

На правах рукописи

Будаев Сергей Владимирович

**ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ
ПОВЕДЕНИЯ РЫБ**

03.00.10 - ихтиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2000

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук А.Д. Мочек

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Ю. Б. Мантейфель

доктор биологических наук, профессор
А. О. Касумян

Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод
им И.Д. Папанина РАН

Защита диссертации состоится 19 декабря 2000 в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 002.48.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 117071 Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан " ____ " _____ 2000 г.

Ученый секретарь Совета,
кандидат биологических наук

Л. Т. Капралова

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

1.1 Актуальность проблемы

В последнее время все большее внимание привлекают индивидуальные различия поведения животных, в частности рыб. С одной стороны, большинство исследователей признают важность изучения индивидуальной изменчивости поведения (Slater, 1981; Lomnicki, 1982; Davies, 1982; Dunbar, 1982; Caro & Bateson, 1986; Clark & Ehlinger, 1987; Mendl & Deag, 1995; Magurran, 1993). Однако, с другой стороны, 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, 1979, 1989; Maynard Smith, 1982). Это и является основным фактором, вызвавшим недавний всплеск интереса к анализу индивидуальных различий в поведении животных.

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 Научная новизна работы

Предложен оригинальный методологический подход к исследованию индивидуальных различий в поведении животных на основе использования концепции *темперамента*, как совокупности относительно устойчивых характеристик поведения особей. Изучена структура индивидуальных различий поведения у рыб нескольких видов. Вскрыты закономерности проявления основных факторов темперамента рыб в ряде экологически значимых ситуаций, включая особенности исследования новой среды, оборонительного, социального, пищевого поведения, а также обучения и заботы о потомстве. Обнаружен феномен ассортативного скрещивания у рыб в соответствии с характеристиками темперамента. Показано, что индивидуальные различия становятся более устойчивыми в онтогенезе, что в наибольшей степени проявляется в стрессовых ситуациях.

Проанализированы экологические механизмы, приводящие к возникновению в популяции индивидуальных различий поведения и выявлена важная роль темперамента. Установлено, что индивидуальные различия поведения у рыб могут в значительной степени определяться компромиссом между выгодой и затратами на разные формы поведения, а также использованием особями с разным темпераментом разных ресурсов. Исследованы особенности формирования пищевых взаимоотношений в группах молоди осетровых при искусственном выращивании. Показана важная роль площади субстрата в формировании конкурентных отношений в группах молоди.

Искусственное подращивание создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые в то же время являются менее адаптированными к жизни в естественной среде. Показано, что два стабильных фактора темперамента – (1) общая активность, исследование и социальная тенденция (экстраверсия), а также (2) пугливость, страх и избегание риска – могут быть найдены у рыб, также как и у других позвоночных.

1.4 Практическое значение работы

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.

1.5 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.

1.6 Публикации

По теме диссертации опубликованы или находятся в печати 32 работы.

1.7 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.

2. МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особи могут различаться по самым разным характеристикам своего поведения и эти различия могут определяться множеством причин. Индивидуальные различия в поведении могут, например, быть связаны с полом, размером тела или риском быть съеденным хищником, мотивационным состоянием особи, а также ее пораженностью паразитами и т.п. (Magurran, 1993). В целом же, индивидуальные различия могут определяться генетическими факторами и зависеть от особенностей онтогенеза.

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, которая может варьировать между видами, популяциями и особями (Langlet, 1971; Michener & Sokal, 1957; Мина, 1986). При изучении морфологической вариации, признаки как правило весьма просто определить и измерить. Однако, в поведенческих исследованиях выделение и измерение признаков обычно представляет проблему. Например, даже в хорошо контролируемых экспериментальных условиях зачастую трудно создать полностью идентичную среду для всех особей. Неизбежно они получают несколько разные стимулы, и степень таких различий трудно оценить. Невозможно исключить и случайную вариацию, тем более, что естественный отбор, как известно, может поддерживать смешанные стратегии (Maynard Smith, 1982), или полностью случайное поведение (Cooper & Kaplan, 1982; Kaplan & Cooper, 1984; Лабас и Крылов, 1983). Следовательно, адаптивное поведение должно быть высоко специфично в разных ситуациях. А это, на первый взгляд, совершенно противоречит возможности существования стабильных характеристик индивидуальности. Однако это не 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 и "устойчивость". 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 или непрерывность) или в разных ситуациях, 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 может различается в этих ситуациях (Рис. 1).

