

На правах рукописи

ВОЛОДИН

Илья Александрович

**ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ
ПЕСЧАНОК В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ**

Специальность: 03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

1999

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных животных и общей экологии биологического факультета Московского Государственного Университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
ст. научный сотрудник **М.Е. Гольцман**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор **А.А. Никольский**

доктор биологических наук,
вед. научный сотрудник **И.И. Полетаева**

Ведущая организация: Институт Проблем Экологии и Эволюции им.
А.Н. Северцева РАН

Защита состоится 11 октября 1999 года в 17⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 053.05.34 в Московском Государственном Университете по адресу: 119899, ГСП, Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет МГУ, аудитория М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан “ _____ ” _____ 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

 Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Решение многих актуальных проблем современной биологии и, в частности, поведения, основано на сравнительном подходе, то есть на выявлении межвидовых или межпопуляционных различий. Это побуждает искать новые методические приемы сравнительного описания поведения. В последнее время, как альтернатива описанию отдельных видоспецифических стереотипных поз и демонстраций, “вкрапленных” в поведенческий континуум, разрабатываются методы описания поведения как непрерывного динамического процесса. Однако, трудоемкость анализа динамических характеристик поведения ограничивает использование этого подхода для межвидового сравнения поведения и требует разработки новых методических приемов, адаптированных к сравнительно-видовым исследованиям динамики поведения конкретных групп животных.

Использование методов количественного описания динамики поведенческих процессов позволяет по-новому подойти к изучению проблемы видовой специфики поведения. Очевидно, что условия среды по-разному влияют на поведение. Некоторые поведенческие характеристики значительно меняются, зато другие остаются неизменными под воздействием внешних условий. Актуальность выявления устойчивых видоспецифических поведенческих характеристик определяется тем, что только жестко закрепленные, неизменные особенности поведения отражают глубинные различия в поведенческих и, возможно, даже в физиологических процессах между видами или линиями животных. Следует ожидать, что именно эти поведенческие признаки могут быть генетически детерминированы. Проблема описания видовой специфики поведения также важна в связи с консервацией поведения при разведении животных в неволе.

Объектом исследования послужили большая (*Rhombomys opimus*) и монгольская (*Meriones unguiculatus*) песчанки, ведущие в природе семейно-групповой образ жизни, и одиночные полуденная (*Meriones meridianus*) и светлая (*Gerbillus perpallidus*) песчанки. Всесторонняя изученность экологии и поведения песчанок как в природе, так и в лабораторных условиях определяет выбор этой группы в качестве модельной для сравнительно-видовых исследований поведения.

Цель и задачи исследования. Целью работы было выявление видоспецифических особенностей поведения у четырех видов песчанок, многие поколения которых содержались в неволе, а также описание поведенческих механизмов, лежащих в основе видовых различий. Были поставлены следующие задачи:

1. Описать особенности размножения в лабораторных колониях и сравнить успешность адаптации к условиям неволи четырех видов песчанок.

2. Проанализировать видовые особенности влияния возраста, родства между партнерами, предшествующего репродуктивного опыта самок и сезона формирования пары на успешность размножения песчанок в неволе.

3. Провести сравнительно-видовой анализ динамики двигательного и акустического поведения песчанок во время агонистических взаимодействий, описать видоспецифические особенности стратегий агрессивной борьбы.

4. Сравнить кинематические характеристики движений песчанок разных видов.

5. Проследить связь между изменением структуры акустических сигналов защищающегося животного и напряженностью взаимодействий между партнерами.

Научная новизна. Впервые подробно описаны особенности содержания и размножения большой, монгольской, полуденной и светлой песчанок в лабораторных колониях. Разработаны и применены методы описания и сравнительного анализа динамических характеристик поведения при попарном ссаживании грызунов. Показано, что в результате адаптации к условиям неволи межвидовые поведенческие различия в репродуктивных показателях сглаживаются и видовая специфика поведения отчетливо выявляется только при тонком анализе динамики поведенческих процессов. Обнаружено, что основа видовой спецификации поведения сохраняется неизменной при длительном разведении песчанок в условиях неволи. Полученные результаты подтверждают гипотезу, что видовая специфика поведения изученных видов связана с различиями в поведенческих механизмах, определяющих степень зависимости от социальных факторов.

Практическое значение работы. Результаты описания демографии лабораторных популяций имеют важное практическое значение для планирования зоотехнической работы с лабораторными коллекциями песчанок и для оценки перспективы введения в культуру новых видов грызунов. Разработанные методы описания динамики поведения могут быть использованы во всех областях, где необходима объективная оценка поведенческого процесса - в физиологии высшей нервной деятельности, психофармакологии, генетике поведения и других дисциплинах.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на Всесоюзном совещании по коммуникативным механизмам регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Москва, 1988); на Международном совещании "Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье" (Москва, 1995); на 5-й международной конференции "Rodens & Spatium" (Марокко, 1995); на Евро-Американском маммалогическом конгрессе (Испания, 1998); на 6-й международной конференции "Rodens & Spatium" (Израиль, 1998); на VI съезде Териологического общества РАН (Москва, 1999); на семинаре отдела научных исследований Московского

зоопарка (Москва, 1999); на заседании кафедры зоологии позвоночных животных и общей экологии биологического факультета МГУ (Москва, 1999).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе одна монография, еще одна статья находится в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав и обсуждения и выводов. Общий объем составляет 232 страницы, из них 137 страниц основного текста, иллюстрированного 44 таблицами и 46 рисунками. Список литературы включает 234 названия, из них 83 - на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении подробно рассмотрены традиции эколого-поведенческих исследований песчанок, обоснован выбор этой группы в качестве объекта исследования. Разобраны традиционный и некоторые современные подходы к описанию видовой специфики поведения, показана перспективность методов анализа динамики поведенческих процессов. Рассмотрены преимущества и ограничения проведения экспериментальных работ с содержащимися в неволе животными для анализа межвидовых различий в поведении, описана специфика вивариев Московского зоопарка и биофака МГУ. Формулируется цель и задачи исследования.

Для выявления видовых особенностей поведения были обработаны 11-летние данные по размножению песчанок в неволе, а также проведен ряд экспериментальных исследований, моделирующих агонистическое поведение между самцами-конспецификами. Это позволило провести сравнительный анализ поведения на двух уровнях: на уровне репродуктивных характеристик лабораторных популяций, и на уровне тонкой структуры и динамики агонистических взаимодействий и кинематики движений.

ГЛАВА 1. Биология, размножение и пространственно-этологическая структура поселений песчанок в природе

На основе литературных данных подробно описаны особенности биологии четырех видов песчанок - большой, монгольской, полуденной и светлой в природе: ареалы, биотопическая приуроченность поселений, активность в течение суток, питание и кормовая специализация, пространственно-этологическая структура поселений и механизмы ее поддержания, особенности размножения (сезонная динамика, длительность беременности, среднее число эмбрионов и детенышей в выводках, количество пометов в течение года, участие молодых в размножении и т.п.).

Показано, что эти виды существенно различаются по своей поведенческой экологии. Большая и монгольская песчанки ведут семейно-групповой образ жизни, основными элементами которого являются защита территории семейного участка, постоянство парных связей между партнерами и длительное нахождение подросших молодых с родителями. Полуденная и, по некоторым данным, также и светлая песчанки одиночны: участки самцов и самок перекрываются, парные связи между ними не формируются, партнеры активно избегают встреч друг с другом, детеныши покидают родительский участок в месячном возрасте. Также рассмотрены некоторые литературные сведения по размножению этих видов в лабораторных условиях.

