. В действительности, практически никогда невозможно найти особей, представляющих собой "чистые" типы темперамента. В соответствии с теоретическими представлениями, развиваемыми в настоящей работе, такие особи отличаются

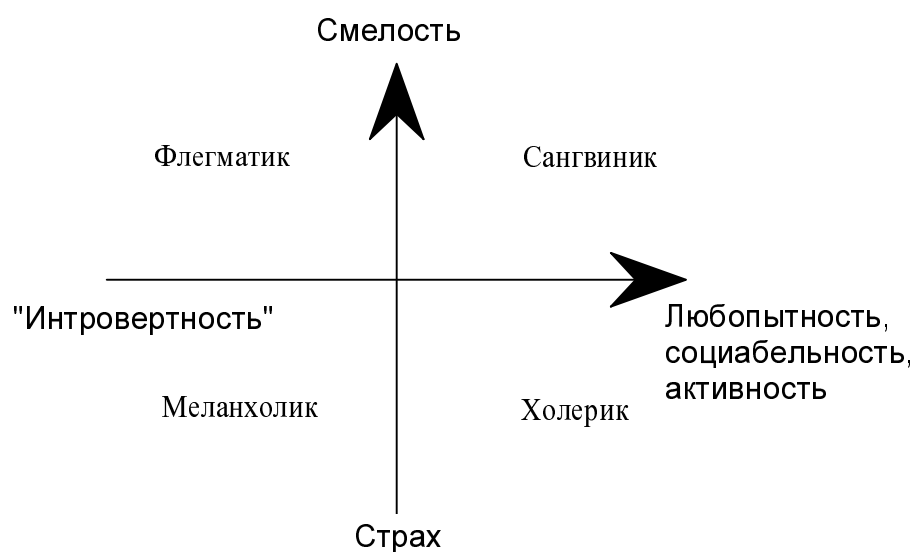


Рисунок 20. Основные факторы и типы темперамента позвоночных крайними значениями сразу по двум факторам темперамента. В то же время, особи с промежуточными темпераментами не могут быть удовлетворительно классифицированы в соответствии с типологической моделью. Эти особи, од-

нако, представляют собой подавляюще большинство, поскольку большинство признаков имеет более или менее нормальное распределение. В рамках многофакторного подхода, такие особи характеризуются определенными величинами двух факторов, играющих роль своеобразной ортогональной координатной системы.

Таким образом, иерархическая факторная структура представляет собой интегративную модель темперамента, применимую к его описанию у самых разных групп животных, а также исследованиям его структуры, функции, физиологической основы, адаптивного значения и эволюции. Данная модель интегрирует индивидуальные различия на разных уровнях, от характеристик низкого порядка до супер-факторов, аналогичных *Экстраверсии* и *Невротизму*. Следовательно, различные альтернативные методологические подходы и модели к описанию и анализу индивидуальных различий могут быть легко преобразованы к иерархической многофакторной форме. В качестве примеров ниже рассматриваются анализ альтернативных стратегий реагирования при стрессе, континуум смелости-пугливости, а также адаптивные межпопуляционные различия поведения гуппи (*Poecilia reticulata*).

### **9.1.1 Альтернативные стратегии реагирования при стрессе**

Долгое время существует интерес к проблеме поведения особей в ситуациях стресса (*coping with stress*). Индивидуальные различия поведения в таких ситуациях обычно рассматриваются как интегрированный набор поведенческих и нейроэндокринных характеристик, и концептуализируются в терминах при-

ближения или избегания (*approach-avoidance*), а также фокуса на проблеме или эмоциях (*problem-focus, emotion-focus*, Lazarus & Forkman, 1984; Suls & Fletcher, 1985). Так, например, фокус на проблеме включает в себя действие или манипуляции средой, направленные на удаление особи от источника стресса. Эмоционально-сфокусированная стратегия, напротив, включает в себя психофизиологические процессы, направленные на уменьшение эмоционального воздействия стресса.

Бенус (Benus et al., 1991) показал, что подобные поведенческие стратегии могут быть обнаружены и у грызунов. У мышей и крыс, например, некоторые особи демонстрируют активное поведение в стрессовых ситуациях, в то время как другие особи пассивны. Особи с активным стилем реагирования отличаются значительно более низким вниманием к небольшим изменениям в среде и тенденцией к стереотипному поведению. (Benus et al., 1990, 1991). Эти поведенческие стратегии могут зависеть от различных физиологических механизмов, таких как симпатическая реактивность, уровень тестостерона, а также адренальная реактивность (see Benus et al., 1990, 1991; Roosendaal et al., 1997; Sgoifo et al., 1996). Очень сходные альтернативные стратегии были недавно обнаружены у других видов: большой синицы (Verbeek et al., 1994, 1996), свиней (Hessing et al., 1993, Forkman et al., 1995) и рыб (Нечаев и др., 1991; Budaev, 1997b,c; Pottinger et al., 1992; van Raaij et al., 1996).

Однако, важным ограничением концепции альтернативных стратегий реагирования при стрессе является то, что они концептуализируются как дихотомия, а не континуум, и, следовательно, основываются на бимодальности распределения поведенческих характеристик. Несмотря на то, что такая бимодальность и была обнаружена некоторыми исследованиями (Verbeek et al., 1994;

Budaev, 1997b) другие исследования (например Dells et al., 1993, 1996; Forkman et al., 1995) ее не выявили.

Однако как показано в работе (Budaev, in press), альтернативные стратегии реагирования в ситуациях стресса могут быть логично помещены в рамки иерархической многомерной модели темперамента. Дихотомия, в действительности может представлять собой взаимодействия и комбинации двух базовых характеристик темперамента. Особи, характеризующиеся высокими показателями по шкалам активности и смелости (сангвиник) в этом случае отличаются активной стратегией реагирования, в то время как особи, характеризующиеся низкими показателями по этим факторам (меланхолик), демонстрируют пассивное поведение. Результаты исследования темперамента у гуппи (см. раздел 4.1.4.4) согласуются с этой гипотезой. Действительно, обнаруженные альтернативные стратегии представляли собой комбинации двух основных характеристик темперамента.

### **9.1.2 Континуум пугливости-смелости**

В недавнем обзоре, Уилсон с соавторами (Wilson et al., 1994) предложили интересную эволюционную модель для исследования индивидуальных различий в поведении, основанную на концепции континуума пугливости-смелости, который определяется как *склонность к принятию риска (propensity to take risks)*.

Однако, весьма важно провести различие между континуумом пугливости-смелости в этом смысле и характеристиками темперамента. Континуум пугливости-смелости представляет собой чисто функциональный и операцио-

нальный конструкт, определяемый в терминах возможных последствий для особи, в то время как характеристики темперамента рассматриваются в терминах мотивационных систем. Это различие делает их совершенно независимыми. Например, можно представить себе особь, являющуюся смелой в смысле континуума смелости-пугливости и одновременно пугливой в смысле характеристик темперамента. Для того, чтобы проиллюстрировать данное различие, удобно использовать частотно-зависимую модель, предложенную Уилсоном с соавторами для объяснения сосуществования смелых и пугливых особей в одной популяции. (Wilson et al., 1994).

Существующие исследования указывают на то, что особи, характеризующиеся пониженной пугливостью (характеристикой темперамента), с большей вероятностью побеждают в агонистических конфликтах, становятся доминантами и следовательно обладают более высокими конкурентными способностями (Brain et al., 1990; Huntingford et al., 1990; Sapolsky, 1990; Verbeek et al., 1996). В соответствии с данной моделью можно представить (cf. Wilson et al., 1994), что особи последовательно добавляются в среду, состоящую из двух биотопов – опасного и безопасного. Когда безопасный биотоп становится переполненным, выгоды от перехода в опасный биотоп могут превысить величину риска ("затраты"), и некоторые особи начинают занимать этот опасный биотоп.

По всей видимости, особи, характеризующиеся более пугливым темпераментом и имеющие более низкие конкурентные способности будут первыми вытеснены в опасный биотоп. В соответствии с операциональным определением Уилсона, переход в опасный биотоп называется смелостью. Таким образом, при отсутствии четкого разделения смелости-пугливости как характеристики

темперамента и континуума в смысле Уилсона, возникает очевидный парадокс: пугливость сама по себе предрасполагает особь к более смелому поведению.

Результаты недавних исследований (Coleman & Wilson, 1998), в которых у особей солнечника (*Lepomis gibbosus*) были обнаружены два независимых континуума смелости-пугливости в потенциально опасных и безопасных ситуациях, находятся в полном согласии с иерархической многофакторной моделью темперамента. По всей видимости, эти два континуума представляют собой два основных фактора темперамента, исследованных в данной работе: *Общую активность* и *Страх-избегание*.

### **9.1.3 Адаптивные межпопуляционные различия поведения гуппи**

Известно, что существование фенотипической корреляции часто указывает, не обязательно, однако, что и генетическая корреляция может также присутствовать между этими признаками (Cheverud, 1988; Bakker, 1994). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что два основных фактора темперамента, обнаруженные в данных исследованиях совпадают с общей картиной адаптивных межпопуляционных различий у гуппи (*Poecilia reticulata*) на о. Тринидад, которые является в значительной степени наследуемым (см. Magurran et al., 1992). В частности, особи из популяций симпатричных с хищниками характеризуются большей пугливостью и стайной тенденцией, в то время как особи из аллопатрических популяций демонстрируют значительную агрессивность и относительно слабую пугливость (см. Magurran, 1993; Magurran et al., 1992). Тем не менее, рыбы симпатричные с хищниками обычно демонстрируют значитель-

но более выраженное инспекционное поведение, а приближение к хищнику и его исследование чрезвычайно рискованно (Magurran & Seghers, 1990; Dugatkin & Godin, 1992).

Это делает невозможным репрезентацию межпопуляционных различий в терминах единственного фактора или континуума смелости-пугливости (склонности к риску, см. выше). Действительно, получается, что одни и те же особи одновременно проявляют и пугливость и смелость. Поэтому очевидно, что два отдельных фактора темперамента лучше описывают межпопуляционные различия у гуппи. В контексте настоящего исследования, особи из популяций с высоким прессом хищничества характеризуются одновременно как высокой *активностью-исследованием* (*Общей активностью*) так и высокой *пугливостью* (*Страхом-избеганием*).