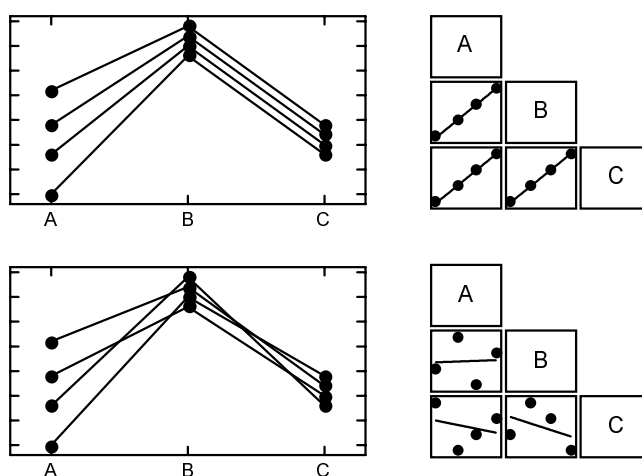


Рисунок 1. Схема, иллюстрирующая различия между стабильностью и устойчивостью поведения.

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).

Таким образом, между устойчивостью и ситуационной специфичностью 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.

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

Итак, применение термина "*темперамент*" вполне оправдано для описания поведения животных без какого-либо антропоморфизма, при условии, что темперамент определяется объективно, например, как *система относительно устойчивых характеристик поведения индивидуума, связанных с типом его нервной системы*. Главными особенностями темперамента являются устойчивость во времени и в разных ситуациях (Eysenck, 1970; Buss & Plomin, 1975; Небылицын, 1976; Симонов, 1981, 1987; Strelau, 1983; 1984; Eysenck & Eysenck, 1985; Goldschmidt et al., 1987; Zuckerman, 1994a).

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 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. Условия содержания и размножения рыб соответствовали общепринятым для этих видов биотехнологическим требованиям. Эти виды были наиболее удобны для проведения экспериментов, а гуппи и чернополосая цихлазома являются модельными видами в этологических исследованиях.

Методической основой многих исследований поведения являются визуальные наблюдения. На основании данного подхода, в распоряжении исследователя часто

оказываются лишь материалы качественного характера. Это особенно касается натуральных подводных наблюдений. Поэтому, автором был разработан комплекс количественных подходов, методов и инструментов для регистрации и анализа поведения животных. Было также создано разнообразное программное обеспечение для регистрации и статистического анализа поведения. Для проведения подводных наблюдений за поведением рыб непосредственно в природе была разработана методика полевой этологометрии рыб.

Был осуществлен целый комплекс экспериментальных и подводных натуральных работ, каждая из которых была призвана решить частные задачи. Решение каждой задачи, в свою очередь, осуществлялось по собственной методике, включающей в себя специальные экспериментальные процедуры, регистрацию поведения и статистический анализ данных. Их детальное описание приведено в соответствующих разделах диссертации.

Для выявления характеристик темперамента, особи были подвергнуты тестированию в различных поведенческих тестах: в открытом поле, в тесте на новизну среды с использованием незнакомой рыбы или хищника, а также в тестах с зеркалом и в тестах на реакцию рыб на присутствие особей своего вида. При этом, регистрировались обычные для подобных тестов показатели: время затаивания, перемещения, инспектирования нового объекта, агрессивные демонстрации и клевки, различные виды латентности и т.п. Обучение избеганию производили в челночных камерах. Условный стимул представлял собой включение электрических лампочек, а в качестве безусловного стимула использовался электрический ток.

В экспериментах, связанных с изучением репродуктивного поведения, выбор партнеров по нересту и формирование пар осуществлялись естественным образом, для чего цихлазомы совместно содержались в большом аквариуме. После нереста проводилась регистрация различных компонентов родительского поведения 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. Взятие проб донного субстрата и изучение его микрофауны производилось стандартными методами.