ГЛАВА 2. Особенности содержания и размножения песчанок в лабораторных колониях

В этой главе приведены результаты сравнительно-видового анализа обширного оригинального материала по содержанию, размножению и продолжительности жизни большой, монгольской, полуденной и светлой песчанок в вивариях Московского зоопарка и биологического факультета МГУ, собранного за 11-летний период с 1984 по 1996 годы. Объем материала приведен в таблице 1.

В повидовых очерках описаны различные демографические и репродуктивные показатели лабораторных популяций этих видов песчанок, в частности - особенности содержания в парах и группах; возможные причины снижения численности лабораторных популяций; способы стимуляции размножения; сезонность размножения; способы формирования пар и вероятность их распада из-за агрессии в течение 7 дней после формирования; вероятность размножения пар в течение года после формирования; величины интервалов от момента формирования пары до рождения первого выводка и интервалов между последующими выводками; среднее и максимальное количество детенышей в выводке; соотношение полов и процент детенышей, выживших до месячного возраста; корреляция между возрастом самки и количеством родившихся и выживших детенышей; репродуктивный потенциал самок (время наступления половозрелости, продолжительность периода детородной активности); средняя и максимальная продолжительность жизни в неволе; динамика смертности песчанок по месяцам (в течение первого года жизни) и по годам; возможные причины и сезонность падежа.

В вивариях песчанок содержали парами или группами в небольших клетках площадью $1/4 \text{ м}^2$ или менее. Высокая плотность приводила к увеличению частоты контактов, на песчанок также действовали сильные

Таблица 1. Направления исследования и объем проанализированного материала.

Направления исследования	Методы анализа	Проанализированный материал	Объем материала			
			R.op.	M.u.	M.m.	G.p.
Анализ особенностей размножения	обработка данных по репродукции за 1984-1996 гг	сформированных пар	104	112	161	191
		выводков	95	405	280	268
		детенышей	335	1617	830	842
Структура и динамика агрессивных взаимодействий	анализ видеозаписей, временные срезы через 1 сек	опытов / животных	21 / 15	26 / 26		21 / 20
		фрагментов взаимодействий (секунд)	34022	29856		15308
		взаимодействий	355	781		331
		промежутков между взаимодействиями	340	760		301
		форм поведения	1446	5908		2704
		секунд со звуками	7757			6016
Кинематика движений	покадровый анализ видеозаписей	опытов / животных		8 / 6	9 / 6	
		фрагментов движений		1064	1108	
Ситуативные изменения звуков	спектрографический анализ	опытов / животных	17 / 12			
		звуков	2211			

Примечание. Обработка материала была проведена с использованием электронных баз данных PARADOX, QPRO и EXCEL, статистическая обработка проводилась в пакете непараметрической статистики программы STATISTICA. Оценку достоверности различий пар вероятностей осуществляли с помощью критерия Уайта, сравнение выборочных совокупностей проводили по критерию Манн-Уитни, критерию знаков и критерию Вилкоксона для сопряженных рядов, корреляцию рассчитывали по критерию Спирмена.

запаховый и акустический фон помещения с животными. Таким образом, в неволе всем видам песчанок пришлось адаптироваться к среде с более высокой социальной плотностью по сравнению с естественной для вида.

Для сравнения успешности адаптации видов к условиям неволи было отобрано и проанализировано 12 параметров, отражающих особенности репродуктивного и социального поведения каждого из видов песчанок (таблица 2). Успешность адаптации оценивали в баллах от 1 до 6, где 1 соответствовала наилучшей, а 6 - наихудшей адаптации среди сравниваемых видов и подвидов песчанок. К примеру, чем лучше вид адаптировался к условиям лабораторного содержания, тем выше была вероятность размножения пары в течение года, короче латентный период до рождения первого выводка, больше средний и максимальный размеры выводка, больше продолжительность жизни и т.п. Парное сравнение видов песчанок по критерию Вилкоксона нигде не показало достоверных различий, что свидетельствует о том, что успешность адаптации разных видов к условиям неволи не различалась.

Важно подчеркнуть, что первоначально различающиеся по социальной экологии виды в неволе начали вести одинаковый, семейно-групповой образ жизни. На примере одиночной светлой песчанки был прослежен процесс постепенного приспособления системы размножения к условиям парного содержания. В первые четыре года разведения светлых песчанок выводок пропадал более чем в половине случаев, если самца не отсаживали от самки во время ее беременности. Основной причиной гибели детенышей было нарушение материнского поведения - либо самка съедала выводок сразу же после родов, либо она не кормила детенышей, и они постепенно погибали в течение 3-5 дней. Однако, через 4 года разведения в неволе у большинства пар детеныши стали вырастать и при наличии обоих родителей в клетке. Одновременно нами были зафиксированы первые случаи появления и успешного выкармливания второго выводка без отсадки предыдущего. Через 6 лет выживаемость выводков при содержании самок поодиночке, в парах с самцом, и в группах перестала различаться (100%, 82,1% и 88,9% соответственно, различия недостоверны).

Таким образом, все четыре вида песчанок, несмотря на существенные различия в образе жизни и репродуктивной биологии в природе, в лабораторных условиях успешно адаптировались к содержанию в небольших клетках, кормлению концентрированными кормами и перешли к размножению в парах и группах.

Таблица 2. Успешность адаптации разных видов песчанок к условиям неволи. Вверху - значения, внизу - баллы. 1 - наилучшая адаптация; 6 - наихудшая адаптация. R.op - большая песчанка; M.u - монгольская песчанка; M.m.n - полуденная песчанка, калмыцкий подвид; M.m.p - полуденная песчанка, туркменский подвид; M.m.u - полуденная песчанка, монгольский подвид; G.p - светлая песчанка.

Параметры	Размерность	R.op	M.u	M.m.n	M.m.p	M.m.u	G.p
Вероятность размножения пары в течение года	%	82,6 3	98,3 1	81,3 4	78,1 5	48,5 6	90,0 2
Медиана латентного периода до 1 выводка	дней	60,5 4	49,5 1	145,0 6	57,5 2	94,5 5	60,0 3
Средний размер выводка	детен.	3,65 2	4,21 1	2,63 6	3,36 3	2,88 5	3,22 4
Максимальный размер выводка	детен.	8 2	10 1	7 4	7 4	7 4	6 6
Медиана интервала между выводками	дней	55,0 2	68,5 6	52,5 1	59,0 3	66,0 5	61,0 4
Выживаемость детенышей	%	60,0 4	52,0 6	67,3 3	69,3 2	79,8 1	55,9 5
Средняя продолжительность жизни, самцы	мес	16,6 4	15,7 6	17,7 2	16,1 5	24,7 1	17,2 3
Средняя продолжительность жизни, самки	мес	14,7 6	15,8 5	23,8 2	15,9 4	24,3 1	17,9 3
Максимальная продолжительность жизни, самцы	мес	61 1,5	50 4,5	50 4,5	54 3	61 1,5	45 6
Максимальная продолжительность жизни, самки	мес	55 2,5	49 4	59 1	55 2,5	47 5	41 6
Падеж из-за агрессии, самцы	%	0 1	30,0 6	15,8 4	11,1 3	5,0 2	24,4 5
Падеж из-за агрессии, самки	%	0 1,5	24,4 6	8,6 4	3,3 3	0 1,5	13,0 5

ГЛАВА 3. Факторы, влияющие на успешность размножения песчанок в неволе

На материале предшествующей главы был проведен анализ влияния возраста, родства между партнерами, предшествующего репродуктивного опыта самок и сезона формирования пары на успешность размножения большой, монгольской, полуденной и светлой песчанок в неволе. Для

межвидового сравнения успешности размножения были использованы два параметра: вероятность размножения пары в течение первого года после формирования (доля пар, размножившихся в течение года после формирования, от суммарного числа сформированных пар) и длительность латентного периода от момента формирования до рождения первого выводка.