Можно предполагать, что общие причинные факторы, определяющие межситуационные и, возможно, генетические ковариации могут налагать ограничения на эволюционные процессы. В результате этого, эволюция может происходить очень быстро в одном направлении но быть чрезвычайно медленно в другом (Price & Langen, 1992; Arnold, 1992; Bakker, 1994). Поэтому одиночные признаки, вне связи с другими, редко пригодны для анализа их адаптивного значения (Dobzhansky, 1956). Таким образом, общие факторы темперамента необходимо принимать во внимание при рассмотрении механизмов эволюции поведения. Более того, иерархическая факторная модель темперамента предлагает удобную точку отсчета (*framework*) для адаптивного анализа межпопуляционной вариации поведения.

## 9.2 Адаптивные и эволюционные механизмы темперамента

Общий подход к анализу индивидуальных различий в поведении, использованный в настоящем исследовании должен включать и изучение их экологических, эволюционных и адаптивных механизмов.

Так, частотно-зависимый отбор, при котором затраты и выгоды поведения зависят от поведения других особей в популяции, представляет собой важный адаптивный механизм, поддерживающий существование индивидуальных различий и альтернативных стратегий поведения, особенно социального (Clark & Ehlinger, 1987; Maynard Smith, 1982; Wilson, 1998; Wilson et al., 1994). Использование разных ресурсов и мест обитания различными особями также может приводить к существованию индивидуальной вариации (Wilson, 1998). Наконец, компромиссы (*trade-offs*) между выгодами и затратами на различные формы поведения, является еще одним важным механизмом, объясняющим существование особей с разными поведенческими стратегиями в одной популяции (Lima & Dill, 1990; Clark & Ehlinger, 1987; Maynard Smith, 1982; Wilson, 1998; Wilson et al., 1994 for reviews). Поэтому можно считать, что паттерны индивидуальной вариации, в том числе и по темпераменту, могут представлять собой результат адаптивной эволюции.

Данные, полученные в настоящем исследовании (см. Главу 6) служат прекрасной иллюстрацией этого. Так, высокая интенсивность взмучивания субстрата родителями цихлазом имеет как очевидные выгоды (лучшие условия питания молоди), так и затраты (худшее развитие самостоятельных навыков пищедобывательной активности мальков), что приводит к значительной вариации родительского поведения (см. раздел 6.2.4). Подобным образом, баланс

выгоды (защита от хищников) и затрат (внутривидовая конкуренция) стайного поведения может при определенных условиях приводить к возникновению значительных различий в проявлении этого поведения у разных особей (см. раздел 6.3.4). А тот факт, что смелые-одиночные и пугливые-стайные особи черноморской зеленушки предпочитают разные места обитания говорит об участии и механизма дифференциации ресурсов. Наконец, в недавнем исследовании (Vidaev, 1999) было показано, что значительная индивидуальная вариация по характеристикам личности *Согласие (Agreeableness)* и *Эмоциональная стабильность у людей (Homo sapiens)* поддерживается в большой степени благодаря частотно-зависимому отбору. Важно отметить тот факт, что эти адаптивные механизмы действуют не только на уровне изолированных поведенческих стратегий (что было показано предыдущими исследованиями, Clark & Ehlinger, 1987; Maynard Smith, 1982; Dawkins, 1982), но также и на уровне общих факторов темперамента.

С другой стороны, значительное сходство структуры темперамента у самых разных групп позвоночных, отличающихся весьма разным образом жизни, позволяет сделать вывод, что наиболее общие характеристики темперамента, такие как *Экстраверсия* и *Невротизм*, являются результатом консервативных процессов в эволюции. Действительно, эволюция представляет собой исторический процесс, и следовательно можно ожидать, что определенные фундаментальные поведенческие механизмы должны присутствовать у видов, отличающихся общностью происхождения (Darwin, 1872; Северцов, 1922). Поэтому с точки зрения современных моделей адаптивного поведения, общие характеристики темперамента являются результатом *ограничений* на оптимизацию (Houston & MacNamara, 1985).

Таким образом, экологические и эволюционные механизмы индивидуальных различий по темпераменту представляют определенный континуум. Факторы более низкого порядка, являющиеся относительно видо- и ситуационно-специфичными, являются результатом действия адаптивных механизмов, рассмотренных выше. Общие факторы темперамента, проявляющиеся у разных видов позвоночных в различных ситуациях, напротив, по всей видимости, являются результатом ограничений, накладываемых на эволюционные процессы гомологичными генетическими, физиологическими, мотивационными и когнитивными механизмами. Наиболее интересным представляется промежуточный уровень, на котором можно ожидать сложных взаимодействий между различными адаптивными и консервативными механизмами темперамента. Это, однако, как и многие другие вопросы сравнительного и эволюционного изучения темперамента, пока остается совершенно неисследованной областью.

## 10. ВЫВОДЫ

1. Темперамент представляет собой весьма важный аспект поведения рыб, а также других групп животных. Индивидуальные различия многих форм поведения оказываются устойчивыми в разное время и в разных ситуациях. Они могут быть представлены в виде относительно небольшого количества общих характеристик.
2. Индивидуальные различия в поведении рыб в различных ситуациях, включающих новизну, риск и присутствие конспецифичных особей, описываются двумя общими факторами темперамента: *общая активность* и *смелость-пугливость*. Повышенная *Пугливость* облегчает обучение особей в задаче двустороннего избегания. Альтернативные стратегии реагирования в ситуациях стресса определяются комбинацией основных факторов темперамента. Особи рыб, отлавливаемые из группы как бы случайным образом, в действительности отбираются в соответствии с определенными свойствами темперамента.
3. Устойчивость индивидуальных различий по темпераменту повышается с возрастом, причем это в наибольшей степени проявляется в стрессовых ситуациях.
4. Особи цихлазом демонстрируют высокую устойчивость индивидуальных различий разных форм родительского поведения. Особенности родитель-

ской заботы рыб связаны с их темпераментом. Характеристиками темперамента, коррелирующими с высоким уровнем обеспечения кормом и некоторых других форм родительской заботы, являются: *общая смелость*, а также активность, расположенность к исследовательскому поведению и низкая агрессивность. Цихлазомы предпочитают в качестве партнеров для спаривания особей со сходным темпераментом и размерами тела. Нерест происходит только у тех пар, для которых характерна ассортативность по этим показателям.

5. В природных условиях особи глазчатой зеленушки демонстрируют адаптивные индивидуальные различия поведения, связанные с характеристиками их темперамента. Особи, характеризующиеся высокими показателями смелости отличаются низкой стайной тенденцией и предпочитают галечниковую отмель. Особи, характеризующиеся высокой пугливостью, напротив, большую часть времени проводят в стаях и предпочитают заросли цистозиры.
6. Размер кормовой площади играет важную роль в формировании конкурентных отношений в группах молоди осетровых при высокой плотности посадки. Предполагается, что искусственное подращивание создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые в то же время являются менее адаптированными к жизни в естественной среде, что может снижать эффективность искусственного воспроизводства осетровых.

7. Сравнительный обзор факторов темперамента у разных групп позвоночных выявил значительное их сходство между видами. Показано, что два стабильных фактора (1) Общая активность, исследование и социальная тенденция, а также (2) пугливость, страх и избегание риска проявляются у рыб, так же как и других групп позвоночных. Основными экологическими причинами, поддерживающими сосуществование в популяции особей с различным темпераментом и альтернативными стратегиями поведения, являются: (1) компромиссы между выгодами и затратами на разные формы поведения, (2) использование особями с разным темпераментом альтернативных ресурсов и мест обитания и (3) частотно-зависимый отбор.

## 11. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вербицкая Е.В. & Пошивалов В.П. (1987). Микропроцессорная система для регистрации и анализа внутривидового поведения приматов. Журнал высшей нервной деятельности 37, 788-790.
- Веригина И.А., Ланге Н.О., Тимейко В.Н. (1981). Методы исследования пищеварительной системы рыб в онтогенезе. В кн.: Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие). М.: Наука. с. 99-110.
- Герасимов В.В. (1983). Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб. Москва: Наука.
- Желтенкова, М.В. (1964). Питание осетровых рыб южных морей. Труды Всесоюзного НИИ рыбного хозяйства и океанографии, 54, 9-48.
- Зворыкин, Д.Д. (1995). Особенности родительского вклада самца и самки восьмиполосой цихлазомы *Cichlasoma octofasciatum* (Cichlidae). Вопросы ихтиологии, 35, 673-677.
- Ивлев, В.С. (1977). Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова Думка.
- Крушинский Л.В. (1947). Наследование пассивно-оборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак. В кн.: Труды Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. Том 1. с. 39-62.
- Лабас, Ю.А. & Крылов, А.М. (1983). Случайный поиск – стратегия живых систем. В кн. Проблемы анализа биологических систем. Москва: Изд. Московского Университета.

- Лагунова, В.С. (1979). Влияние гидрологических факторов на динамику ската и численность молоди осетровых в р. Волга. В кн. Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. (с. 134-146). Москва: Пищевая промышленность.
- Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. (1981). Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб. В кн.: Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие). М.: Наука. с. 67-88.
- Левин, А.С. (1984). Поведение и распределение молоди Русского осетра в западной части Северного Каспия на первом году жизни. Автореф. Канд. Дисс. Астрахань: ЦНИОРХ.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. (1974). Москва: Наука. с. 23-52.
- Мина, М.В. (1986). Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. Москва: Наука.
- Мина, М.В. & Клевезаль, Г.А. (1976). Рост животных. Анализ на уровне организма. Москва: Наука.
- Небылицин В.Д. (1976). Психофизиологические исследования индивидуальных различий. Москва: Наука.
- Никонов, С.И. (1982). Передний мозг и поведение рыб. Москва: Наука.
- Нечаев, И.В., Павлов, Д.С., Лабас, Ю.А., & Легкий, Б.П. (1991). Динамика катехоламинов в раннем онтогенезе и развитие некоторых поведенческих реакций у молоди *A. pulcher*. Вопросы ихтологии, 33, 822-838.
- Павлов И.П. (1938). Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 6-е издание. М.; Л.: Биомедгиз. 771 с.