Подводные натурные исследования поведения зеленушек проводились в нерепродуктивный для этого вида период в районе Утришской морской станции ИПЭЭ РАН (Черное море, Новороссийск). При этом использовалось водолазное снаряжение, а

также подводная видеокамера. Подводные наблюдения представляли собой видеопрослеживания отдельных особей зеленушек. Полученные таким образом видеозаписи дешифровывали с использованием специального программного обеспечения. В опытах по искусственному выращиванию молоди осетровых две группы этих рыб подращивали в аквариумах, различающихся по площади дна

Для статистического анализа данных были использованы обычные и многомерные методы, как параметрические, так и непараметрические (Sneath & Sokal, 1973; Kruskal & Wish, 1978; Sokal & Rohlf, 1981; Wherry 1984; Stevens, 1986; Bates & Watts, 1988; Krauth, 1988), а также психометрические методы (Nunnally, 1967). Во многих случаях использовали критерии рандомизации и Монте-Карло моделирование, позволяющие вычислять не аппроксимацию значения P , а его точное значение (Edgington, 1987; Manly, 1991). Это особенно важно в случае относительно небольших выборок. Также, в исследовании широко применялся анализ статистической мощности использованных критериев.

4. СТРУКТУРА ТЕМПЕРАМЕНТА У РЫБ

4.1 Структура темперамента у гуппи

Были определены мотивационные системы и соответствующие им факторы темперамента в ситуациях включающих исследовательское поведение, инспекцию хищника, групповом поведении и обучении у самцов гуппи (*Poecilia reticulata*).

Анализ данных выявил высокую устойчивость большинства элементов поведения. В первом наборе тестовых ситуаций, включающих новые стимулы и хищника, были выявлены два независимых фактора темперамента: *Активность-исследование* и *Пугливость-избегание*. Кроме того, два независимых фактора проявились и в социальных ситуациях: *Активность* и *Социальная тенденция*. Наконец, были также выявлены факторы более высокого порядка: *Общая активность* и *Пугливость-избегание*.

Регрессионный анализ времени до выхода в новый отсек с "хищником" (модель пропорциональных рисков) показал, что данная поведенческая переменная была связана лишь с фактором Активность-исследование. Более активные и "любопытные" (т.е. в большей степени проявляющие исследовательское поведение) особи начинали исследование значительно раньше.

Было также показано, что при первоначальной процедуре как бы случайного отлова особей из большой группы, рыбы в действительности выбирались в соответствии с фактором Активность-исследование (но не Пугливость-избегание). При этом, сначала были выловлены наиболее активные и "любопытные" особи (Lecsi et al., 1990 обнаружили подобный тренд у мышей). Возможно, что сачок, используемый при отлове особей гуппи, первоначально воспринимался ими как новый объект, и наиболее активные и любопытные рыбы приближались и исследовали его.

Такие характеристики поведения гуппи, как тенденции к затаиванию в новой среде и время до начала исследования новой среды и хищника, имели бимодальное распределение. Однако, эта бимодальность возникала как комбинация двух факторов Активность-исследование и Пугливость-избегание. Сходные результаты были получены и в других исследованиях (Нечаев и др., 1991; Pottinger et al., 1992; van Raaij et al., 1996).

Результаты экспериментов по обучению рыб показали, что более высокая пугливость облегчает более раннее появление реакций избегания и, следовательно, более быстрое обучение в челночной камере, особенно у менее любопытных и активных особей. Этот результат согласуется с двухпроцессными теориями обучения в том, что мотивационное состояние страха¹ играет весьма важную роль в процессе обучения особей избеганию аверзивных стимулов.

4.2 Темперамент и репродуктивное поведение у цихлазом

В данной части работы мы проанализировали, связаны ли индивидуальные различия родительской заботы с индивидуальными различиями поведения в ситуациях, новизны, риска и агрессии у чернополосой цихлазомы (*Archocentrus nigrofasciatum*).

Факторный анализ выявил две характеристики темперамента рыб: *Затаивание–активность* и *Активность-инспекция-затаивание*, а также фактор второго порядка, который может интерпретироваться в терминах *общей смелости*². Время до приближения к зеркалу значимо коррелировало с общим фактором: заторможенные

¹ Страх – эмоциональное и мотивационное состояние, возникающие в присутствии потенциально опасных стимулов (Brain, 1990; Boissy, 1995).

² Смелость – склонность к принятию риска в потенциально опасных ситуациях (Wilson et al., 1993, 1994; Wilson, 1998; Budaev, 1997).