По большинству исследованных параметров достоверных различий обнаружено не было, за исключением нескольких показателей. Так, у самок больших и монгольских песчанок, возраст которых на момент формирования пары составлял менее 100 дней, наблюдалась достоверно более низкая вероятность размножения, чем у взрослых самок. Ранее рожавшие самки приносили выводки достоверно раньше репродуктивно неопытных только у светлых песчанок. Для пар больших и монгольских песчанок, сформированных в 4 квартале года, была характерна достоверно более длительная задержка начала размножения. Родство между партнерами не оказывало влияние на вероятность размножения ни у одного вида песчанок.

В целом, эти данные подтверждают, что в результате длительного разведения в неволе видов песчанок с первоначально различными системами размножения происходит сглаживание межвидовых различий в репродуктивных показателях. Этот эффект может представлять собой ответ на специфический комплекс условий неволи, включающий влияние сильно обедненной среды наряду с практически полной невозможностью ее контроля.

ГЛАВА 4. Сравнительно-видовой анализ пространственно-временного рисунка взаимодействий песчанок при агонистическом поведении

В этой главе приведены результаты межвидового сравнения структуры и динамики агонистических взаимодействий у больших, монгольских и светлых песчанок. Выбор для анализа динамических характеристик поведения был обусловлен тем, что этограммы у сравниваемых видов песчанок различаются незначительно, а частота и направленность контактов во многом зависит от состава групп, длительности их существования и сиюминутных отношений между животными (Попов, 1986, 1988; Борисова, 1990). Между тем, межвидовые различия в поведении могут определяться не только комплексами стереотипных демонстраций, которые “вкраплены” в поведенческий континуум, но проявляются и в самом рисунке континуума (Golani, 1976; 1992; Moran et al., 1981; Yaniv, Golani, 1987 и др.).

В опытах участвовали только песчанки лабораторного разведения. Парные ссаживания неродственных и незнакомых между собой самцов-конспецификов проводили на “нейтральной территории” в камере из текстолита (76,5x58x65 см) с прозрачной передней стенкой. Проигравших животных повторно в опытах не использовали. Продолжительность опытов составляла 30 минут для больших и монгольских и 15 минут для светлых

песчанок. Перемещения и взаимодействия песчанок записывали на две синхронизированные видеокамеры, установленные сверху и сбоку.

Видеозаписи опытов были расшифрованы методом временных срезов с шагом в 1 сек (Altmann, 1974). Регистрировали дистанцию между партнерами в корпусах, инициацию изменения дистанции и формы поведения обоих животных. Выделяли нейтральные, агрессивные, защитные и несоциальные формы поведения, всего 29 различных форм. Агрессивные формы поведения по степени напряженности отношений между партнерами были подразделены на три группы: слабой напряженности, включающей разные формы дистантных угроз; средней напряженности, включающей различные варианты контактных угроз; и сильной напряженности, состоящей из элементов прямой агрессии (атаки, схватки и преследования). Количество проанализированного материала приведено в таблице 1.

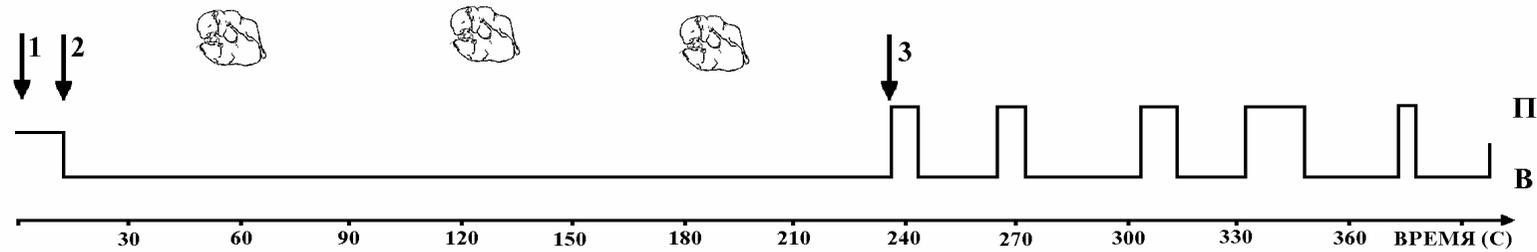
После ссаживания песчанки всех трех видов одинаково быстро вступали в агрессивное взаимодействие (различия недостоверны) (рис. 1). После периода обоюдной борьбы у всех трех видов устанавливалась устойчивая асимметрия между партнерами - один из противников (победитель) продолжал угрожать и атаковать, в то время как другой (побежденный) только защищался, принимал позы подчинения и спасался бегством. Период взаимного противостояния партнеров до установления асимметрии у больших песчанок был достоверно длиннее, чем у монгольских и светлых (медианы = 214, 12 и 6 с соответственно). Длительность этого периода у монгольских и светлых песчанок не различалась, однако монгольские песчанки, как и большие, не признавали себя побежденными без одной или нескольких схваток с противником, тогда как светлые в 18% случаев сдавались после первых угроз, а в остальных опытах для установления асимметрии потребовалась всего одна схватка.

После установления асимметрии суммарное количество времени, затрачиваемое на агрессивные взаимодействия, убывает в ряду большие - монгольские - светлые песчанки. Агрессивные взаимодействия занимают соответственно 62%, 54% и 44% времени опыта (различия достоверны). Однако, напряженность агрессивных взаимодействий изменяется у этих видов в обратном направлении: прямая агрессия занимает у больших песчанок достоверно меньше времени, чем у монгольских, а у монгольских меньше, чем у светлых (соответственно 1,4%, 6,4% и 10,3% времени). Дистантные и контактные угрозы встречаются в течение 60,9% времени у больших, 47,4% времени у монгольских и 33,8% времени у светлых песчанок (все различия достоверны).