- Поляков, Г.Д. (1975). Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. Москва: Наука.
- Пошивалов В.П. (1977). Этограф – устройство для непрерывной регистрации и статистического анализа свободного группового поведения животных. Журнал. высшей нервной деятельности 27, 665-666.
- Праздникова, Н.В. (1956). Индивидуальные вариации условнорефлекторной активности рыб. В кн. Совещание по эволюционной физиологии нервной системы (pp. 132-133). Ленинград: Наука.
- Радаков, Д.В. (1972). Стайность рыб как экологическое явление. Москва: Наука.
- Сбикин, Ю.Н. (1984). Проблемы изучения поведения осетровых. В кн. Экологические аспекты поведения рыб (с. 46-51). Москва: Наука.
- Северцов, А.Н. (1922). Эволюция и психика. Изд. Сабашниковых.
- Симонов, П.В. (1981). Эмоциональный мозг. Москва: Наука.
- Симонов, П.В. (1987). Мотивированный мозг. Москва: Наука.
- Ходоревская, Р.П. (1981). Покатная миграция молоди осетровых в бассейне Нижней Волги. В кн. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. (с. 122-170), Москва: Наука.
- Шорыгин, А.А. (1952). Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Москва: Пищепромиздат.
- Яблоков, А.В., Ларина, Н.И. (1985). Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. Москва: Высшая школа.
- Яблоков А.В. (1987). Популяционная биология. М.: Высшая школа. 303 с.
- Яблоков, А.В., ред. (1988). Фенетика природных популяций. Москва: Наука.
- Adamec, R.E. (1991). Individual differences in temporal lobe sensory processing of threatening stimuli in the cat. *Physiology and Behavior*, 49, 455-464.

- Alados, C.L., Escos, J.M., & Emlen J.M. (1996). Fractal structure of sequential behaviour patterns: an indicator of stress. *Animal Behaviour*, 51,437-443.
- Alexandrov, Y.I. (1999). Comparative description of consciousness and emotion in the framework of systemic understanding of behavioral continuum and individual development. In C. Teddei-Ferretti & C. Musio (Eds), *Neuronal bases of and psychological aspects of consciousness* (pp. 220-235). New York: World Scientific.
- Altman J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behaviour*, 21, 205-235.
- Archer, J. (1979). Behavioural aspects of fear. In W. Sluckin (Ed.), *Fear in animals and man* (pp. 56-85). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Archer, J. (1988). *The behavioural biology of aggression*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Armstrong, J.S., & Soelberg, P. (1968). On the interpretation of factor analysis. *Psychological Bulletin*, 70, 361-364.
- Arnold, S.J. (1990). Inheritance and the evolution of behavioral ontogenies. In M.E. Hahn, J.K. Hewitt, N.D. Henderson, & R. Benno (Eds.), *Developmental behavior genetics: neural, biometric, and evolutionary approaches* (pp. 167-189). Oxford: Oxford University Press.
- Arnold, S.J. (1992). Constraints on phenotypic evolution. *American Naturalist*, 140, Supplement, S85-S107.
- Arnold, S.J. (1994). Multivariate inheritance and evolution: a review of concepts. In C.R.P. Boake (Ed.), *Quantitative genetics studies of the evolution of behavior* (pp. 17-48). Chicago: University of Chicago Press.

- Asendorpf, J.B. (1993). Beyond temperament: a two-factorial coping model of the development of inhibition during childhood. In K.H. Rubin & J.B. Asendorpf (Eds.), *Social withdrawal, inhibition, and shyness in childhood* (pp. 265-289). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Atkinson, L. (1988). The measurement-statistics controversy: factor analysis and subinterval data. *Bulletin of Psychonomic Society*, 26, 361-364.
- Baerends, G.P. (1976). On drive, conflict and instinct, and the functional organization of behavior. *Perspectives in Brain Research. Progress in Brain Research*, 45, 427-447.
- Baerends, G.P. (1985). Do the dummy experiments with sticklebacks support the IRM-concept? *Behaviour*, 93, 258-277.
- Baggaley, A.R. (1982). Deciding on the ratio of number of subjects to number of variables in factor analysis. *Multivariate Experimental Clinical Research*, 6, 81-85.
- Bakker, T.C.M. (1994). Genetic correlations and the control of behavior, exemplified by aggressiveness in sticklebacks. *Advances in the Study of Behavior*, 23, 135-171.
- Barrett, P. (1986). Factor comparison: an examination of three methods. *Personality and Individual Differences*, 7, 327-340.
- Barrett, P., & Kline, P. (1980). The location of superfactors P, E, and N within an unexplored factor space. *Personality and Individual Differences*, 1, 239-247.
- Batagelj, V. (1988). Generalized Ward and related clustering problems. In: *Classification and Related Methods of Data Analysis* (Ed., H.H Bock), pp. 67-74. Amsterdam: Elsevier.
- Bates, D.M. & Watts, D.G. (1988). *Nonlinear regression analysis and its applications*. Wiley: New York.

- Belzung, C., & La Pape, G. (1994). Comparison of different behavioral tests situations used in psychopharmacology for measurement of anxiety. *Physiology and Behavior*, 56, 623-628.
- Belzung, C., Pineau, N., Beuzen, A., & Misslin, R. (1994). PD135158, a CCK-B antagonist, reduces "state", but not "trait" anxiety in mice. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 49, 433-436.
- Benton D. (1981). The measurement of aggression in the laboratory. In: P.F.Brain & D.Benton (Eds.), *The Biology of Aggression* (pp. 587-502). Alphen Aan den Rijn: Sijthoff & Noordhoff.
- Benus, R.F. & Rondigs, M. (1996). Patterns of maternal effort in mouse bidirectionally selected for aggression. *Animal Behaviour*, 51, 67-75.
- Benus, R.F., Bohus, B., Koolhaas, J.M., & Oortmerssen, G.A. van. (1989). Behavioural strategies of aggressive and non-aggressive male mice in active shock avoidance. *Behavioural Processes*, 20, 1-12.
- Benus, R.F., Bohus, B., Koolhaas, J.M., & van Oortmerssen, G.A. (1991). Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, 47, 1008-1019.
- Benus, R.F., Den Daas, S., Koolhaas, J.M., & van Oortmerssen, G.A. (1990). Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*, 112, 176-193.
- Berton, O., Ramos, A., Chaouloff, F., & Mormède, P. (1997). Behavioral reactivity to social and nonsocial stimulations: a multivariate analysis of six inbred rat strains. *Behavior Genetics*, 27, 155-166.
- Biro, P.A., & Ridgway, M. (1995). Individual variation in foraging movements in a lake population of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Behaviour*, 132, 57-74.

- Blanchard, R.J., Blanchard, D.C., Rodgers, J., & Weiss, S.M. (1990). The characterization and modelling of antipredator defensive behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 14, 464-472.
- Blashfield, R.K. (1976). Mixture model tests of cluster analysis: accuracy of four agglomerative hierarchical methods. *Psychol. Bull.*, 83, 377-388.
- Boissy, A. (1995). Fear and fearfulness in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 70, 165-191
- Boissy, A., & Bouissou, M.F. (1995). Assessment of individual differences in behavioral reactions of heifers exposed to various fear eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 17-31.
- Bolyard K.J., & Rowland W.J. (1996). Context-dependent response to red coloration in stickleback. *Animal Behaviour*, 52, 923-927.
- Brain, P.F. (1990). A historical look at the concepts of fear and defence and some comments on psychobiology. In P.F. Brain, S. Parmigiani, R.J. Blanchard & D. Mainardi (Eds.), *Fear and defence* (pp. 1-21). Chur, Switzerland: Harwood Academic.
- Brain, P.F., Parmigiani, S., Blanchard, R.J., & Mainardi, D. (Eds.) (1990). *Fear and defence*. Chur: Harwood Academic.
- Brand, C. (1984). Personality dimensions: An overview of modern trait psychology. In J. Nicholson & H. Beloff (Eds.), *Psychology surveys*, vol. 5 (pp. 175-209), Leister, UK: The British Psychology Society.
- Broadhurst, P.L. (1960). Application of biometrical genetics to the inheritance of behaviour. In H.J. Eysenck (Ed.) *Experiments in personality* (pp. 3-102). London: Routledge & Kegan Paul.

- Broadhurst, P.L., & Jinks, J.L. (1966). Stability and change in the inheritance of behaviour: a further analysis of statistics from a diallel cross. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B*, 165, 450-472.
- Brown, M.B. & Benedetti, J.K. 1977. Sampling behavior of tests for correlation in two-way contingency tables. *Journal of American Statistical Association*, 72, 309-315.
- Brush, F.R. (1991). Genetic determinants of individual differences in avoidance learning: Behavioral and endocrine characteristics. *Experientia*, 47, 1039-1050.
- Buirski, P., Plutchik, R., & Kellerman, H. (1978). Sex differences, dominance, and personality in the chimpanzee. *Animal Behaviour*, 26, 123-129.
- Burley, N. 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, 4, 191-203.
- Buss, A.H., & Plomin, R. (1975). A temperament theory of personality development. New York: Wiley-Interscience.
- Buss, A.H., & Plomin, R. (1984). *Temperament: early developing personality traits*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Buss, D.M. (1991). Evolutionary personality psychology. *Annual Review of Psychology*, 42, 459-491.
- Buss, D.M., & Craik, K.H. (1983). The act frequency approach to personality. *Psychological Review*, 90, 105-126.
- Byrne, R.W., & Russon, A.E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 887-684.
- Caine, N.G., Earle, H., & Reite, M. (1983). Personality traits of adolescent pig-tailed monkeys (*Macaca nemestrina*): an analysis of social rank and early separation experience. *American Journal of Primatology*, 4, 253-260.

- Capitanio, J.P. (1999). Personality dimensions in adult male rhesus macaques: prediction of behaviors across time and situation. *American Journal of Primatology*, 47, 299-320.
- Carlstead, K. 1981. Motivational influences on individual and species differences in response to conspecifics in three *Haplochromis* species (Pisces: Cichlidae). Ph.D. thesis, University of Groningen.
- Caro, T.M., & Bateson, P. (1986). Organization and ontogeny of alternative tactics. *Animal Behaviour*, 34, 1483-1499.
- Cattell, R.B. (1973). *Personality and mood by questionnaire*. San Francisco: Jossey-Bass.
- Cattell, R.B., & Korth, B. (1973). The isolation of temperament dimensions in dogs. *Behavioral Biology*, 9, 15-30.
- Chamove, A.S., Eysenck, H.J., & Harlow H.F. (1972). Personality in monkeys: factor analysis of rhesus social behaviour. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 24, 496-504.
- Champoux, M., Higley, J.D., & Suomi, S.J. (1997). Behavioral and physiological characteristics of Indian and Chinese-Indian hybrid rhesus macaque Infants. *Developmental Psychobiology*, 31, 49-63.
- Cheek, J.M., & Briggs, S.R. (1990). Shyness as a personality trait. In W.R. Crozier (Ed.), *Shyness and embarrassment* (pp. 315-337). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cheverud, J.M. (1988). A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42, 958-968.
- Clark, A.B., & Ehlinger, T.J. (1987). Pattern and adaptation in individual behavioral differences. In P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in ethology* (vol. 7, pp. 1-47). New York: Plenum Press.