особи имели тенденцию показывать большее время. Кроме того, особи, не решающиеся быстро приблизиться к зеркалу, также колебались и при входе в новый отсек с незнакомой рыбой. Это говорит о том, что мотивационное состояние страха тормозит как агрессивное, так и исследовательское поведение у рыб.

Результаты анализа свидетельствуют о высокой устойчивости индивидуальных различий в обеспечении потомства кормом родителями, причем у самок устойчивость была несколько выше чем у самцов. Интенсивность обеспечения потомства кормом достоверно коррелировала со всеми тремя факторами. Кроме того, смелые, менее агрессивные, активные и склонные к исследовательскому поведению самцы чернополосой цихлазомы отличались более высокой интенсивностью обеспечения потомства кормом. У самок частота взмучивания не была связана с темпераментом. Выявленная в данной работе положительная корреляция смелости с размером родительского вклада и, в частности, с интенсивностью обеспечения потомства кормом, согласуется с данными, полученными для некоторых других животных, например, млекопитающих (Benus & Røndigs, 1996).

Результаты исследования выявили также ярко выраженное ассортативное спаривание в соответствии с размером тела и фактором темперамента *Общая смелость* у отнерестившихся рыб, отсутствующее у рыб, которые образовывали пары, впоследствии распавшиеся. Крупные самцы образовывали пары и нерестились с более крупными самками. Это говорит о том, что как крупные так и смелые самцы более привлекательны для самок (см. Godin & Dugatkin 1996). Действительно, ассортативное скрещивание является следствием полового отбора и конкурентных отношений за спаривание с наилучшим партнером (Burley, 1983). То, что характеристики родительского поведения также близко коррелировали в парах говорит о важной роли поведенческой совместимости родителей в реализации их родительского вклада. Могут быть и другие, но не обязательно взаимоисключающие, причины ассортативного спаривания (см. Thiessen & Gregg, 1980; Burley, 1983; Crespi, 1989; Freeberg, 1996).

Важно отметить, что ассортативное спаривание рассматривается как один из главных 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. СТАНОВЛЕНИЕ ТЕМПЕРАМЕНТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

5.1 Становление темперамента у львиноголовой цихлиды

Существование значительной устойчивости характеристик темперамента рыб ставит вопрос о его развитии в онтогенезе, в частности о том, насколько стабильными являются индивидуальные различия на разных стадиях онтогенеза. Поэтому, была проведена серия экспериментов по изучению устойчивости индивидуальных различий в поведении молоди львиноголовой цихлиды, *Steatocranus casuarius*, в онтогенезе.

Результаты анализа свидетельствуют о том, что индивидуальные различия в поведении неустойчивы в возрасте 4.0–4.5 месяцев (стандартная длина особей 32 ± 0.9 мм). Однако, устойчивость поведения проявлялась шестью месяцами позже, когда львиноголовые цихлиды достигали возраста 12.0–13.5 месяцев (52 ± 1.1 мм). Повышение устойчивости индивидуальных различий с возрастом соответствует данным, полученным на рыбах (Francis, 1990) и других группах животных (напр. MacDonald, 1983; Loughry & Lazari, 1994; Hahn et al., 1990), что может определяться развитием и интеграцией мотивационных систем (Hogan, 1988), стратегий реагирования при стрессе (Benus et al., 1991) и общей модуляризацией поведенческих механизмов (Karmiloff-Smith, 1998).

Несколько исследований показали, что индивидуальные различия становятся наиболее устойчивыми в ситуациях стресса (напр. Suomi, 1983; Gerlai & Csányi, 1990; Alados et al., 1996; Budaev, 1997; Budaev et al. 1999). Например, хаотичность поведения особенно выражена 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, такой как присутствие незнакомой рыбы или зеркального отображения конспецифичной особи.

Интересные результаты были получены при анализе изменений взаимосвязи между размером тела и темпераментом в онтогенезе. В течение первого тестирования, время проведенное вблизи новой рыбы или около зеркала, коррелировало с размером тела. 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. Однако, в возрасте 12 и 13.5 месяцев,

корреляции между поведенческими переменными и размером тела полностью исчезли. Таким образом, больший 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. Более мелкие особи могли быть относительно больше стрессированы в результате своего низкого статуса и постоянно находиться в более напуганном и менее агрессивном мотивационном состоянии. Однако, развитие устойчивых характеристик темперамента на более поздних стадиях онтогенеза и усиление их роли редуцирует взаимозависимость поведенческих тенденций и размера тела.