Длительность агрессивных взаимодействий у больших песчанок достоверно больше, чем у монгольских и светлых, а у двух последних видов достоверно не различается. Длительность промежутков между взаимодействиями у монгольских песчанок достоверно меньше, чем у

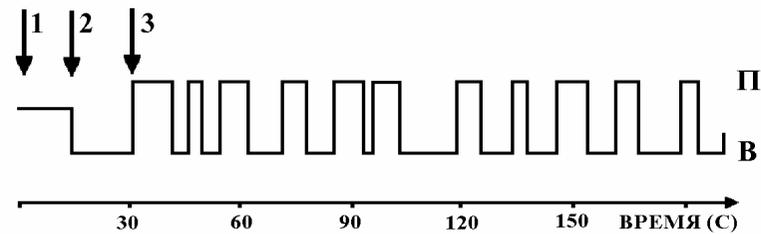
РИТМИКА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

БОЛЬШИЕ ПЕСЧАНКИ



МОНГОЛЬСКИЕ ПЕСЧАНКИ

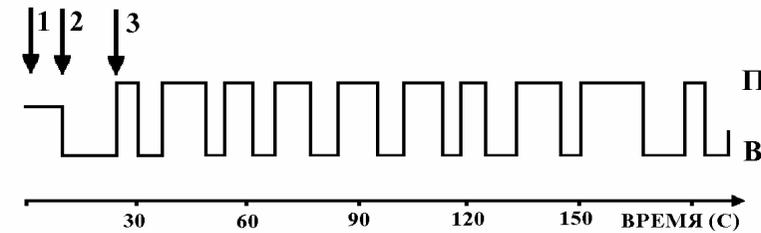
- ↓¹ ССАЖИВАНИЕ ПАРТНЕРОВ
- ↓² ПЕРВАЯ АГРЕССИЯ
- ↓³ УСТАНОВЛЕНИЕ АСИММЕТРИИ



СВЕТЛЫЕ ПЕСЧАНКИ

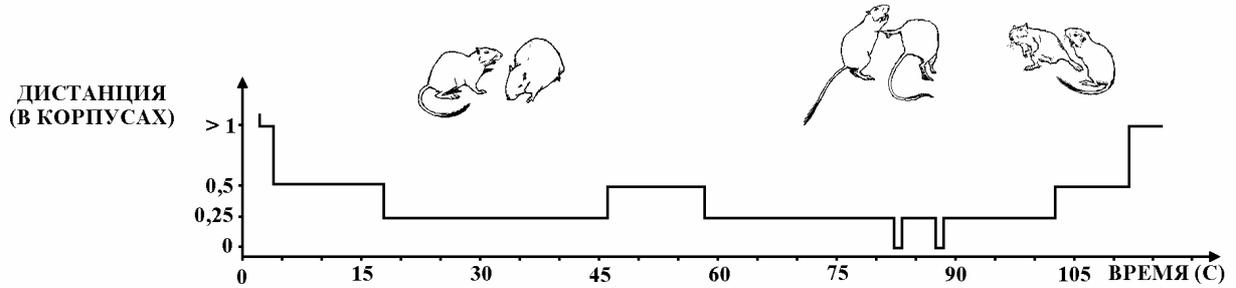
В - ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ

П - ПРОМЕЖУТОК МЕЖДУ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯМИ

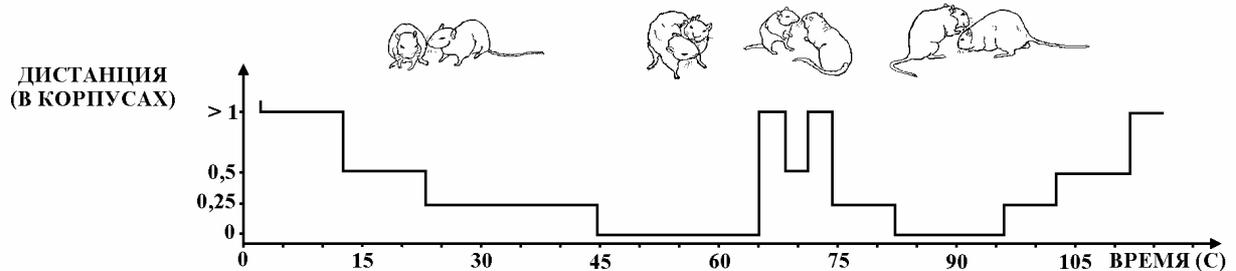


ДИНАМИКА ДИСТАНЦИЙ ВО ВРЕМЯ ОДНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

БОЛЬШИЕ ПЕСЧАНКИ



МОНГОЛЬСКИЕ ПЕСЧАНКИ



СВЕТЛЫЕ ПЕСЧАНКИ

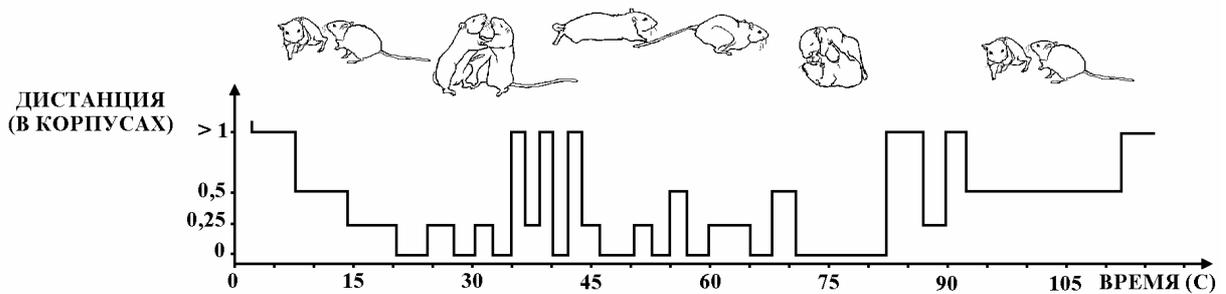


Рис. 2. Динамика дистанций у больших, монгольских и светлых песчанок во время взаимодействия.

Рис. 1. Периоды до установления асимметрии и ритмика агрессивных взаимодействий больших, монгольских и светлых песчанок.

светлых и не отличается от таковой у больших. У больших и светлых песчанок продолжительность промежутков между взаимодействиями достоверно не различается. Соответственно, частота агрессивных взаимодействий у больших песчанок составляет 0,673 взаимодействий в минуту, что достоверно меньше, чем у монгольских (1,565 взаим/мин) и у светлых песчанок (1,304 взаим/мин), а у двух последних видов не различается (рис. 1).

В промежутках между взаимодействиями динамика дистанций между партнерами не различается у всех трех видов. Партнеры стремятся находиться на максимально возможном расстоянии друг от друга, отдавая предпочтение противоположным углам и сторонам камеры, причем стремятся поддерживать максимальные дистанции достоверно дольше случайного. Напротив, во время взаимодействий динамика дистанций принципиально различается (рис. 2).

Во время взаимодействий большие песчанки используют преимущественно дистанции 0,5 и 0,25 корпусов, а монгольские и светлые предпочитают взаимодействовать на дистанции тактильного контакта. Частота перемены дистанции во время взаимодействий наименьшая у больших и наибольшая у светлых песчанок. Частота смены форм поведения также наименьшая у больших и наибольшая у светлых песчанок; монгольские песчанки в обоих случаях занимают промежуточное положение (во всех случаях все различия между видами достоверны). Нарастание напряженности во время взаимодействия от дистантных угроз через контактные угрозы к прямой агрессии у больших песчанок опять же происходит наиболее медленно по сравнению с двумя другими видами.

Для больших песчанок во время взаимодействий характерны длительные замирания обоих партнеров, во время которых и дистанция и конфигурация тел остается неизменной (рис. 2). Суммарно большие песчанки проводят в неподвижности более 80% времени взаимодействий. Наоборот, взаимодействующие светлые песчанки буквально “пляшут” друг вокруг друга, меняя дистанцию каждую вторую секунду взаимодействия. Даже в те секунды, когда дистанция не меняется, светлые песчанки в половине случаев синхронно двигаются друг относительно друга и только 26% времени взаимодействий проводят во взаимном замирании. Динамика дистанций у монгольских песчанок промежуточна между большими и светлыми: 39% времени партнеры проводят в неподвижности, 22% времени синхронно двигаются и в 39% времени дистанция между ними меняется (все различия между видами достоверны).