- Clark, W.C. & M. Mangel. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology* 30, 45-75.
- Clarke, A.S., & Boinski, S. (1995). Temperament in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*, 37, 103-125.
- Clarke, A.S., Mason, W.A., & Mendoza, S.P. (1994). Heart rate patterns under stress in three species of macaques. *American Journal of Primatology* 33, 133-148.
- Clifton, K.E. & Robertson, D.R. (1993). Risks of alternative mating tactics. *Nature* 336, 520.
- Clifton, K.E. (1991). Subordinate group members act as food-finders within striped parrotfish territories. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145, 141-148.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Cole, H.W., Figler, M.H., Parente, F.J. & Peeke, H.V.S. (1981). The relationship between sex and aggression in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther). *Behaviour*, 75, 1-21.
- Coleman, K. & Wilson, D.S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56, 927-936.
- Coleman, K. (1995). Ecological implications of the shy-bold continuum within juvenile pumpkinseed sunfish populations. Ph.D. Thesis, University of New York at Binghamton. 163 pp.
- Coleman, K., & Wilson, D.S. (1998). Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56, 927-936.
- Cooper, W.S., & Kaplan, R.H. (1982). Adaptive "coin-flipping": a decision-theoretic examination of natural selection for random individual variation. *Journal of Theoretical Biology*, 94, 135-151.

- Courvoisier, H., Moisan, M.-P., Sarrieau, A., Hendley, E.D., & Mormède, P. (1996). Behavioral and neuroendocrine reactivity to stress in the WKHA/WKY inbred rat strains: a multifactorial and genetic analyses. *Brain Research*, 743, 77-85.
- Crespi, B.J. (1989). Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, 38, 980-1000.
- Crowder, M.J. & D.J. Hand. (1995). *Analysis of repeated measures*. Chapman and Hall, London.
- Cruz, A.P.M., Frei, F., & Graeff, F.G. (1994). Ethopharmacological analysis of rat behavior on the elevated plus maze. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 49, 171-176.
- Csányi, V., & Tóth P. (1985). Ethological analysis of social and environmental effects on the distribution of the behavioural elements of the paradise fish (*Macropodus opercularis* L.). *Acta biologica hungarica*, 36, 245-258.
- Csányi, V., P. Tóth, V. Altbäcker, A. Dodka & J. Gervai. 1985. Behavioural elements of the paradise fish (*Macropodus opercularis*). I. Regularities of defensive behavior. *Acta biologica hungarica*, 36, 93-114.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*. London: Methuen.
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotions in man and animals*. London: Methuen.
- Davies, N.B. (1982). Behaviour and competition for scarce resources. In King's College Sociobiology Group (Eds.), *Current problems in sociobiology* (pp. 363-380). Cambridge: Cambridge University Press.
- Dawkins, M.S. (1993). *Through our eyes only*. San Francisco: W.H. Freeman.
- Dawkins, R. (1976). Hierarchical organization: a candidate principle for ethology. In: *Growing points in ethology*, eds. P.P.G. Bateson & R.A. Hinde (p. 7-54). Cambridge University Press.

- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype. The gene as a unit of selection*.  
Oxford: Oxford University Press.
- de Passillé, A.M., Rushen, J., & Martin, F. (1995). Interpreting the behavior of calves in an open field test: a factor analysis. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 201-213.
- de Waal, F.B.M. (1982). *Chimpanzee politics*. London: Jonathan Cape.
- Dellefors, C., & Johnsson, J. (1995). Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.). *Nordic Journal of Freshwater Research*, 70, 31-37.
- Dellu, F., Mayo, W., Piazza, P.V., Le Moal, M., & Simon, H. (1993). Individual differences in behavioral responses to novelty in rats. Possible relationship with the sensation seeking trait in man. *Personality and Individual Differences*, 15, 411-418.
- Dellu, F., Piazza, P.V., Mayo, W., Le Moal, M., & Simon, H. (1996). Novelty-seeking in rats - biobehavioral characteristics and possible relationship with the sensation seeking trait in man. *Neuropsychobiology*, 34, 136-145.
- Depue, R.A. & Collins, P.F. (1999). Neurobiology of the structure of personality: dopamine, facilitation of incentive motivation, and extraversion. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 491-569.
- Digman, J.M. (1989). Five robust trait dimensions: development, stability, and utility. *Journal of Personality*, 27, 195-214.
- Digman, J.M. (1990). Personality structure: emergence of the five-factor model. *Annual Review of Psychology*, 41, 417-440.
- Dobzhansky, T. (1956). What is an adaptive trait? *American Naturalist*, 90, 337-347.

- Dugatkin, L.A., & Godin, J.-G.J. (1992). Prey approaching predators: a cost-benefit perspective. *Annales Zoologici Fennici*, 29, 233-252.
- Dunbar, R.J.M. (1982). Intraspecific variations in mating strategy. In P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in ethology*, vol. 5 (pp. 385-431). New York: Plenum Press.
- Dunlap, W.P., & Kemery, E.R. (1985). An interactive FORTRAN IV program for calculating aspects of power in correlational research. *Behavioral Research Methods, Instruments, and Computers*, 17(3), 437-440.
- Dziuban, C.D., & Shirkey, E.S. (1974). When is a correlation matrix appropriate for factor analysis? Some decision rules. *Psychological Bulletin*, 81, 358-361.
- Eaton, R.C., & Hackett, J.T. (1984). The role of the Mauthner cell in fast-starts involving escape in teleost fishes. In R.C. Eaton (Ed.), *Neural mechanisms of startle behavior* (pp. 213-266). New York: Plenum Press.
- Eaves, L.J., Eysenck, H.J., & Martin, N. (1989). *Genes, culture and personality*. New York: Academic Press.
- Edgington, E.S. (1987). *Randomization Tests*. New York: Marcel Dekker.
- Ehlinger, T.J. & D.S. Wilson. (1988). A complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 85, 1878-1882.
- Ehlinger, T.J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology*, 71, 886-896.
- Epstein, S. (1983). Aggregation and beyond: some basic issues in the prediction of behavior. *Journal of Personality*, 51, 360-392.
- Eysenck, H.J. (1970). *The structure of human personality*. London: Methuen.

- Eysenck, H.J., & Eysenck, M.W. (1985). Personality and individual differences. A natural science approach. New York: Plenum Press.
- Falconer, D.S. (1981). Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. London: Longman.
- Fernandes, C., & File, S.E. (1996). The influence of open arm ledges and maze experience in the elevated plus maze. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 54, 31-40.
- Ferno, A. (1986). The aggressive behaviour between territorial *Pseudocrenilabrus multicolor* (Pisces, Cichlidae) with unlimited or only visual contact. *Behavioural Processes*, 13, 353-366.
- Ferno, A., & Jarvi, T. (1998). Domestication genetically alters the anti-predator behaviour of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) - a dummy predator experiment. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 74, 95-108.
- Fiedler, K. 1964. Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21, 521-591.
- Figler, M.H. & J. Evensen. (1979). Experimentally produced prior residence effect in male convict cichlids the role of initial proximity to territorial markers. *Bulletin of Psychonomic Society*, 13, 130-132.
- Figueredo, A.J., Cox, R.L., & Rhine, R.J. (1995). A generalizability analysis of subjective personality assessments in the stumptail macaque and the zebra finch. *Multivariate Behavioral Research*, 30, 167-197.
- File, S.E., Zangrossi, H., Viana, M., & Graeff, F.G. (1993). Trial 2 in the elevated plus-maze: A different form of fear? *Psychopharmacology*, 111, 491-494.
- Flint, J., Corley, R., DeFries, J.C., Fulker, D.W., Gray, J.A., Miller, S., & Collins, A.C. (1995). A simple genetic basis for a complex psychological trait in laboratory mice. *Science*, 269, 1432-1435.

- Flood, N.B., Overmier, J.B., & Savage, G.E. (1976). Teleost telencephalon and learning: An interpretive review of data and hypotheses. *Physiology and Behavior*, 16, 783-798.
- Forkman, B., Furuhaug, I.L., & Jensen, P. (1995). Personality, coping patterns and aggression in piglets. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 31-42.
- Fox, M.W. (1972). Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour*, 41, 298-313.
- Fox, M.W. (1973). Psychological and biochemical correlates of individual differences in the behaviour of wolf cubs. *Behaviour*, 46, 129-140.
- Francis, R. (1990). Temperament in a fish: A longitudinal study of the development of individual differences in aggression and social rank in the Midas cichlid. *Ethology*, 86, 311-325.
- Francis, R.C. (1984). The effects of bidirectional selection for social dominance on agonistic behavior and sex ratios in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Behaviour*, 90, 25-45.
- Franck, D., & Ribowrki, A. (1987). Influences of prior agonistic experiences on aggression measures in male swordtail (*Xiphophorus helleri*). *Behaviour*, 103, 217-240.
- Freeberg, T.M. (1996). Assortative mating in captive cowbirds is predicted by social experience. *Animal Behaviour*, 52, 1129-1142.
- Fridhandler, B.M. (1986). Conceptual note on state, trait, and state-trait distinction. *Journal of Personality and Social Psychology*, 50, 169-174.
- Fuller, J.L. (1979). The taxonomy of psychophenes. In J.R. Royce & L.P. Mos (Eds.), *Theoretical advances in behavior genetics* (pp. 483-513). Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Noordhoff.

- Gallup, G.G.Jr., & Suarez, S.D. (1980). An ethological analysis of open-field behaviour in chickens. *Animal Behaviour*, 28, 368-378.
- Garcia-Sevilla, L. (1984). Extraversion and neuroticism in rats. *Personality and Individual Differences*, 5, 511-532.
- Gardner W., Griffin W.A. (1989). Methods for the analysis of parallel streams of continuously recorded social behaviors. *Psychological Bulletin*, 105, 445-455.
- Gerlai, R., & Csányi, V. (1990). Genotype-environment interaction and the correlation structure of behavioral elements in paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Physiology and Behavior*, 47, 343-356.
- Gerlai, R., & Hogan, J.A. (1992). Learning to find the opponent: an ethological analysis of the behavior of paradise fish (*Macropodus opercularis*) in intra- and interspecific encounter. *Journal of Comparative Psychology*, 106, 306-315.
- Gervai, J., & Csányi, V. (1985). Behavior-genetic analysis of the paradise fish, *Macropodus opercularis*. I. Characterization of the behavioural responses of inbred strains in novel environments: A factor analysis. *Behavioral Genetics*, 15, 503-519.
- Giraldeau, L.-A., C. Soos & G. Beauchamp. 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 251-256.
- Goddard, M.E., & Beilharz, R.G. (1984a). A factor analysis of fearfulness in potential guide dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 12, 253-265.
- Goddard, M.E., & Beilharz, R.G. (1984b). The relationship of fearfulness to, and the effects of, sex, age and experience on exploration and activity in dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 12, 267-278.

