

УДК 574/577, 57.024, 574.2

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПОВЕДЕНИЯ И МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ НА ПРИМЕРЕ РЫБ

© 2015 г. С. В. Будаев, В. Н. Михеев, Д. С. Павлов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский просп., 33
e-mail: sbudaev@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.02.2014 г.

Рассмотрен феномен индивидуальных различий в поведении животных на примере рыб. Дан обзор основных этологических подходов к их изучению. Показана операциональная применимость понятия темперамент для описания устойчивых характеристик индивидуальности животных. Для классификации элемента поведения как характеристики темперамента он должен быть относительно устойчивым во времени и в различных ситуациях. Кратко рассмотрены генетические и физиологические механизмы индивидуальных различий на примере рыб, а также факторы, влияющие на их развитие в онтогенезе, влияние индивидуального опыта. Показано существенное адаптивное значение темперамента, во многих случаях естественный отбор поддерживает альтернативные стратегии поведения особей. Рассмотрены основные модели, объясняющие сосуществование особей с разными типами поведения. Показано важное значение индивидуальных различий в поведении как фактора, влияющего на динамику популяций.

Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времен Дарвина или даже ранее (Slater, 1981; Caro, Bateson, 1986; Clark, Ehlinger, 1987; Sih et al., 2004a, 2004b; Réale et al., 2007; Budaev, Brown, 2011). Такой интерес вполне оправдан, поскольку индивидуальные различия, в том числе и по признакам поведения, представляют собой “сырой материал” как для искусственного, так и для естественного отбора. Внутрипопуляционная вариация и альтернативные стратегии социального, репродуктивного, пищевого, миграционного и других видов поведения в настоящее время хорошо описаны в литературе. Недавний статистический мета-анализ¹ имеющейся литературы показал, что более 10% изменчивости элементов поведения связан именно с индивидуальностью (Bell et al., 2009).

Пожалуй наиболее широко индивидуальные различия в поведении исследованы у рыб, что связано с огромным биологическим разнообразием этих животных, обитающих в самых разных водных экосистемах. Важную роль играет также и удобство содержания рыб в контролируемых

лабораторных условиях. Многочисленные исследования выявили значительные различия между особями в самых разных формах поведения, включая социальное, пищевое, оборонительное, миграционное, сексуальное и др. (Ringler, 1983; Magurran, 1993; Budaev, Zworykin, 2002; Павлов и др., 2007; Budaev, Brown, 2011; Conrad et al., 2011). Значительные индивидуальные различия были обнаружены в поведении рыб в стае (Радаков, 1972; Pitcher et al., 1982; Helfman, 1984; Magurran, 1993; Pitcher, Parrish, 1993; Ward et al., 2004; Leblond, Reeb, 2006), длительное время рассматриваемой как наиболее однородная, эквипотенциальная, социальная структура (Радаков, 1972). Даже классический для этологии пример жестко видоспецифичного инстинктивного поведения – стереотипная реакция самца трехиглой колюшки на красное брюхо модели – в действительности сильно различается у отдельных особей: весьма выражена у одних и полностью отсутствует у других. По мнению некоторых исследователей (Rowland, 1982; Baerends, 1985; Bolyard, Rowland, 1996), это ставит под вопрос классическую концепцию ключевых стимулов – релизеров, которые оказываются ни универсальными, ни высоко специфическими.

В настоящей работе мы представляем обзор недавних исследований индивидуальных различий в поведении рыб, а также их адаптивного значе-

¹ Мета-анализ – статистическая методология, позволяющая объединить результаты нескольких опубликованных исследований для количественной проверки определенной гипотезы.

ния и механизмов экологической дифференциации. Как указывается выше, феномен индивидуальности поведения в целом и индивидуальных различий в частности весьма широк. Он включает в себя как различия в проявлении простых безусловных реакций, так и индивидуальные особенности сложных форм оборонительного и социального поведения особей. В данной работе мы главным образом рассматриваем именно последние—относительно сложные—формы поведения. Вследствие значительной пластичности исследование механизмов, а также экологического и адаптивного значения индивидуальных различий сложных форм оборонительного и социального поведения представляет наибольшую сложность для анализа.

ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ

Понятие *признака* (фенотипического или генетического) в широком смысле является одной из основ современной биологии. Именно признак является базовой единицей при описании любых различий между видами, популяциями и особями (Яблоков, Ларина, 1985; Мина, 1986; Яблоков, 1987). Понятие признака включает в себя любую черту (trait), которая может варьировать между видами, популяциями и особями (Michener, Sokal, 1957; Langlet, 1971; Réale et al., 2007; Мина, 1986). При изучении морфологической изменчивости, признаки, как правило, весьма просто определить; например, обычно не составляет труда измерить длину или массу самого животного или каких-либо его морфологических структур.

В поведенческих исследованиях выделение устойчивых признаков, которые могут характеризовать отдельных особей, обычно представляет проблему. Действительно поведение животных весьма пластично и представляет собой совокупность адаптивных реакций в ответ на разнообразные внешние и внутренние стимулы. Даже в хорошо контролируемых экспериментальных условиях сложно создать полностью идентичную среду для всех особей. Они могут различаться по предшествующему опыту или мотивационному состоянию и т.д. Например, присутствие хищника за прозрачной перегородкой может вызывать сильный стресс у рыб, имеющих опыт столкновения с хищником, но любопытство (исследовательское поведение) — у особей без такого опыта (Brown, Warburton, 1999). Рыбы могут использовать различные стратегии в зависимости от поведения других особей в группе (Davies, 1982; Krebs, Davies, 1993). Наконец, невозможно исключить

и "... случайную вариацию, не контролируемую и часто неотделимую от измерения поведения" (Jinks, Broadhurst, 1974, p. 8). Это тем более важно, что естественный отбор может поддерживать "смешанные стратегии", когда животное с определенной вероятностью выбирает одну из фиксированного набора стратегий (Maynard Smith, 1982), или даже полностью случайное поведение ("adaptive coin-flipping", Cooper, Kaplan, 1982; Лабас, Крылов, 1983). Таким образом, отдельный показатель поведения, измеренный в некоторый момент времени в некоторой ситуации, едва ли представляет собой классический признак, который способен надежно характеризовать отдельных особей.

Существует несколько общих подходов к описанию индивидуальных различий в поведении, использующих несколько различную терминологию. Тем не менее терминология и концептуальный аппарат в данной области только лишь формируется. Поэтому различия между ними достаточно условны и во многом определяются лишь акцентом на определенные типы поведения и используемой терминологией. Так, например, некоторые исследователи при изучении индивидуальных различий поведения главным образом оперируют обобщенными характеристиками особей (например, "смелость"), в то время как другие выделяют группы особей, характеризующихся сходными значениями определенных фенотипических признаков (такие как "активная" и "пассивная" стратегии). Разные подходы, однако, объединяет то, что исследователь пытается выделить в пластичном поведении относительно устойчивые характеристики. Устойчивость признаков в таком случае может проявляться *в разные моменты времени и в разных ситуациях* (Budaev, Zworykin, 2002; Budaev, Brown, 2011).

Важно отметить, что устойчивость не имеет никакого отношения к стабильности или неизменности определенного элемента поведения. Напротив, особи могут демонстрировать весьма устойчивые индивидуальные различия даже в высшей степени лабильных форм поведения. Устойчивость индивидуальных различий подразумевает *корреляции* в поведении. В идеальном случае это значит, что ранговый порядок особей по степени проявления некоторой формы поведения остается неизменным с течением времени и в разных ситуациях. Например, наиболее (как и наименее) агрессивные особи остаются таковыми в двух ситуациях, даже если общий уровень агрессии в этих ситуациях значительно различается (Budaev, Zworykin, 2002; Réale et al., 2007; Budaev,

Brown, 2011). Интересно, что отклонение индивидуальных величин показателей поведения отдельной особи от линии регрессии, предсказываемой исходя из наличия поведенческой корреляции – отклонение от синдрома (*syndrome deviation*), в некоторых случаях также оказывается весьма показательным (Herczeg, Garamszegi, 2011).