6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ТЕМПЕРАМЕНТА

6.1 Стратегии заботы о потомстве у восьмиполосой цихлазомы

Хорошо известно, что родительская забота эффективно способствует повышению приспособленности потомства (Alexander, 1974; Clutton-Brock, 1991; Dawkins, 1982). Поэтому механизмы, поддерживающие индивидуальные различия родительского поведения чрезвычайно интересны. В данной части работы были исследованы альтернативные тактики критического элемента родительской заботы – *компенсирующего поведения* – у самцов восьмиполосой цихлазомы, *Archocentrus octofasciatum*. Как правило, самки восьмиполосой цихлазомы позволяют самцам приближаться к кладке с икрой только на короткое время. Однако, вылупление предличинок сопровождается значительным увеличением локомоторной активности самки; тем самым сокращается время которое она проводит вблизи выводка. В результате этого, самец проводит намного больше времени около выводка на стадии предличинок, что корректирует уменьшение родительской заботы со стороны самки. Этот феномен был назван *компенсирующим поведением* (Зворыкин, 1995).

С помощью кластерного анализа и неметрического многомерного шкалирования были выделены две группы самцов, достоверно различающиеся по интенсивности компенсирующего поведения. Самцы из *Группы 1* весьма точно подстраивались к сокращению родительской заботы со стороны самок, возникающему вследствие ее опережающей активности, и проводили почти столько же времени вблизи выводка, ухаживая за ним, сколько самки на предыдущей и последующей стадиях развития потомства. Другие самцы (*Группа 2*) продемонстрировали значительно более низкий

уровень компенсирующего поведения. Кроме того, самцы Группы 2 проявляли существенно меньшую двигательную активность, чем самцы Группы 1, связанную с альтернативными типами охраны территории (патрулирование или неподвижное зависание над гнездом). Таким образом, две выявленные группы, по всей видимости, отражают альтернативные тактики, различающиеся по стилю и уровню родительского вклада. В то же время, никаких различий между представителями этих групп по степени интенсивности обеспечения потомства кормом выявлено не было.

Весьма вероятно, что описанные тактики сопровождаются сходными по величине суммарными репродуктивными затратами. В то же время, они могут различаться по величине родительских затрат на приплод (Winkler, 1987). В данном случае, самцы, проявляющие низкий уровень компенсирующего поведения, могут возмещать возможное уменьшение краткосрочного репродуктивного успеха, например, за счет снижения прочности связи в паре и более высокой частоты нерестов. Кроме того, низкий уровень компенсирующего поведения может представлять собой форму уклонения самца от "родительских обязанностей" (Zworykin, Budaev & Mochek, 1997).

6.2 Индивидуальные различия в обеспечении потомства кормом

Одним из элементов родительского поведения у некоторых цихлид Нового Света является взмучивание субстрата родителями. 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). В данной части исследования мы провели специальные эксперименты для оценки экологических причин значительной индивидуальной изменчивости этого поведения у чернополосой цихлазомы, *Archocentrus nigrofasciatum*.

Полученные данные подтвердили наличие устойчивых индивидуальных различий в частоте взмучивания у цихлид. Кроме того, наблюдалась достоверная положительная корреляция по частоте взмучивания между самцами и самками в пределах пар.

Анализ донного субстрата выявил два вида личинок *Chironomidae*, которые в значительной степени отличались по размеру. Мелкие экземпляры имели длину от 0.4 до 1.0 мм, в то время как крупные имели длину от 2.0 до 4.5 мм. Оказалось также, что процентное содержание мелких личинок было существенно выше в поверхностном слое грунта, а крупных личинок – в глубинном слое. Ни очередность, ни

местоположение взятия проб не влияли на распределение личинок. При анализе содержимого пищеварительных трактов мальков в них были обнаружены личинки *Chironomidae* обеих размерных категорий.

Специальный анализ показал, что "качество субстрата" не оказывает влияния на частоту взмучивания, рост мальков и содержимое их пищеварительного тракта на 20-й день экзогенного питания. В то же время, этот фактор имел тенденцию к позитивному влиянию на питание и рост мальков, достигших независимости от родителей и добывающих корм самостоятельно (45-й день экзогенного питания).