- Goddard, M.E., & Beilharz, R.G. (1985). Individual variation in agonistic behaviour in dogs. *Animal Behaviour*, 33, 1338-1342.
- Godin, J.-G.J. & Dugatkin, L.A. (1996). Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 93, 10262-10267.
- Gold, K.C., & Maple, T.J. (1994). Personality assessment in the gorilla and its utility as a management tool. *Zoo Biology*, 13, 509-522.
- Goldschmidt, H.H., Buss, A.H., Plomin, R., Rothbart, M.K., Thomas, A., Chess, S., Hinde, R. & McCall, R.B. (1987). Roundtable: what is temperament? Four approaches. *Child Development*, 58, 505-529.
- Gomá, M. & Tobeña, A. (1985). Activity measures in stress-attenuated novelty tests as possible analogues for extraversion in rats: some experimental results. *Personality and Individual Differences*, 6, 83-96.
- Gosling, S.D. (1998). Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 107-118.
- Gosling, S.D., & John, O.P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, 8, 69-75.
- Gray, J.A. (1987). *The psychology of fear and stress*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Griebel, G., Blanchard, D.C. & Blanchard, R.J. (1996). Evidence that the behaviors in the mouse defense test battery relate to different emotional states: A factor analytic study. *Physiology and Behavior*, 60, 1255-1260.
- Griffin, D.R. (1993). *Animal minds*. Chicago: University of Chicago Press.
- Gross, M.R. (1991). Evolution of alternative reproductive strategies: Frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 332, 59-66.

- Grossberg, S. (1982). *Studies of mind and brain*. Boston: Reidel Press.
- Haccou, P., & Meelis, E. (1992). *Statistical Analysis of Behavioural Data. An Approach Based on Time-Structured Models*. Oxford: Oxford University Press.
- Hahn, M.E., Hewitt, J.K., Henderson, N.J., & Benno, R., (Eds., 1990). *Developmental behavior genetics: neural, biometric, and evolutionary approaches*. Oxford: Oxford University Press.
- Hall, C.S. (1941). Temperament: a survey of animal studies. *Psychological Bulletin*, 38, 909-943.
- Harrington, G.M., & Blizard, D.A. (1983). Open field behavior in the Maudsley Reactive and Nonreactive strains: procedural variations. *Behavior Genetics*, 13, 91-94.
- Harvey, I.F. (1994). Strategies of behaviour. In: *Behaviour and Evolution*. (Eds: P.J.B. Slater & T.R. Halliday). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 106-149.
- Hebb, D.O. (1946). Emotion in man and animal: An analysis of the intuitive process of recognition. *Psychological Review*, 53, 88-106.
- Helfman, G.S. (1984). Schooling fidelity in fishes: the yellow perch pattern. *Animal behaviour*, 22, 663-672.
- Henderson, N.D. (1979). Adaptive significance of animal behavior: the role of gene-environment interaction. In J.R. Royce & L.P. Mos (Eds.), *Theoretical advances in behavior genetics* (pp. 243-284). Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Noordhoff.
- Hendrie C.A., Bennett S. (1984). A microcomputer technique for the detailed behaviour and automatic statistical analysis of animal behaviour. *Physiol. and Behav.* 32, 865-869.

- Hessing, M.J.C., Hageslo, A.M., van Beek, J.A.M., Wiepkema, P.R., Schouten, W.P.G., & Krukow, R. (1993). Individual behavioural characteristics in pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 37, 285-295.
- Hogan, J.A. (1988). Cause and function in the development of behavior systems. In: E.M. Blass (Editor), *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol. 9, Plenum Press, New York. pp. 63-106.
- Horn, J.L. (1965). A rationale and test for the number of factors in factor analysis. *Psychometrika*, 30, 179-185.
- Houston, A.I. & McNamara, J.M. (1985). The variability of behaviour and constrained optimization. *Journal of Theoretical Biology*, 112,265-273.
- Huntingford, F.A. (1976). A comparison of the reaction of sticklebacks in different reproductive conditions toward conspecifics and predators. *Animal Behaviour*, 24, 694-697.
- Huntingford, F.A. (1982). Do inter- and intraspecific aggression vary in relation to predation pressure in sticklebacks? *Animal Behaviour*, 30, 909-916.
- Huntingford, F.A., & Coulter, R.M. (1989). Habituation of predator inspection in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Journal of Fish Biology*, 35, 153-154.
- Huntingford, F.A., & Wright, P.J. (1992). Inherited population differences in avoidance conditioning in three-spined sticklebacks. *Behaviour*, 122, 264-273.
- Huntingford, F.A., Metcalfe, N.B., Graham W.D. and Adams, C.E. (1990). Social dominance and body size in Atlantic salmon parr *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, 36, 877-881.
- Jinks, J.L. & Broadhurst, P.L. (1974). How to analyse the inheritance of behaviour in animals – the biometrical approach. In: *The genetics of behaviour*, ed. J.H.F. van Abeelen. North-Holland.

- Johnson, P.A., Hoppensteadt, F.C., Smith, J.J., & Bush, G.L. (1996). Conditions for sympatric speciation: A diploid model incorporating habitat fidelity and non habitat assortative mating. *Evolutionary Ecology*, 10, 187-205.
- Jones, R.B., & Mills, A.D. (1983). Estimation of fear in two lines of the domestic chicks: correlations between various methods. *Behavioural Processes*, 8, 243-253.
- Jones, R.B., Mills, A.D., & Faure, J.M. (1991). Genetic and environmental manipulation of fear-related behavior in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 15-24.
- Jonsson, E.G., Nothen, M.M., Gustavsson, J.P., Neidt, H., Brene, S., Tylec, A., Propping, P., & Sedvall, G.C. (1997). Lack of evidence for allelic association between personality traits and the dopamine D4 receptor gene polymorphisms. *American Journal of Psychiatry*, 154, 697-699.
- Kaiser, H.F. (1970). A second generation Little Jiffy. *Psychometrika*, 35, 401-416.
- Kaplan, R.H., & Cooper, W.S. (1984). The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of "adaptive coin-flipping" principle. *American Naturalist*, 123, 393-410.
- Karmiloff-Smith, A. (1994). *Precis of Beyond modularity: A developmental perspective on cognitive science*. *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 693-745.
- Keenleyside, M.H.A. (1991). Parental care. pp. 191-208. In: M.H.A. Keenleyside (ed.) *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*, Chapman and Hall, London.
- Keenleyside, M.H.A., Rangeley, R.W. & Koppers, B.U. 1985. Female mate choice and male parental defense behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 2489-2493.

- Kennedy, J.S. (1992). *The new anthropomorphism*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ketterson, E.D., & Nolan, V. Jr. (1992). Hormones and life histories: an integrative approach. *American Naturalist*, 140, Supplement, S33-S62.
- Kimmel, H.D. (1957). Three criteria for the use of one-tailed tests. *Psychological Bulletin*, 54, 351-353.
- King, J.E., & Figueredo, A.J. (1997). The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality. *Journal of Research in Personality*, 31, 257-271.
- Kondrashov, A.S., & Shpak, M. (1998). On the origin of species by means of assortative mating. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265, 2273-2278.
- Korhonen, H., & Niemela, P. (1996). Temperament and reproductive success in farmbred silver foxes housed with and without platforms. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 113, 209-218.
- Krauth, J. (1988). *Distribution-free statistics: an application-oriented approach*. Amsterdam: Elsevier.
- Krebs, J.R., & Davies, N.B. (1987). *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell.
- Kruskal, J.B. & Wish M. (1978). *Multidimensional Scaling*. Beverly Hills, CA: Sage.
- Lamberty, Y., & Gower, A.J. (1993). Spatial processing and emotionality in aged NMRI mice: a multivariate analysis. *Physiology and Behavior*, 54, 339-343.
- Langlet, O. (1971). Revising some terms of intra-specific differentiation. *Hereditas*, 68, 277-280.
- Lavery, R.J. & M.H.A. Keenleyside. (1990). Parental investment of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*, in relation to brood size and past investment. *Animal Behaviour*, 40, 1128-1137.

- Lazarus, R.S., & Folkman, S. (1984). *Stress, appraisal, and coping*. New York: Springer.
- Le Niendre, P. (1989). Influence of rearing conditions and breed on social behaviour and activity of cattle in novel environment. *Applied Animal Behaviour Science*, 23, 129-140.
- Le Scolan, N., Hausberger, M., & Wolff, A. (1997). Stability over situations in temperamental traits of horses as revealed by experimental and scoring approaches. *Behavioural Processes*, 41, 257-266.
- Leaton, R.N., & Borszcz, G.S. (1985). Potentiated startle: its relation to freezing and shock intensity in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 421-428.
- Leaton, R.N., & Borszcz, G.S. (1985). Potentiated startle: its relation to freezing and shock intensity in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 421-428.
- Lecci, A., Borshini, F., Volterra, G., & Meli, A. (1990). Pharmacological validation of a novel model of anticipatory anxiety in mice. *Psychopharmacology*, 101, 255-261.
- Ledger, R.A., & Baxter, M.R. (1997). The development of a validated test to assess the temperament of dogs in a rescue shelter. In D.S. Mills & S.E. Heath (Eds.), *Proceedings of the first international conference on veterinary behavioural medicine* (pp. 87-92). Birmingham: UFAW.
- Lee, E.T. (1992). *Statistical methods for survival data analysis*, 2nd edn, New York: John Wiley & Sons.
- Leschyova, T.S., & Zhuikov, A.Y. (1989). *Learning in fishes*. Moscow: Nauka Publishing House (In Russian).