У больших и монгольских песчанок побежденные партнеры достоверно чаще способны самостоятельно инициировать начало и особенно окончание агрессивного взаимодействия, убегая или спокойно удаляясь от угрожающего победителя. Напротив, агрессивные взаимодействия у светлых

песчанок оканчиваются только тогда, когда двигательная активность побежденного оказывается полностью подавленной. Вместе с тем, агрессивные взаимодействия больших песчанок приводят к достоверно более значительному подавлению двигательной активности в промежутках между взаимодействиями как побежденных партнеров, так и победителей, по сравнению с монгольскими и особенно со светлыми песчанками.

Перечисленные выше различия в динамике дистанций и ритмике взаимодействий позволили описать видовые стратегии агрессивной борьбы. Большие песчанки используют стратегию затягивания взаимодействий, демонстрируя практически исключительно слабые по напряженности формы дистантных угроз, изредка прерываемые короткими блоками контактных угроз или прямой агрессии. Для этого вида характерны длительные неподвижные взаимные противостояния партнеров на небольшом расстоянии друг от друга и медленное нарастание напряженности в процессе взаимодействия. Агрессивные взаимодействия больших песчанок не вызывают существенного подавления социальной активности побежденного, однако, приводят к заметному снижению двигательной активности обоих партнеров в промежутках между взаимодействиями.

Взаимодействия монгольских песчанок существенно короче и протекают в основном в тактильном контакте между особями. Партнеры либо замирают в стойках угрозы, либо одновременно перемещаются, сохраняя конфигурацию тел неизменной друг относительно друга. Частота взаимодействий у этого вида наибольшая за счет сокращения как длительности самих взаимодействий, так и промежутков между ними. Частота смены блоков форм и отдельных форм поведения в течение взаимодействий также очень высока, а нарастание напряженности во время взаимодействия происходит быстрыми темпами. Как и у больших песчанок, агрессивные взаимодействия монгольских песчанок не приводят к существенному подавлению социальной активности побежденного, однако, в отличие от них, двигательная активность партнеров в промежутках между взаимодействиями поддерживается на достаточно высоком уровне.

Светлые песчанки, как и монгольские, быстро сближаются до тактильного контакта, однако их взаимодействия протекают гораздо более жестко. Побежденный все время стремится разорвать контакт, что, однако, в условиях эксперимента влечет за собой возникновение прямой агрессии и новый виток в развитии взаимодействий. Это приводит к тому, что контактирующие зверьки буквально “пляшут” друг вокруг друга, с высокой частотой меняя дистанцию и формы агрессивного поведения. Социальная активность побежденного партнера почти полностью ингибирована, однако двигательная активность в промежутках между взаимодействиями сохраняется на высоком уровне.

Поскольку агрессивную борьбу можно рассматривать как взаимное психологическое противостояние партнеров (Гольцман, 1984; Гольцман и др., 1994), то найденные межвидовые различия интересно обсудить с точки зрения устойчивости к подавляющему воздействию партнера. Чем длительнее борьба, тем большая устойчивость к подавляющему воздействию противника требуется от участников. Такая гипотеза позволяет рассматривать причины межвидовых различий в динамике агонистического поведения как результат различной резистентности к подавлению активности. Исходя из видовых стратегий агрессивной борьбы можно предположить, что наибольшей способностью противостоять психологическому давлению оппонента обладают большие песчанки, наименьшей - светлые, а монгольские занимают промежуточное положение.

Увеличение устойчивости к подавляющему воздействию партнера может быть одним из механизмов, способствующих приспособлению животных к существованию в более плотной социальной среде (Гольцман и др., 1994). Видоспецифический уровень социальной плотности в природных поселениях изученных видов песчанок хорошо согласуется с обнаруженными различиями в устойчивости к социальной ингибции.

Высокий уровень социальной плотности может поддерживаться за счет увеличения стимуляции, исходящей от социального партнера (Попов, 1986; Попов, Чабовский, 1995). В частности, это может выражаться в большем стремлении к контактам с конспецификами, что, в свою очередь, может вызывать увеличение длительности и(или) частоты взаимодействий (Роров et al., 1995; Попов, Воцанова, 1996). Так, по нашим данным, побежденные партнеры у большой и монгольской песчанок проявляют большее стремление к контактам с победителем, чем у светлой песчанки. Большие песчанки затрачивают на агрессивные взаимодействия наибольшее количество времени, монгольские - несколько меньше, а светлые - меньше всех из сравниваемых видов. Этот результат у более "социальных" видов достигается за счет использования различных механизмов увеличения суммарного времени контактов - большая песчанка идет по пути удлинения отдельного взаимодействия, монгольская - по пути увеличения частоты коротких взаимодействий.

ГЛАВА 5. Сравнительно-видовой и ситуативный анализ кинематических характеристик движений песчанок

Межвидовые различия в поведении песчанок проявляются не только в структуре и динамике агрессивных взаимодействий, но и в динамике исполнения самих поведенческих актов, в первую очередь - во временных характеристиках различных движений. Для исследования межвидовых различий в скоростных характеристиках движений во время перемещений были выбраны монгольские и полуденные песчанки. Представители этих

видов похожи по размерам и внешнему виду (Павлинов и др., 1990); поведенческие репертуары обоих видов, и в частности поведенческие взаимодействия, очень сходны (Попов, 1988). Тем не менее, различия в поведенческих актах не только существуют, но и заметны невооруженным глазом. Общие конфигурации “законченных” движений и поз, описания которых составляют основу этограммы, у обоих видов мало различимы, но различия во временных характеристиках движений хорошо заметны: движения полуденных песчанок кажутся более быстрыми и реактивными, чем движения монгольских.

В опытах были использованы взрослые, половозрелые самцы полуденных и монгольских песчанок 4-5 поколений в неволе. Парные 10-минутные ссаживания конспецификов проводили на нейтральной территории в камере из текстолита (76,5x58x65 см) с прозрачной передней стенкой. Взаимодействия животных всегда развивались по одной и той же схеме: после краткого периода знакомства с камерой песчанки начинали обследовать друг друга. Контакты между партнерами были либо мирными (разные виды обнюхиваний), либо слабоагрессивными (угрожающие и защитные стойки); сильной агрессии с преследованиями и схватками не наблюдали ни разу. Перемещения и взаимодействия песчанок записывали на две синхронизированные видеокамеры, установленные сверху и сбоку.

Локомоция обоих видов представляла собой серии коротких перемещений, перемежающихся остановками. Для каждого из партнеров при покадровом анализе видеозаписей измеряли: 1. время от начала движения из состояния покоя до достижения максимальной скорости перемещения; 2. величину максимальной скорости; 3. ускорение при начале движения. Все измерения проводили для двух точек тела животного - носа и холки. Одновременно регистрировали форму поведения и направленность движения. Всего в обработку было включено 2172 начала движения (или рывка): 1108 для полуденных и 1064 для монгольских песчанок (таблица 1).