Большая интенсивность взмучивания субстрата родителями в период родительской заботы приводила к более высокому содержанию в рационе потомства энергетически выгодных, но практически недоступных малькам без помощи родителей крупных личинок *Chironomidae*, а также общего числа кормовых объектов и их суммарного объема. В свою очередь, это обуславливало более быстрый рост потомства. Таким образом, можно сделать вывод о том, что взмучивание субстрата реально повышает доступность корма для молоди и способствует ее быстрому.

Важная особенность была выявлена на этапе, следующем непосредственно за окончанием заботы о потомстве, когда мальки уже не получали дополнительного корма от родителей и питались самостоятельно. На этом этапе интенсивность взмучивания, осуществляемого в родительский период, уже не коррелировала с длиной мальков. Ее высокий уровень был связан с *сокращением* общего числа пищевых организмов в пищеварительных трактах мальков. Более того, мальки интенсивно роющих родителей характеризовались на этом этапе более *низкой* способностью к охоте на мелких личинок *Chironomidae*.

Выявленные закономерности указывают на чрезвычайно интересный 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 получают индивидуальный опыт поиска и охоты на мелких личинок, которые являются доступными для них без помощи родителей и составляют основу рациона. Таким образом, к концу периода родительской заботы, молодь более 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 перестают зависеть от особенностей обеспечения их кормом родителями (Zworykin, Budaev & Mochek, 2000).

6.3 Индивидуальные различия в пугливости зеленушек

Стайность играет важнейшую роль в жизни многих рыб (Радаков, 1972; Magurran, 1993; Pavlov & Kasumyan, in press). Поэтому изучение индивидуальных различий в проявлении стайного поведения весьма важно. Такое исследование было проведено на примере Черноморской глазчатой зеленушки, *Symphodus ocellatus*.

Были выявлены значительные индивидуальные различия в стайном поведении рыб в пределах двух исследованных местообитаний (галечниковая отмель и заросли цистозир): время, проведенное отдельными особями в стаях варьировало от 0 до 100%. Кроме того, оказалось, что в зарослях цистозир рыбы в среднем демонстрировали более выраженное стайное поведение. В обоих местообитаниях одиночные особи были значительно более активны.

В ходе дальнейшего анализа были отловлены одиночные и стайные особи зеленушки. Как показали измерения рыб, одиночные и стайные рыбы не различались по стандартной длине тела, однако они значительно различались по поведению в новой среде. Одиночные особи активно перемещались, а стайные особи демонстрировали сильную тенденцию к затаиванию у дна аквариума. В то время как ни одна из стайных особей не вышла в инспекционный отсек в течении 10 минут, одиночные зеленушки появились в нем за время от 18 с до 2 мин. Можно заключить поэтому, что стайные особи являются намного более пугливыми.

Адаптивное значение группового образа жизни хорошо известно. В целом, наиболее важными его выгодами являются облегчение обнаружения пищи и защита от хищников (Радаков, 1972; Герасимов, 1983; Pulliam & Caraco, 1984, Clark & Mangel, 1986; Pavlov & Kasumyan, in press). Однако, "стоимость" группового образа жизни и стайности в частности, включает эффект конкуренции с конспецифичными особями (Pitcher et al., 1986, Magurran & Bendelow, 1990, Magurran & Seghers, 1991; Budaev & Zworykin, 1998).

Поэтому одиночные особи глазчатой зеленушки должны в большей степени быть подвержены риску хищничества и конкуренции со стороны конспецифичных особей. С другой стороны, более высокая активность и исследовательское поведение

должно помогать этим рыбам обследовать бóльшую площадь за единицу времени и следовательно может помочь найти лучший кормовой участок.

Весьма важен и тот факт, что одиночные особи предпочитали галечниковую отмель, в то время как стайные – заросли макрофитов с большим количеством укрытий. Это свидетельствует в пользу важности использования различных ресурсов и ниш как важного адаптивного механизма, поддерживающего индивидуальную вариацию и полиморфизм поведения (Wilson, 1998).

7. РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ В ГРУППАХ МОЛОДИ ОСЕТРОВЫХ

Как известно, молодь осетровых в значительной степени питается бентосом (Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1964; Полянинова, 1968). 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 настоящего раздела было выяснение влияния размеров донного субстрата на поведение и, как следствие, на особенности роста молоди осетровых при содержании ее в искусственных условиях.