- Lima, S.J., & Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619-640.
- Lindzey, G., Winston, H.D., & Manosevitz, M. (1963). Early experience, genotype and temperament in *Mus musculus*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56, 622-629.
- Linke, H. and Staeck, W. (1994). *African Cichlids. I. Cichlids from West Africa*. Tetra-Press, Melle.
- Livesley, W.J. (1998). Suggestions for a framework for an empirically-based classification of personality disorder. *Canadian Journal of Psychiatry*, 43, 137-147.
- Livesley, W.J., Jang, K.L., & Vernon, P.A. (1998). Phenotypic and genetic structure of traits delineating personality disorder. *Archives of General Psychiatry*, 55, 941-948.
- Livesley, W.J., Jang, K.L., & Vernon, P.A. (1998). Phenotypic and genetic structure of traits delineating personality disorder. *Archives of General Psychiatry*, 55, 941-948.
- Lomnicki, A. (1988). *Population ecology of individuals*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Loughry, W.L. and Lazari, A. (1994). The ontogeny of individuality in black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 1280-1286.
- Lyons, D.M., Price, E.O., & Moberg, G.P. (1988). Individual differences in temperament of domestic dairy goats: constancy and change. *Animal Behaviour*, 36, 1323-1333.
- MacDonald, K. (1995). Evolution, the five-factor model, and levels of personality. *Journal of Personality*, 63, 525-567.

- MacDonald, K., (1983). Stability of individual differences in behaviour in a litter of wolf cubs (*Canis lupus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97, 99-106.
- Maddi, S.R. (1989). *Personality theories. A comparative analysis*. Chicago, Illinois: The Dorsey Press.
- Maestriperi, D. (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) II. Emotional bases of individual differences in mothering style. *Ethology*, 95, 32-42.
- Magnusson, D., & Endler, N.S. (1977). Interactional psychology: present status and future prospect. In D. Magnusson & N.S. Endler (Eds.), *Personality at the crossroads* (pp. 3-36). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Magurran, A.E. & B.H. Seghers. (1990). Risk sensitive courtship in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behaviour*, 112, 194-201.
- Magurran, A.E. & B.H. Seghers. (1991). Variation in schooling and aggression amongst guppy (*Poecilia reticulata*) populations in Trinidad. *Behaviour*, 118, 214-234.
- Magurran, A.E. & J.A. Bendelow. (1990). Conflict and cooperation in white cloud mountain minnow shoals. *Journal of Fish Biology*, 37, 77-83.
- Magurran, A.E. & T.J. Pitcher. (1987). Provenance, shoal size and the sociobiology of predator evasion behaviour in minnow shoals. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B*, 229, 439-465.
- Magurran, A.E. (1990). The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Annales Zoologici Fennici*, 27, 51-66.
- Magurran, A.E. (1993). Individual differences and alternative behaviours. In: *The Behaviour of Teleost Fishes* (Ed., T. J. Pitcher), pp. 441-477. London: Chapman and Hall.

- Magurran, A.E., & Girling, S.L. (1986). Predator recognition and response habituation in schooling minnows. *Animal Behaviour*, 34, 510-518.
- Magurran, A.E., & Seghers, B.H. (1990). Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 40, 443-452.
- Magurran, A.E., Seghers, B.H., Carvalho, G.R., & Shaw, P.W. (1992). Evolution of adaptive variation in antipredator behaviour. *Marine Behaviour and Physiology*, 22, 29-44.
- Maier, S.E., Vandenhoff, P., & Crowne, D.P. (1988). Multivariate analysis of putative measures of activity, exploration, emotionality, and spatial behavior in the hooded rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 102, 378-387.
- Manly, B.F.J. (1991). *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London.
- Marchetti, C. & Drent, P.J. (2000). Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour*, 60, 131-140.
- Martí Carbonell, M.A., Garcia-Sevilla, L., & Mourelo, J.L.P. (1987). Individual differences and learning of aggressive behavior. *Personality and Individual Differences*, 8, 157-162.
- Martin P. & Bateson P. (1986). *Measuring behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mather, J. & Anderson, R.C. (1993). Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 336-340.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.

- McConway, K. (1994). The number of subjects in animal behaviour experiments: Is Still still right? In: M.S. Dawkins & M. Gosling (Eds.), *Ethics in research on animal behavior* (pp. 35-38). London: Academic Press.
- McCune, S. (1992). *Temperament and the welfare of caged cats*, PhD. Thesis, Cambridge University.
- McGuire, M.T., Raleigh, M.J., & Pollack, D.B. (1994). Personality features in vervet monkeys: the effect of sex, age, social status, and group composition. *American Journal of Primatology*, 33, 1-13.
- McLaughlin, R.L., Grant, J.W.A., & Kramer, D.L. (1992). Individual variation and alternative patterns of foraging movements in recently-emerged brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Behaviour*, 120, 286-301.
- McNicol, R.E. and Noakes, D.L. (1979). Caudal fin branding fish for individual recognition in behavior studies. *Behavioral Research Methods and Instruments*, 11, 95-97.
- Meijsser, F.M., Kersten, A.M.P., Wiepkema, P.R., & Metz, J.H.M. (1989). An analysis of the open-field performance of sub-adult rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 24, 147-155.
- Mendl, M., & Deag, J.M. (1995). How useful are the concepts of alternative strategy and coping strategy in applied studies of social behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 44, 119-137.
- Meyer, G.J., & Shack, J.R. (1989). Structural convergence of mood and personality: evidence for old and new directions. *Journal of Personality and Social Psychology*, 57, 691-706.
- Michener, C.D., & Sokal, R.R. (1957). A quantitative approach to the problem of classification. *Evolution*, 11, 130-162.

- Mikheev, V.N. & O.A. Andreev. (1993). Two-phase exploration of a novel environment by the guppy *Poecilia reticulata*. *Journal of Fish Biology*, 42, 375-383.
- Milligan, G.W. (1980). An examination of the effects of six types of error perturbation on fifteen clustering algorithms. *Psychometrika*, 45, 325-342.
- Milliken, G.A. & Johnson, D.E. (1984). *Analysis of messy data. vol. 1. Designed experiments*. Van Nostrand Reinhold: New York.
- Mills, A.D., & Faure, J.M. (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, 105, 25-38.
- Mitchell, R.W., & Hamm, M. (1997). The interpretation of animal psychology: anthropomorphism or behavior reading? *Behaviour*, 134, 173-204.
- Mitchell, R.W., Thompson, N.S. & Miles, H.L. (Eds., 1996). *Anthropomorphism, anecdotes and animals*. Albany, NY: SUNY Press.
- Mutalik P.G., Alreja M., Nayar U. (1985). Behavioral scoring using programmable calculators: A technique usable in the field. *Physiol.and Behav.*, 35, 831-833.
- Newell, A., & Simon, H.A. (1972). *Human problem solving*. New York: Prentice-Hall.
- Noldus L.P.J.J. (1991). The Observer: A software system for collection and nalysis of observational data. *Behav.Res. Meth., Instrum., and Comput.* 23, 415-429.
- Nunnally, J.C. (1967). *Psychometric theory*. New York: McGraw-Hill.
- Nuttall, D.B. & Keenleyside, M.H.A. 1993. Mate choice by the male convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*, Pisces, Cichlidae). *Ethology*, 95, 247-256.
- Ossenkopp, K.-P., & Mazmanian, D.S. (1985). The principle of aggregation in psychobiological correlational research: An example from the open-field test. *Animal Learning and Behavior*, 13, 339-344.

- Ossenkopp, K.-P., Sorenson, L. & Mazmanian, D.S. (1994). Factor analysis of open field behavior in the rat (*Rattus norvegicus*): application of the three-way PARAFAC model to a longitudinal data set. *Behavioural Processes*, 31, 129-144.
- Ozer, D.J. (1986). *Consistency in personality: a methodological framework*. New York: Springer-Verlag.
- Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behavioral and Brain Sciences*, 5, 407-422.
- Parker, G.A., & Partridge, L. (1998). Sexual Conflict and Speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 353, 261-274.
- Partridge, L. & Green, P. (18985). Intraspecific feeding specializations and population dynamics. In R. Sibly & R.H. Smith (Eds.), *Behavioural ecology: Ecological consequences of adaptive behaviour*. (pp. 207-226). Blackwell: Oxford.
- Pavlov, D.S. & Kasumyan, A.O. (in press). Patterns and mechanisms of schooling behavior in fishes: A review. *Journal of Ichthyology*.
- Pitcher, T.J., & Parrish, J.K. (1993). Functions of schooling behaviour in teleosts. In T. J. Pitcher (Ed.), *The Behaviour of Teleost Fishes*. (pp. 363-439). London: Chapman & Hall.
- Pitcher, T.J., A.E. Magurran & J.R. Allan. (1986). Size-segregative behaviour in minnow shoals. *J. Fish Biol.* 29, Suppl. A, 83-95.
- Plomin, R. (1986). *Development, genetics and psychology*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Plomin, R., Owen, M.J., & McGuffin, P. (1994). The genetic basis of complex human behaviors. *Science*, 264, 1733-1739.
- Plutchik, R. (1971). Individual and breed differences in approach and withdrawal in dogs. *Behaviour*, 40, 302-311.

- Pollard, J.C., & Littlejohn, R.P. (1995). Consistency in avoidance of humans by individual red deer. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 301-308.
- Pollard, J.C., Littlejohn, R.P. & Webster, J.R. (1994). Quantification of temperament in weaned deer calves of genotypes (*Cervus elaphus* and *Cervus elaphus* × *Elaphurus davidianus* hybrids). *Applied Animal Behaviour Science*, 41, 229-241.
- Price, T., & Langen, T. (1992). Evolution of correlated characters. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 307-310.
- Pulliam, H.R & Caraco, T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? pp. 122-147. In: J.R. Krebs & N.B. Davies (Ed.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford.
- Ramos, A., & Mormède, P. (1998). Stress and emotionality: a multidimensional and genetic approaches. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 33-57.
- Ramos, A., Berton, O., Mormède, P. & Chaouloff, F. (1997). A multiple-test study of anxiety-related behaviours in six inbred rat strains. *Behavioural Brain Research*, 85, 57-69.
- Ranta, E., N. Peuhkuri, A. Laurila, H. Rita & N.B. Metcalfe. (1996). Producers, scroungers and foraging structure. *Animal Behaviour*, 51, 171-175.
- Reed, P. & Pizzimenti, L. (1995). Lack of consistent individual differences in rats on tasks that require response inhibition. *Animal Learning and Behavior*, 23, 454-460.
- Reed, P., & Pizzimenti, L. (1995). Lack of consistent individual differences in rats on tasks that require response inhibition. *Animal Learning and Behavior*, 23, 454-460.