Сравнивали пять пар ситуаций: при агрессивном и при защитном поведении; вне контактов и при контактах; при мирных контактах и при агонистических контактах; при приближении к партнеру и при удалении от партнера; при приближении во время нападения и при удалении во время защиты. Первые ситуации в парах квалифицировали как менее напряженные, а вторые - как более напряженные. При сравнительном анализе ситуаций было установлено, что у обоих видов более напряженные ситуации характеризуются достоверно большими максимальными скоростями при начале движения и достоверно большими продолжительностями периодов, за которые эти скорости достигаются. Средние ускорения от начала движения до достижения максимальной скорости, однако, не показали четкой зависимости от напряженности ситуации ни у того, ни у другого вида.

Напротив, при межвидовом сравнении было найдено, что скоростные и временные характеристики движений у обоих видов достоверно неразличимы, но зато ускорения практически во всех ситуациях достоверно больше у полуденных песчанок (таблица 3). Таким образом, именно ускорения, а не максимальные скорости, создают внешнее впечатление большей реактивности полуденных песчанок. Обнаруженные различия хорошо согласуются с предположением о большей чувствительности к социальной стимуляции полуденных песчанок по сравнению с монгольскими.

Таблица 3. Различия между значениями параметров рывков полуденных (п) и монгольских (м) песчанок в различных ситуациях. V_{max} - максимальная мгновенная скорость; t_1 - время от начала движения носа животного до достижения V_{max} ; t_2 - время от начала движения холки животного до достижения V_{max} ; a_1 - среднее ускорение от начала движения носа животного до достижения V_{max} (V_{max}/t_1); a_2 - среднее ускорение от начала движения холки животного до достижения V_{max} (V_{max}/t_2).

Контекст, в котором происходил рывок	Параметры				
	V_{max}	t_1	t_2	a_1	a_2
	п - м	п - м	п - м	п - м	п - м
При мирных контактах	-	-	-	>***	>*
При агрессивном поведении	-	-	-	-	>*
При защитном поведении	-	-	-	>*	>*
Вне контактов	-	-	<***	>***	>***
При приближении	-	-	-	-	-
При удалении	-	-	-	>***	>***
При приближении в агрессивном контексте	-	-	-	>*	>*
При удалении в защитном контексте	-	-	-	-	>***
Все суммарно	>*	-	<***	>***	>***

Примечание: знак > (или <) означает, что значение параметра у полуденных песчанок больше (или меньше) аналогичного значения параметра у монгольских песчанок; * - различия достоверны, $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$; прочерк - отсутствие достоверных различий.

ГЛАВА 6. Звуковая активность при агонистических взаимодействиях у больших и светлых песчанок

Межвидовые различия могут быть обнаружены в динамике не только двигательного, но и акустического поведения песчанок. Было проведено сравнение звуковой активности больших и светлых песчанок во время агонистических взаимодействий в экспериментальных условиях. У этих двух

видов песчанок, в отличие от представителей рода *Meriones*, сопровождающие оборонительное поведение акустические сигналы лежат в звуковом диапазоне (Гольцман и др., 1977). В основу работы был положен анализ акустической активности побежденного в зависимости от напряженности взаимодействий и дистанции между партнерами.

Процедура проведения опытов была аналогична описанной в Главе 4. Анализировали поведение партнеров после установления асимметрии победитель-побежденный. Победитель никогда не кричал, только иногда стучал зубами при угрозах в адрес побежденного, тогда как движения побежденного часто сопровождалось звуками оборонительного репертуара.

В ходе обработки видеозаписей с использованием метода временных срезов с интервалом в 1 секунду (Altmann, 1974) регистрировали дистанцию между партнерами в корпусах и форму поведения победителя; а используя метод “все или ничего” (“one-zero”) (Altmann, 1974) в течение каждой секунды отмечали наличие или отсутствие криков побежденного (таблица 1).

После установления асимметрии вероятность акустической активности побежденного у светлых песчанок достоверно превышает таковую у больших. Светлые песчанки кричат в течение 39,3% времени опытов, тогда как большие - только в течение 22,8% времени.

Это связано с тем, что большие песчанки достоверно реже, чем светлые кричат при угрожающих демонстрациях. Только прямые агрессивные действия с высокой вероятностью сопровождаются криками побежденного у больших песчанок, причем именно в этой ситуации достоверных различий между ними и светлыми песчанками не наблюдается. А поскольку все контактные и подавляющее большинство дистантных угроз происходит на дистанции $\leq 1,5$ корпуса между партнерами (Глава 4), акустическая активность больших песчанок на этих дистанциях также достоверно ниже, чем у светлых. Однако, на больших дистанциях (≥ 2 корпусов) и при отсутствии взаимодействий большие песчанки кричат с достоверно большей вероятностью, чем светлые. Кроме того, вероятность акустической активности побежденных больших песчанок при отсутствии агрессивных взаимодействий и на дистанции ≥ 2 корпусов достоверно выше, чем при дистантных и контактных угрозах и при дистанциях 0 и 0,25 корпусов между партнерами соответственно.

Межвидовые различия были обнаружены и в направленности изменения вероятности акустической активности побежденного в зависимости от дистанции и напряженности борьбы. У светлых песчанок при сокращении дистанции между партнерами и увеличении напряженности взаимодействий вероятность звуковой активности побежденного линейно возрастала, а у больших в этих ситуациях происходило ее скачкообразное снижение.

Известно, что крики побежденных песчанок часто совпадают с движениями победителя или самого побежденного (Гольцман и др., 1977). У светлых песчанок провоцирующие крики движения партнеров друг

относительно друга чаще встречаются во время взаимодействий, а у больших - в перерывах между ними. Кроме того, большие песчанки поддерживают дистанцию и конфигурацию тел неизменной во время агрессивных взаимодействий втрое чаще, чем светлые (Глава 4). Таким образом, межвидовые различия в динамике акустического поведения отражают видоспецифические особенности ритмики взаимодействий больших и светлых песчанок, которые, в свою очередь, связаны с различиями в резистентности к подавлению активности у сравниваемых видов песчанок.

ГЛАВА 7. Ситуативные изменения структуры звуков больших песчанок при оборонительном поведении

В предыдущей главе были рассмотрены межвидовые различия в вероятности акустической активности побежденного при агонистических противостояниях у больших и светлых песчанок. Однако, причинные механизмы этих различий остаются скрытыми без количественного анализа структурных характеристик и оценки использования сигналов разных типов в различных ситуациях. В данной главе проведен анализ структуры и встречаемости оборонительных сигналов, издаваемых защищающимся животным, в зависимости от напряженности ситуации, оцениваемой по дистанции между партнерами и ориентации внимания побежденного у большой песчанки.

Попарные 20-минутные ссаживания проводили в камере из текстолита (76,5x58x65 см) с прозрачной передней стенкой. Поведение песчанок регистрировали с помощью двух видеокамер, расположенных сверху и сбоку. Акустические сигналы записывали на магнитофон Ростов 102-стерео с динамическим микрофоном ЛОМО-МД-82А со скоростью 9,5 см/с. Частотно-временные характеристики звуков были проанализированы на динамическом спектрографе "Спектр-1" и на сонографе 7026 фирмы "Kay Electric".