Две группы молоди осетровых – севрюги (*Acipenser stellatus*) и русского осетра (*A. gueldensitaedtii*) – подращивали в аквариумах, различающихся по площади дна. Для этого были изготовлены аквариумы специальной конфигурации, а также приспособление наподобие этажерки. Анализ данных позволил сделать вывод, что в опытах с севрюгой сокращение кормовой площади вело к почти полному прекращению роста. Еще более показательными оказались результаты экспериментов с молодью осетра. Анализ нелинейных моделей роста рыб ясно указывает на наличие конкуренции, экспоненциально усиливающейся по мере роста особей.

Как показали наблюдения за поведением молоди в аквариумах, значительную часть времени рыбы проводили на дне. При этом наблюдались большие различия этого показателя в зависимости от размеров субстрата и от трофического состояния рыб: на меньших площадях молодь проводила на дне значительно меньше времени, чем при больших. При этом крупные особи больше времени проводили на дне, чем мелкие, и это было сильнее выражено на меньших кормовых площадях.

При естественном стремлении молоди осетровых к контакту с субстратом в придонных слоях аквариумов создавалась повышенная плотность рыб, и здесь в силу их высокой плавательной активности наблюдалось большое число случайных столкновений между ними. В результате этого, более мелкие и возбудимые особи вытеснялись в средние и верхние слои воды. Как следствие, в искусственной группе сформировались две категории рыб³: одна, которая большую часть времени пребывает на дне, и другая, которая вынуждена значительную часть времени проводить в толще воды. Первые находились в выгодном пищевом положении, вторые были в значительной степени изолированы от донного субстрата. Это, а также повышенные энергозатраты при плавании в толще воды должны приводить к прогрессирующему отставанию в росте рыб второй категории.

Индивидуальные различия по возбудимости представляет весьма важную характеристику поведения в данном контексте. Наиболее возбудимые особи при столкновениях с другими с большей вероятностью поднимаются в толщу воды (см Будаев & Сбикин, 1989), что ставит их в весьма невыгодное положение при выращивании в условиях аквакультуры. В то же время, высокая возбудимость, по всей видимости, явно адаптивна для молоди осетровых в естественной среде, поскольку она помогает особям адекватно реагировать на приближающегося хищника, а также позволяет избегать столкновений с препятствиям. Невозбудимые особи, напротив, вероятно, являются менее адаптированными к жизни в естественных условиях.

Таким образом, подращивание в искусственных условиях создает наилучшие условия для невозбудимых особей, которые в то же время 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).

³ 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, см. стр. 9).

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

8.1 Сравнительная психология темперамента

Проведенный в рамках настоящей работы обзор литературы выявил существенное сходство характеристик темперамента у позвоночных разных групп. Результаты указывают на то, что по крайней мере два основных фактора темперамента являются в значительной степени общими для этих животных, от рыб до млекопитающих: (1) общая активность, склонность к исследовательскому поведению, импульсивность и общительность и (2) эмоциональность, подверженность страху и беспокойству. Более того, данные факторы оказываются в значительной степени сходны с факторами личности человека (см. Eysenck, 1970; Eysenck & Eysenck, 1985; Zuckerman, 1994a) – *Экстраверсией* и *Невротизмом*.

Это может указывать на существование генетических, физиологических, мотивационных и адаптивных механизмов, по видимому являющихся результатом консервативной 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" (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 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 (Buss, 1991; MacDonald, 1995; Segal & MacDonald, 1998; Budaev, 1999) показали, что и адаптивные механизмы, формирующие значительные различия характеристик личности у людей, весьма сходны с таковыми у других видов животных.

8.2 Экологическое значение темперамента

Основными экологическими причинами, поддерживающими сосуществование в популяции альтернативных стратегий поведения и особей с различными темпераментами, являются: (1) компромиссы между выгодами и затратами связанные с разными формами поведения, (2) частотно-зависимый отбор и (3) использование особями с разным темпераментом альтернативных ресурсов, например разных мест обитания (Lima & Dill, 1990; Clark & Ehlinger, 1987; Maynard Smith, 1982; Wilson, 1998; Wilson et al., 1994). Поэтому можно считать, что особенности индивидуальной вариации, в том числе и по темпераменту, могут представлять собой результат адаптивной эволюции.