- Revelle, W., & Rocklin, T. (1979). Very simple structure: an alternative procedure for estimating the optimal number of interpretable factors. *Multivariate Behavioral Research*, 14, 403-414.
- Reznick, D., & Endler, J.A. (1982). The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 36, 160-177.
- Richards, S.M. (1972). Tests for behavioural characteristics in rhesus monkeys. Ph.D. Thesis, Cambridge University.
- Ringler, N.H. (1983). Variation in foraging tactics of fishes. In D.L.G. Noakes (Ed.), *Predators and prey in fishes* (pp. 159-172). The Hague: Junk Publishers.
- Rodgers, R.J., & Johnson, N.J.T. (1995). Factor analysis of spatiotemporal and ethological measures in the murine elevated plus maze test of anxiety. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 52, 297-303.
- Roff, D.A. (1996). The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. *Evolution*, 50, 1392-1403.
- Rolls, E., & Treves, A. (1998). *Neural networks and brain function*. Oxford: Oxford University Press.
- Rothbart, M.K., & Derryberry, D. (1981). Development of individual differences in temperament. In M.E. Lamd & A.J. Brown (Eds.), *Advantages in developmental psychology*, vol.1 (pp. 37-86). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Rothbart, M.K., (1986). A psychobiological approach to the study of temperament. In G. Kohnstamm (Ed.), *Temperament discussed. Temperament and development in infancy and childhood* (pp. 63-72). Lisse: Swets & Zeitlinger.
- Rowland W.J. (1982). The effects of male coloration on stickleback aggression: a reexamination. *Behaviour*, 80, 118-126.
- Royce, J.R. (1955). A factorial study of emotionality in the dog. *Psychological Monographs*, 69, 407-433.

- Royce, J.R. (1977). On the construct validity of open-field measures. *Psychological Bulletin*, 84, 1098-1106.
- Royce, J.R., & Mos, L.P. (Eds.) (1979). *Theoretical advances in behavior genetics*. Alphen aan den Rijn: Sijthoff & Noordhoff.
- Royce, J.R., & Powell, A. (1985). An overview of multifactor-system theory. In J. Strelau, F.H. Farley & A. Gale (Eds.), *Biological bases of personality and behavior, Vol.1, Theories, Measurement Techniques and Development* (pp. 75-95). Washington, DC: Hemisphere.
- Royce, J.R., Poley, W., & Yeudall, L.T. (1973). Behavior genetic analysis of mouse emotionality: I. Factor analysis. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 83, 36-47.
- Rubin, K.H., & Asendorpf, J.B. (1993). Social withdrawal, inhibition, and shyness in childhood: conceptual and definitional issues. In K.H. Rubin & J.B. Asendorpf (Eds.), *Social withdrawal, inhibition, and shyness in childhood* (pp. 3-17). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Rushton, J.P., Brainerd, C.J., & Pressley, M. (1983). Behavioral development and construct validity: the principle of aggregation. *Psychological Bulletin*, 94, 18-38.
- Russell, P.A. (1973). Relationships between exploratory behaviour and fear: a review. *British Journal of Psychology*, 64, 413-433.
- Russell, P.A. (1979). Fear-evoking stimuli. In W. Sluckin (Ed.), *Fear in animals and man* (pp. 86-124). New York: Van Nostrand Reinhold
- Russell, P.A. (1983). Psychological studies of exploration in animals: a reappraisal. In J. Archer & L.J.A. Birke (Eds.), *Exploration in animals and humans* (pp. 22-54). New York: Van Nostrand Reinhold.

- Sackett G.P. (1978). Measurement in observational research. In G.P.Sackett (Ed.), *Observing Behavior vol.II. Data Collection and Analysis Methods* (pp. 25-43). University Park Press: Baltimore.
- Sapolsky, R.M. (1990). Adrenocortical function, social rank, and personality among wild baboons. *Biological Psychiatry*, 28, 862-878.
- Sapolsky, R.M. (1993). Endocrinology alfresco: psychoendocrine studies of wild baboons. *Recent Progress in Hormone Research*, 48, 437-468.
- Savage, R.D., & Eysenck, H.J. (1964). The definition and measurement of emotionality. In H.J. Eysenck (Ed.), *Experiments in motivation* (pp. 292-314). London: Pergamon Press.
- Schleidt, W.M. (1976). On individuality: the constituents of distinctiveness. In P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in ethology. Vol. 2* (pp. 299-310). New York: Plenum Press.
- Segal, N.L., & MacDonald, K.B. (1998). Behavioral genetics and evolutionary psychology: unified perspective on personality research. *Human Biology*, 70, 159-184.
- Shaw, E. (1970). Schooling in fishes: a critique and review. In A.R.Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman & J.S. Rosenblatt (Eds), *Development and evolution of behavior*. San Francisco: W.H. Freeman.
- Simonov, P.V. (1987). Individual characteristics of brain limbic structures interactions as the basis of Pavlovian/Eysenckian typology. In J. Strelau & H.J. Eysenck (Eds.), *Personality dimensions and arousal* (pp. 121-132). New York: Plenum Press.
- Slater P.J.B. (1973). Describing sequences of behaviour. In P.P.G.Bateson & P.Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology vol. 1* (pp. 131-153). New York: Plenum Press.

- Slater, P.J.B. (1978). Data collection. In P.W.Colgan (Ed.), *Quantitative ethology* (pp. 7-24), New York: Wiley.
- Slater, P.J.B. (1981). Individual differences in animal behaviour. In P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in ethology* (vol. 4, pp. 35-49). New York: Plenum Press.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). *Numerical Taxonomy*. San Francisco: W.H.Freeman.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*, 2nd edn. W.H. Freeman, San Francisco.
- Spooler, H.A.M., Burbidge, J.A., Lawrence, A.B., Simmins, P.H., & Edwards, S.A. (1996). Individual behavioral differences in pigs: intra-test and inter-test consistency. *Applied Animal Behaviour Science*, 49, 185-198.
- Stevens, J. (1986). *Applied multivariate statistics for the social sciences*. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- Stevenson-Hinde, J. (1983). Individual characteristics: a statement of the problem. Consistency over time. Predictability across situations. In R.H. Hinde (Ed.), *Primate social relationships: An integrated approach* (pp. 28-34). Oxford: Blackwell.
- Stevenson-Hinde, J. (1986). Towards a more open construct. In G. Kohnstamm (Ed.), *Temperament discussed. Temperament and development in infancy and childhood* (pp. 97-106). Lisse: Swets & Zeitlinger.
- Stevenson-Hinde, J., & Shouldice, A. (1993). Wariness to strangers: A behavior systems perspective revisited. In K.H. Rubin & J.B. Asendorpf (Eds.), *Social withdrawal, inhibition, and shyness in childhood* (pp. 101-116). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Stevenson-Hinde, J., Stillwell-Barns, R., & Zunz, M. (1980). Subjective assessment of rhesus monkeys over four successive years. *Primates*, 21, 66-82.

- Still, A.W. (1982). On the number of subjects used in animal behaviour research. *Animal Behaviour*, 30, 873-880 (Reprinted in book: M.S. Dawkins & M. Gosling (Eds.), *Ethics in research on animal behavior*. London: Academic Press, 1994).
- Strelau, J. (1983). *Temperament, personality, activity*. London: Academic Press.
- Suarez, S.D., & Gallup, G.G.Jr. (1983). Social reinstatement and open-field testing in chickens. *Animal Learning and Behavior*, 11, 119-126.
- Suls J. & Fletcher B. (1985). The relative efficacy of avoidant and nonavoidant coping strategies: a meta-analysis. *Health Psychology*, 4, 249-288.
- Suomi, S.J. (1983). Social development in rhesus monkeys: consideration of individual differences. In A. Oliverio & M. Zappella (Eds.), *The behaviour of human infants* (pp. 71-92). New York: Plenum Press.
- Suomi, S.J. (1987). Genetic and maternal contributions to individual differences in rhesus monkey biobehavioral development. In N. Krasnegor, E. Blass, M. Hofer, & W. Smotherman (Eds.), *Perinatal development: a psychobiological perspective* (pp. 397-419). Orlando, FL: Academic Press.
- Suomi, S.J. (1991). Upright and laid-back monkeys: individual differences in the response to social challenges. In S.E. Brauth, W.S. Hall, & R.J. Dooling (Eds.), *Plasticity of development* (pp. 27-56). Cambridge, Mass: MIT Press.
- Taborsky, M., B. Hudde & P. Wirtz. 1987. Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a European wrasse with four types of male behaviour. *Behaviour*, 102, 82-118.
- Tachibana, T. (1982). Open-field test for rats: correlational analysis. *Psychological Reports*, 50, 899-910.

- Tachibana, T. (1985). Higher reliability and closer relationship between open-field test measures on aggregation data. *Animal Learning and Behavior*, 13, 345-348.
- Tellegen, A. (1985). Structures of mood and personality and their relevance to assessing anxiety, with an emphasis on self-report. In A.H. Tuma & J. Maser (Eds.), *Anxiety and anxiety disorders* (pp. 681-706). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Theobald, C.M., & Goupillot, R.P. (1990). The analysis of repeated latency measures in behavioural studies. *Animal Behaviour*, 40, 484-490.
- Thiessen, D. & Gregg, B. (1980). Human assortative mating and genetic equilibrium: an evolutionary perspective. *Ethology and Sociobiology*, 1, 111-140.
- Thompson, J.D. (1991). Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 246-249.
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Toates, F. (1986). *Motivational systems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tooby, J. & Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. In J.H. Barkow, L. Cosmides & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind. Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 19-136). Oxford: Oxford University Press.
- Trullas, R., & Skolnick, P. (1993). Differences in fear motivated behaviors among inbred mouse strains. *Psychopharmacology*, 111, 323-331.
- Tryon, R.C. (1942). Individual differences. In F.A. Moss (Ed.), *Comparative psychology* (pp. 330-365). New York: Prentice-Hall.
- Tulley, J.J. & Huntingford, F.A. (1988). Additional information on the relationship between intra-specific aggression and anti-predator behaviour in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Ethology*, 78, 219-222.

- Turner, G.F. (1993). Teleost mating behaviour. In: *The Behaviour of Teleost Fishes*. (Ed. by T.J. Pitcher), pp. 307-331. London: Chapman and Hall.
- Uchmanski, I. (1985). Differentiation and frequency distributions of body weights in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 310, 1-75.
- van Raaij, M.T.M., Pit, D.S.S., Balm, P.H.M., Steffens, A.B., & van den Thillart, G.E.E.J.M. (1996). Behavioral strategy and the physiological stress response in rainbow trout exposed to severe hypoxia. *Hormones and Behavior*, 30, 85-92.
- Verbeek, M.E., Drent, P.J., & Wiepkema, P.R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour in male great tits. *Animal Behaviour*, 48, 1113-1121.
- Verbeek, M.E.M., Boon, A. & Drent, P.J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133, 945-963.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., de Jong, G., Scheiner, S.M., & Van Tienderen, P.H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 212-217.
- Walsh, R.N., & Cummins, R.A. (1976). The open-field test: a critical review. *Psychological Bulletin*, 83, 482-504.
- Warner, R.R. & P. Lejeune. 1985. Sex change limited by parental care: a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*. *Marine Biology*, 87, 89-99.
- Warren, E.W. & Callaghan, S. (1976). The response of male guppies (*Poecilia reticulata* Peters) to repeated exposure to an open field. *Behavioural Biology*, 18, 499-513.