Устойчивость индивидуальных различий в разные моменты времени основана на таком понятии, как *повторяемость* (*repeatability*) поведения. В наиболее простом случае повторяемость представляет собой коэффициент корреляции между двумя измерениями одной и той же поведенческой характеристики в разные моменты времени при повторном тестировании особей в одном и том же тесте. В общем случае повторяемость представляет собой внутриклассовый коэффициент корреляции (*intra-class correlation coefficient*), оцениваемый методами корреляционного или дисперсионного анализа, а также на основе моделей смешанных эффектов (Nakagawa, Schielzeth, 2010). При идеальной повторяемости все измерения представляют собой простую линейную функцию и соответствующий коэффициент равен единице. Мета-анализ повторяемости поведения в разных исследованиях показывает (Bell et al., 2009), что ее среднее значение составляет 0.37 и обычно тем выше, чем короче временной интервал между измерениями. Так, повторяемость характеристик смелости у цихловой рыбы *Neolamprologus pulcher* уменьшается с 0.83, когда измерения проводятся в течение одного дня, до 0.19 для измерений, разделенных интервалом в три года (1201 дней) (Chervet et al., 2011).

Статистический мета-анализ большого объема накопленной к настоящему времени литературы подтверждает существование устойчивых индивидуальных различий (Bell et al., 2009; Garamszegi et al., 2012). Тем не менее размер эффекта не всегда оказывается значительным и может сильно различаться в разных популяциях одного и того же вида (Garamszegi et al., 2012). Это указывает на то, что характер индивидуальной вариабельности может в той или иной мере отражать адаптивную реакцию на конкретные условия среды.

Пугливость-смелость

На заре нынешнего всплеска интереса к индивидуальным различиям в поведении, Уилсон с соавторами (Wilson et al., 1993; Wilson et al., 1994) предложили континуум пугливости-смелости (*shyness-boldness*) в качестве фундаментальной характеристики индивидуальности у разных видов животных. Авторы дали операциональное

определение данного континуума как “индивидуальную тенденцию к избеганию или же склонность к риску”. Пугливость-смелость часто применяется и для рыб. Например, этот же коллектив авторов (Wilson et al., 1993) использовал его для описания индивидуальных различий поведения солнечного окуня *Lepomis gibbosus*. В данном исследовании, континуум пугливости-смелости определялся склонностью либо избегать, либо подходить к новым объектам. В качестве последних использовали длинную линейку, а также небольшой ставной невод. Оказалось, что смелые особи, характеризующиеся слабо выраженным избеганием новых объектов, а также приближающегося к ним подводного пловца-наблюдателя, отличались пониженной тенденцией к групповому поведению и быстрее акклиматизировались в лабораторных условиях. Положение отдельных особей на континууме пугливости-смелости позволяло предсказать особенности их питания, предпочтительное использование определенных биотопов и особенности паразитофауны. Схожие результаты были получены Будаевым (Budaev, 1997a) на черноморских зеленушках *Symphodus ocellatus*. Те зеленушки, которые наиболее смело вели себя в новой незнакомой среде – активно перемещались, проявляя исследовательское поведение, в природе предпочитали открытые биотопы и отличались слабо выраженной тенденцией к групповому поведению. Пугливые же особи, которые в новой среде были малоактивны и вместо исследовательского поведения старались затаиться, стремились находиться в группе и предпочитали зарослевые биотопы.