Данные, полученные в настоящем исследовании, 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. Подобным образом, баланс выгоды (защита от хищников) и затрат (внутривидовая конкуренция) на стайное поведение может при определенных условиях приводить к возникновению значительных различий в проявлении этого поведения у разных особей. А тот факт, что смелые-одиночные и пугливые-стайные особи черноморской зеленушки предпочитают разные биотопы, говорит об участии и механизма дифференциации мест обитания. Наконец, в недавнем исследовании (Budaev, 1999) было показано, что значительная индивидуальная вариация по характеристикам личности *Уступчивость (Agreeableness)* и *Эмоциональная стабильность у людей (Homo sapiens)* поддерживается главным образом 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 следствием консервативной 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).

9. 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 родительской заботы рыб связаны с их темпераментом. Характеристиками темперамента, коррелирующими с высоким уровнем обеспечения кормом и некоторыми другими формами 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.

Особь, характеризующиеся высокой пугливостью, напротив, большую часть времени проводят в стаях и предпочитают заросли цистозир.

6. Размер кормовой площади играет важную роль в формировании конкурентных отношений в группах молоди осетровых при высокой плотности посадки. Предполагается, что искусственное подраживание создает наилучшие условия для невозбуждаемых 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.

10. ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. 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.
2. 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.
3. Будаев С.В. & Дзержинский К.Ф. (1992). Влияние мутности воды на элементы стайного поведения *Hemigrammus caudovittatus*. В кн. *Распределение и поведение рыб*. М.: ИЭМЭЖ, с. 132-144.
4. Мочек А.Д., Будаев С.В. (1993). Этологометрия фоновых прибрежных рыб Черного моря. *Вопросы ихтиологии*, 33, 258-263.

5. 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.
6. 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.
7. 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.
8. Budaev, S.V. (1995). "Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*). Abstr., XXIV International Ethological Conference, 10-17 August, Honolulu, USA, p.99.
9. Будаев С.В. (1995). EXPR: компьютерная система для регистрации поведения животных. *Журнал высшей нервной деятельности*. 45, 423-429.
10. 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.
11. Budaev, S.V. (1996). Does personality exist in animals? Abstr., ASAB Easter Meeting, 2-3 April, Bolton, UK.
12. Budaev, S.V. (1996). The statistical analysis of behavioural latency measures. Abstr., ASAB Easter Meeting, 2-3 April, Bolton, UK.
13. 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.
14. 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.
15. 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.
16. Budaev, S. V. (1997). The statistical analysis of behavioural latency measures. *ISCP Newsletter*, 14, No. 1, 1-4.

17. Budaev, S. V. (1997). Alternative styles in the European wrasse, *Symphodus ocellatus*: boldness-related schooling tendency. *Environmental Biology of Fishes*, 49, 71-78.
18. 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.
19. 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.
20. Budaev, S. V. & Zhuikov, A. Y. (1998). Avoidance learning and "personality" in the guppy *Poecilia reticulata*. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 92-94.
21. 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.
22. 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.
23. 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.
24. 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.
25. 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.
26. Budaev, S. V. (1999). Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis. *Personality and Individual Differences*, 26, 801-813.
27. 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.

28. 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.
29. 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.
30. 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 b.v.
31. 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*.
32. Budaev, S.V. (in press). The dimensions of personality in humans and other animals: a comparative and evolutionary perspective. *Psychonomic Bulletin and Review*.

11. РАЗРАБОТАННОЕ ПРОГРАММНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ⁴

1. Budaev, S.V. (1991–1993). EXPR: Компьютерная система для регистрации и анализа поведения животных. ОС: DOS.
2. Budaev, S.V. (1997). PARANAL: оценка оптимального количества факторов и психометрической адекватности выборки. ОС: Windows 95/98/NT/2000.
3. Budaev, S.V. (1998). Power Calculator: программа для интерактивного вычисления статистической мощности в корреляционных исследованиях. ОС: Windows 95/98/NT/2000.
4. Budaev, S.V. (1998). FACTROT: косоугольные и ортогональные вращения факторных осей. ОС: Windows 95/98/NT/2000.

⁴ Все программы могут быть бесплатно получены у автора диссертации: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр. 33, Москва, 117071; адрес электронной почты: budaev@irene.msk.ru