Напряженность ситуации оценивали по дистанции между партнерами (близкой или дальней) и ориентации внимания защищающегося животного (слежение или неслежение за поведением партнера). Анализировали следующие параметры акустических сигналов: длительность, максимальную частоту, глубину частотной модуляции, монотонность (отношение длительности сигнала к глубине частотной модуляции). Для каждой анализируемой ситуации также рассчитывали относительную длительность акустической активности и частоту следования звуков.

В более напряженных ситуациях по сравнению с менее напряженными звуки следовали с большей частотой; их длительность, максимальная частота и глубина частотной модуляции была больше, монотонность сигналов - ниже, а относительная длительность акустической активности - выше (таблица 4).

По форме частотной модуляции было выделено и описано 5 типов звуков, которые по структурному сходству были объединены в две группы: глубокомодулированные - типы 1-3 и монотонные - типы 4 и 5. Звуки 1 и 2 типов преобладали в более напряженных ситуациях, а звуки 3-5 типов преобладали в менее напряженных ситуациях (таблица 5). Звуки типа 3 занимали особое положение - структурно они сходны со звуками первой группы, а по контексту использования - со звуками второй группы.

Таблица 4. Попарное сравнение значений частотно-временных параметров сигналов, издаваемых в разных ситуациях.

Характеристика звуков	Сравниваемые пары ситуаций				
	с vs нс	б vs д	сб vs сд	сд vs нсд	сб vs нсд
Длительность звука	>*	>*	>*	>*	>*
Максимальная частота	>*	>*	>*	>*	>*
Глубина частотной модуляции	>*	>*	>*	>*	>*
Монотонность	<*	<*	<*	<*	<*
Относительная длительность акустической активности	>*	>*	>*	>*	>*
Частота следования звуков	>*	>*	>*	-	>*

Примечание: с - побежденный следит за партнером; нс - побежденный не следит за партнером; б - между партнерами близкая дистанция; д - между партнерами дальняя дистанция. Знаки < и > показывают направленность различий в сравниваемой паре ситуаций. * - различия достоверны, $p < 0,01$; прочерк - отсутствие достоверных различий.

Таблица 5. Сравнение частоты встречаемости сигналов разных типов в различных ситуациях.

Тип звука	Сравниваемые пары ситуаций				
	с vs нс	б vs д	сб vs сд	сд vs нсд	сб vs нсд
1	>**	>**	>**	>**	>**
2	>**	>**	-	>*	>**
3	-	<**	<*	-	<**
4	-	<**	<**	-	<*
5	<**	<**	-	<**	<**

Примечание. * - различия достоверны, $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; прочерк - отсутствие достоверных различий. Остальные обозначения как в таблице 4.

Гольцман с соавторами (1977) отмечали, что при угрозе резкие движения противника вызывают частотную модуляцию ответных звуков побежденного, а в отсутствие резких движений нападающего защищающийся издает слабо модулированные крики. По структуре эти крики похожи на те,

которые песчанки издают в “мирной” ситуации - когда партнер долго не отвечает на настойчивое подставление под чистку. Исходя из этого можно предположить, что быстрое повышение частоты звука отражает мотивацию испуга, а монотонность звука - фрустрации. Под фрустрацией мы понимаем психологический конфликт между стремлением изменить ситуацию и невозможностью это сделать. Таким образом, существуют по крайней мере два внутренних фактора, определяющих изменения структуры звуков в исследуемой ситуации. Условно их можно обозначить как “страх”, доминирующий в более напряженных ситуациях и способствующий появлению звуков 1 и 2 типов, и как “фрустрацию”, проявляющуюся в менее напряженных ситуациях и связанную со звуками 4 и 5 типов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные выше данные свидетельствуют, что в результате адаптации к условиям неволи межвидовые поведенческие различия в репродуктивных показателях сглаживаются и видовая специфика поведения отчетливо выявляется только при тонком анализе динамики поведенческих процессов. Какие механизмы могут лежать в основе таких четких межвидовых различий?

Для ответа на этот вопрос целесообразно привлечь понятие социальной зависимости, предложенное М.Е. Гольцманом, С.В. Поповым и А.В. Чабовским (Гольцман и др, 1994; Попов, Чабовский, 1995). При наблюдениях в природе и в лабораторных группах было показано, что более социально-зависимые виды (большая и монгольская песчанки) стремятся поддерживать более высокий уровень социальной стимуляции по сравнению с менее социально-зависимыми полуденной и светлой. Стремление к социальной стимуляции связано с выработкой определенных поведенческих адаптаций, в частности - увеличением устойчивости к социальному давлению и снижением чувствительности к социальной стимуляции (Гольцман, 1984). Эти поведенческие механизмы проявляются на разных уровнях организации поведения - в социопространственной структуре поселений, в степени персонализации отношений между особями и, как показано в представленной работе, в динамике поведенческих процессов - длительностях взаимодействий, ритмике дистанций, ускорениях при начале движения и других параметрах. Эти механизмы сохраняются неизменными на протяжении многих поколений в условиях, далеких от естественных для вида, таких, как длительное разведение в лабораторной культуре. При снятии пресса внешних факторов эти сохраняющиеся неизменными видоспецифические особенности приводят к быстрому, в пределах одного или нескольких поколений, восстановлению “естественных” социальных структур, как это было показано при выпуске в полувольные условия лабораторных форм монгольской песчанки (Agren, 1976; 1984) и 10-15-го

лабораторных поколений полуденной (Громов, Воробьева, 1995; 1998) и светлой песчанок (В.С. Громов, О.Г. Ильченко, личное сообщение).

Полученные нами результаты поддерживают также гипотезу С.В. Попова и А.В. Чабовского (1995) о связи между степенью социальной зависимости и вариабельностью характерных для вида социальных структур. Менее социально-зависимые полуденная и светлая песчанки легко переходят от одиночного существования к размножению в парах и группах. Для светлой песчанки прослежена постепенная перестройка системы размножения, вызвавшая заметное изменение видового стереотипа поведения. В то же время устойчивость этих видов к социальному давлению по сравнению с монгольскими и большими песчанками остается существенно более низкой даже после многолетнего лабораторного разведения. Таким образом, менее социально зависимые виды показывают меньшую консервативность систем взаимоотношений между особями, чем более социально зависимые.

Использованные нами методы анализа поведения как непрерывного динамического процесса существенно расширяют возможности сравнительного-видового изучения поведения. К очевидным преимуществам такого подхода по сравнению с регистрацией частоты появления дискретных поз относится, во-первых, возможность проводить анализ поведения в масштабе времени, соответствующем скорости протекания взаимодействий у данного вида. Во-вторых, этот подход позволяет измерять и анализировать совершенно новую группу параметров, таких как скорость, ускорение, длительность, дистанция и т.п., чрезвычайно важных, но недоступных для анализа классическими методами. В-третьих, применение видеозаписи значительно снижает субъективность как при регистрации поведения, так и при последующем анализе собранного материала. Использование этого подхода в представленной работе позволило получить не разрозненную мозаику отдельных параметров, а создать цельный образ поведения песчанок разных видов во время агонистических взаимодействий и описать видоспецифические стратегии агрессивной борьбы.