- Warren, E.W., & Callaghan, S. (1976). Individual differences in response to an open field test by the guppy – *Poecilia reticulata* (Peters). *Journal of Fish Biology*, 7, 105-113.
- Watson, D., & Tellegen, A. (1985). Toward a consensual structure of mood. *Psychological Bulletin*, 98, 219-235.
- Watson, S.L., & Ward, J.P. (1996). Temperament and problem solving in the small-eared bushbaby (*Otolemur garnettii*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 377-385.
- West-Eberhard, M.J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 249-278.
- Wherry, R.J. (1984). *Contributions to correlational analysis*. New York: Academic Press.
- White R.E.C. (1972). WRATS: a computer compatible system for automatically recording and transferring behavioural data. - *Behaviour*, 40, 135-161.
- Whiten, A., & Byrne, R.W. (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 233-273.
- Wilcox, R.R. (1987). New designs in analysis of variance. *Annual Review of Psychology*, 38:29-60.
- Wilson, D.S. (1998). Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 353, 199-205.
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 442-446.

- Wilson, D.S., Coleman, K., Clark, A.B., & Biederman, L. (1993). Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, 107, 250-260.
- Wisenden, B. D. & M.H.A. Keenleyside. (1994). The dilution and differential predation following brood adoption in free-ranging convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Ethology*, 96, 203-212.
- Wisenden, B.D. & Keenleyside, M.H.A. (1992). Intraspecific brood adoption in convict cichlids: a mutual benefit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 263-269.
- Wisenden, B.D. (1994). Factors affecting mate desertion by males in free-ranging convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Behav. Ecol.*, 5, 439-447.
- Wisenden, B.D. (1995). Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environmental Biology of Fishes*, 43, 121-134.
- Wisenden, B.D., Lanfranconi-Izawa, T.L. & Keenleyside, M.H.A. (1995). Fin digging and leaf lifting by the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*: examples of parental food provisioning. *Animal Behaviour*, 49, 623-631.
- Wolff, A., Hausberger, M., & Le Scolan, N. (1997). Experimental tests to assess emotionality in horses. *Behavioural Processes*, 40, 209-221.
- Woodard, W.T., & Bitterman, M.E. (1973). Pavlovian analysis of conditioning in the goldfish (*Carassius auratus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 82, 123-129.
- Wright, S.P. (1992). Adjusted P-values and simultaneous inference. *Biometrics*, 48, 1005-1013.
- Young, B.J., & Leaton, R.N. (1994). Fear potentiation of acoustic startle stimulus-evoked heart rate changes in rats. *Behavioral Neuroscience*, 108, 1065-1079.

- Zhukov, D.A., & Vinogradova, K.P. (1994). Inescapable shock induces the opposite changes of the plus-maze test behavior in rats with divergent coping strategy. *Physiology and Behavior*, 56, 1075-1079.
- Zuckerman, M. (1994a). *Psychobiology of personality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zuckerman, M. (1994b). *Behavioral expression and biological bases of sensation seeking*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zwick, W.R., & Velicer W.F. (1986). Comparison of five rules for determining the number of components to retain. *Psychological Bulletin*, 99, 432-442.
- Zworykin, D.D. (1998). Parental fin digging by *Cichlasoma octofasciatum* (Teleostei: Cichlidae) and the effect of parents' satiation state on brood provisioning. *Ethology*, 104, 771-779.

## **12. ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

- Будаев С.В. & Сбикин Ю.Н. (1989). Оборонительные реакции молоди севрюги на приближающиеся объекты. В кн. *Морфология, экология и поведение осетровых* (ред. Д.С.Павлов & Ю.Н.Сбикин) Москва: Наука, с. 194-198.
- Сбикин Ю.Н. & Будаев С.В. (1991). Некоторые аспекты формирования пищевых отношений в группах молоди осетровых (*Acipenseridae*) при искусственном содержании. *Вопросы ихтиологии*, 31, 153-158.
- Будаев С.В. & Держинский К.Ф. (1992). Влияние мутности воды на элементы стайного поведения *Hemigrammus caudovittatus*. В кн. *Распределение и поведение рыб*. М.: ИЭМЭЖ, с. 132-144.

- Мочек А.Д., Будаев С.В. (1993). Этологометрия фоновых прибрежных рыб Черного моря. Вопросы ихтиологии, 33, 258-263.
- Budaev, S.V. (1994). Individual differences in the behaviour of guppy (*Poecilia reticulata*): the "personality" approach. In: Ecological and Evolutionary Ethology of Fishes, Abstr., 9th Biennial Conf. on the 15-19 May, Victoria, Canada, p.34.
- Budaev, S.V. (1994). Alternative behaviour of individual European wrasses (*Symphodus ocellatus*): boldness-related schooling tendency. In: Ecological and Evolutionary Ethology of Fishes, Abstr., 9th Biennial Conf. on the 15-19 May, Victoria, Canada, p.35.
- Budaev, S.V. (1994). Note on the random sequential sampling of individuals for behavioural studies: evidence for "personality"-related drift. In: Ecological and Evolutionary Ethology of Fishes, Abstr., 9th Biennial Conf. on the 15-19 May, Victoria, Canada, p.35.
- Budaev, S.V. (1995). "Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*). Abstr., XXIV International Ethological Conference, 10-17 August, Honolulu, USA, p.99.
- Будаев С.В. (1995). EXPR: компьютерная система для регистрации поведения животных. Журнал высшей нервной деятельности. 45, 423-429.
- Будаев С.В. (1996). Индивидуальные различия в поведении рыб: анализ темперамента и альтернативных стратегий. В кн. "Поведение рыб". Тр. Всеросс. конф., 5-8 февраля, Рыбинск, с. 9.
- Budaev, S.V. (1996). Does personality exist in animals? Abstr., ASAB Easter Meeting, 2-3 April, Bolton, UK.
- Budaev, S.V. (1996). The statistical analysis of behavioural latency measures. Abstr., ASAB Easter Meeting, 2-3 April, Bolton, UK.

- Будаев С.В. (1997). Индивидуальные различия в поведении и темпераменте рыб. В кн. Первый конгресс ихтиологов России. Астрахань, Сентябрь 1997, с. 187-188. Москва: ВНИРО.
- Budaev, S.V. (1997). The dimensions of personality in animals: A comparative and evolutionary framework. Abstr., ASAB Meeting "Biological Aspects of Learning", 1-4 July, St. Andrews, UK, p. 17.
- Budaev, S.V. (1997). The dimensions of personality in animals: The comparative and evolutionary framework. In: M. Taborsky & B. Taborsky (Eds.), *Advances in Ethology. Contributions to XXV International Ethological Conference, Vienna, Austria, 20-27 August 1997* (vol. 32, p. 90). Berlin: Blackwell Wissenschafts-Verlag.
- Budaev, S. V. (1997). The statistical analysis of behavioural latency measures. *ISCP Newsletter*, 14, No. 1, 1-4.
- Budaev, S. V. (1997). Alternative styles in the European wrasse, *Symphodus ocellatus*: boldness-related schooling tendency. *Environmental Biology of Fishes*, 49, 71-78.
- Zworykina, S. V., Budaev, S.V. & Zworykin, D. D. (1997). Consistency of Skinner box activity measures in the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *International Journal of Comparative Psychology*, 10, 159-166.
- Budaev, S. V. (1997). "Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 399-411.
- Budaev, S. V. & Zhuikov, A. Y. (1998). Avoidance learning and "personality" in the guppy *Poecilia reticulata*. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 92-94.
- Budaev, S. V. & Zworykin, D. D. (1998). Difference in shoaling behaviour between ocellated (*Symphodus ocellatus*) and long-striped (*S. tinca*) wrasses and its

relation to other behavioural patterns. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 31, 115-121.

Zworykin, D. D., Budaev, S.V. & Mochek, A. D. (1998). Alternative tactics of male compensatory behaviour during parental care in *Cichlasoma octofasciatum*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 31, 185-191.

Budaev, S.V. (1998). How many dimensions are needed to describe temperament in animals: A factor reanalysis of two data sets. *International Journal of Comparative Psychology*, 11, 17-29.

Budaev, S. V. & Gosling, S. (1999). Individual differences in behavior. In: S. Sridhara (Ed.), *Advances in Ethology. Contributions to XXVI International Ethological Conference, Bangalore, India, 2-9 August 1999* (vol. 34, p. 73-78). Berlin: Blackwell Wissenschafts-Verlag.

Budaev, S. V. (1999). An adaptive analysis of human Big Five personality factors In: S. Sridhara (Ed.), *Advances in Ethology. Contributions to XXVI International Ethological Conference, Bangalore, India, 2-9 August 1999* (vol. 34, p. 74). Berlin: Blackwell Wissenschafts-Verlag.

Budaev, S. V. (1999). Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis. *Personality and Individual Differences*, 26, 801-813.

Budaev, S.V., Zworykin, D.D. & Mochek, A.D. (1999). Individual differences in parental care and behavioural profile in the convict cichlid: A correlation study. *Animal Behaviour*, 58, 195-202.

Budaev, S.V., Zworykin, D.D. & Mochek, A.D. (1999). Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius*. *Behavioural Processes*, 48, 49-55.

Zworykin, D.D., Budaev, S.V. & Mochek, A.D. (2000). Does parental fin digging improve feeding opportunities for offspring in the convict cichlid?

*Environmental Biology of Fishes*, 57, 443-449.

Budaev, S.V. (2000). Measuring animal temperament. In: L.P.J.J. Noldus (Ed.), *Measuring behavior 2000: Proceedings of the 3rd International conference on methods and techniques in behavioral research*. Nijmegen, The Netherlands, 15-18 August 2000 (p. 26-27). Wageningen: Noldus Information Technology.

Zworykin, D. D. & Budaev, S. V. (in press). Parental brood provisioning as a component of parental care in neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae). *Journal of Ichthyology*.

Budaev, S.V. (in press). The dimensions of personality in humans and other animals: a comparative and evolutionary perspective. *Psychonomic Bulletin and Review*.