В отличие от многочисленных тестовых процедур, разработанных на лабораторных крысах (“открытое поле”, выработка активного избегания челночной камере, тест Вогеля, “приподнятый крестообразный лабиринт” и др.), анализ динамики поведения основан на регистрации естественного поведения и приложим ко всем видам животных без исключения. Измеряемые параметры (длительность, скорость, ускорение, дистанция), с одной стороны, адекватно отражают всю сложность поведенческого процесса, а с другой стороны, в меньшей степени зависят от условий проведения опыта, то есть, обладают большей помехозащищенностью. В ряде случаев этот метод может оказаться более чувствительным, поскольку он позволяет регистрировать психофизиологические характеристики в каждый конкретный момент опыта, а не в целом за все время теста.

Дополнительным преимуществом является отсутствие необходимости предварительного обучения тестовой процедуре. Поэтому потенциальный круг применения методов анализа динамики поведения очень широк во всех областях, где необходима объективная оценка поведенческого процесса - в физиологии высшей нервной деятельности, психофармакологии, генетике поведения и других дисциплинах.

ВЫВОДЫ

1. Все четыре исследованных вида песчанок, несмотря на существенные различия в образе жизни и репродуктивной биологии в природе, в лабораторных условиях успешно адаптируются к содержанию в небольших клетках, кормлению концентрированными кормами и становятся способными размножаться при содержании в парах и группах. Межвидовых различий в успешности адаптации к условиям неволи не обнаружено.

2. Длительное содержание в лабораторных условиях видов песчанок с первоначально различными системами размножения приводит к сглаживанию межвидовых особенностей влияния возраста, родства между партнерами, предшествующего репродуктивного опыта самок и сезона формирования пары на успешность размножения.

3. Сравнительный анализ пространственно-временного рисунка агонистических взаимодействий больших, монгольских и светлых песчанок выявил значительные межвидовые различия в ритмике взаимодействий и динамике дистанций между партнерами. Полученные результаты подтверждают гипотезу о способности противостоять подавляющему воздействию партнера как механизме, обуславливающем различия в видоспецифических стратегиях агрессивной борьбы.

4. Межвидовые различия в локомоции полуденной и монгольской песчанок обусловлены большей величиной ускорения во время начала движения у полуденной песчанки, что может отражать большую реактивность этого вида по сравнению с монгольской песчанкой.

5. У светлых песчанок при сокращении дистанции между партнерами и увеличении напряженности взаимодействий вероятность звуковой активности побежденного линейно возрастает, а у больших происходит ее скачкообразное снижение. Обнаруженные различия связаны с особенностями ритмики агонистических противостояний этих видов песчанок.

6. Звуки оборонительного репертуара больших песчанок закономерно меняются в связи с изменением напряженности ситуации. В более напряженных ситуациях они следуют с большей частотой, увеличивается их длительность, максимальная частота и глубина частотной модуляции, снижается монотонность. Предполагается, что изменение структуры звуков связано с проявлениями состояний страха, доминирующего в более

напряженных ситуациях и фрустрации, проявляющейся в менее напряженных ситуациях.

7. Предположено, что выявленная при тонком анализе динамики поведенческих процессов видовая специфика поведения песчанок связана с различиями в основополагающих поведенческих механизмах, определяющих степень зависимости от социальных факторов. Более социально-зависимые виды (большая и монгольская песчанки) проявляют большую устойчивость к подавляющему активностью воздействию партнера, чем менее социально-зависимые полуденная и светлая песчанки. Эта основа видовой специфики поведения сохраняется неизменной на протяжении многих поколений в условиях неволи и определяет быстрое восстановление “естественных” социальных структур при снятии пресса внешних факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен моему научному руководителю М.Е. Гольцману, который во многом сформировал мое мировоззрение и привил мне профессиональные навыки. Я благодарен С.В. Попову, О.Г. Ильченко, И.И. Полетаевой, Е.П. Крученковой и Н.Г. Борисовой за неоценимую помощь и поддержку в проведении работы. Н.В. Матвиевская и М.В. Калашникова помогли мне в проведении экспериментов, а Е.В. Абрамова, С.Р. Сапожникова и В.Д. Мигунова в течение многих лет осуществляли сбор зоотехнических данных. Особенно я благодарен Е.В. Володиной за безграничное терпение и неоценимую помощь в оформлении работы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Володин И.А., Гольцман М.Е. Ситуативные изменения звуковых реакций у больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) при агрессивных взаимодействиях // В сб. “Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих”, М., 1988, с. 19-21.

2. Володин И.А., Гольцман М.Е., Борисова Н.Г. Ситуативные изменения звуков больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) при оборонительном поведении // Доклады РАН, 1994, т. 334, № 4, с. 529-532.

3. Володин И.А., Матвиевская Н.В. Влияние факторов различной природы на величину синхронизации активности в группах светлых песчанок // В сб. “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1994, вып. 4, с. 47-55.

4. Матвиевская Н.В., Володин И.А. Вариабельность бюджетов активности светлых песчанок (*Gerbillus perpallidus*) в неволе // В сб. “Научные исследования в зоологических парках”, М., 1994, вып. 4, с. 56-60.

5. Volodin I.A., Goltzman M.E., Malutin A.S. The experimental comparative analysis of agonistic behaviour dynamic in two gerbil species // In: “5th Int. Conf. Rodens & Spatium”, Rabat, Moroc, 1995, p. 143.

6. Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В. Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе. М., 1996, с. 1-233.

7. Володин И.А., Ильченко О.Г. Успешность размножения в неволе различных видов песчанок в зависимости от сезона формирования пары // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1996, вып. 6, с. 87-96.

8. Goltsman M.E., Volodin I.A. Temporal pattern of agonistic interaction in two gerbil species (*Rhombomys opimus* and *Gerbillus perpallidus*) differing in resistance to social pressure // *Ethology*, 1997, v. 103, p. 1051-1059.

9. Володин И.А., Попов С.В., Ильченко О.Г. Факторы, влияющие на успешность размножения в неволе пяти видов песчанок // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1998, вып. 10, с. 130-142.

10. Володин И.А. Изменения в системе размножения светлых песчанок в условиях неволи // В сб. "Научные исследования в зоологических парках", М., 1998, вып. 10, с. 257-261.

11. Goltsman M.E., Volodin I.A. Temporal patterns of agonistic interaction reflects a degree of sociality in two gerbil species // In: "6th Inter. Conf. Rodens & Spatium", Acre, Israel, 1998.

12. Volodin I., Popov S., Ilchenko O. Factors influencing the breeding success of six gerbil species in captivity // *Abstr. Euro-Amer. Mammal Congr.*, Santiago de Compostela, 19-24 July, 1998, p. 336.

13. Володин И.А., Гольцман М.Е. Сравнительные характеристики скорости движений у двух близких видов песчанок в ситуации попарного ссаживания // Доклады РАН, 1998, т. 363, № 3, с. 425-428.

14. Володин И.А., Гольцман М.Е., Калашникова М.В. Динамика развития агонистического взаимодействия у трех видов песчанок в ситуации попарного ссаживания // Доклады РАН, 1998, т. 363, № 4, с. 570-573.

15. Володин И.А., Гольцман М.Е. Видоспецифические стратегии агрессивной борьбы у трех видов песчанок *Rhombomys opimus*, *Meriones unguiculatus* и *Gerbillus perpallidus* // В сб. "VI съезд Териологического общества", М., 1999, с. 52.

16. Володин И.А., Гольцман М.Е. Звуковая активность при агонистических взаимодействиях у больших и светлых песчанок // Доклады РАН, в печати.