Понятие смелости-пугливости было использовано в ряде последующих исследований рыб. Чаще всего для его определения применяют тест открытого поля, представляющего собой новую незнакомую среду, лишенную характерных фиксированных ориентиров, и тесты, основанные на предъявлении незнакомых объектов разного размера и формы, моделей хищника или живого хищника, расположенного за прозрачной перегородкой. Кроме того, для определения смелости часто измеряют время до начала питания рыбы в присутствии хищника, время до самостоятельного выхода рыбы в незнакомый отсек аквариума из “домашнего” отсека через небольшое отверстие в перегородке, время, проведенное в потенциально опасном открытом микробиотопе и т.п. Большинство исследований выявляют значительную устойчивость подобных характеристик поведения, т.е. особи, проявляющие высокую смелость в одном тесте, также проявляют смелость и в других тестах (Huntingford, 1976;

Brick, Jakobsson, 2002; Ward et al., 2004; Brown et al., 2007; Wilson, Godin, 2009). В то же время в ряде случаев (Coleman, Wilson, 1998; Wilson, Stevens, 2005; Dingemanse et al., 2007) оказалось, что показатели смелости рыб в разных ситуациях коррелировали не всегда. Т.е. одна и та же особь могла быть смелой в одном тесте, но трусливой в другом. Исследование континуума смелости-пугливости важно, поскольку поведение особей в рискованных ситуациях обычно имеет важное экологическое и адаптивное значение, связано со множеством других форм поведения, представляя собой один из важных механизмов экологической дифференциации (Wilson, 1998; Cote et al., 2010; Dingemanse, Wolf, 2010).

Стратегии реагирования на стресс

Несколько иной подход к описанию и анализу индивидуальных различий в поведении животных, в том числе рыб, основывается на понятии копинга в ситуациях стресса² (coping with stress). В рамках такого подхода определяют основные стратегии, используемые различными особями для того, чтобы справиться с ситуацией стресса. В этом случае обычно выделяют отдельные группы особей, характеризующихся определенным типом реагирования на стресс (Budaev, 1997b; Budaev, Zworykin, 2002; Brelín et al., 2005; Øverli et al., 2007; Budaev, Brown, 2011). При этом наиболее часто различают две альтернативных стратегии преодоления стресса: проактивную и реактивную (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999; Øverli et al., 2007). Исследованиями на млекопитающих и птицах (Koolhaas et al., 1999; Bakshi, Kalin, 2002; Coppens et al., 2010) и, в меньшей степени, на рыбах (Øverli et al., 2005) было показано, что альтернативные стратегии копинга связаны со множеством нейроэндокринных различий, а также интенсивностью метаболизма.

Для изучения копинга обычно применяют те же поведенческие тесты, что и для исследования смелости-пугливости: тест открытого поля, различные незнакомые объекты, модельного хищника и т.п. Особи, характеризующиеся проактивным реагированием на стресс, отличаются более высокой активностью, смелостью, агрессивностью, тенденцией к более стереотипному реагированию и тенденцией игнорировать небольшие изменения стимулов среды. Например, при предъявлении

незнакомому объекту проактивные особи проявляют выраженное исследовательское поведение, однако обследуют такие объекты быстро и поверхностно. Особи, характеризующиеся реактивной стратегией, напротив, более пугливы, малоагрессивны, более чувствительны к изменениям окружающей среды, обследуют новые стимулы медленно, но тщательно.

Поведенческие синдромы

Еще один подход к изучению индивидуальных различий в поведении основан на концепции поведенческого синдрома (behavioural syndrome). Синдром представляет собой набор взаимно коррелирующих типов и показателей поведения, связанных друг с другом в пределах одной ситуации или же в разных ситуациях (Sih et al., 2004a,b). Классическим примером синдрома является корреляция между уровнем активности, смелостью и агрессивностью в разных ситуациях, наблюдаемая у особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Tulley, Huntingford, 1988). Сих и соавторы (Sih et al., 2004a) отметили несколько синдромов, имеющих, по их мнению, особое значение: агрессивности, активности, смелости, пугливости и реактивности.

Корреляции между поведением в разных ситуациях, а также корреляции между различными типами поведения важны, поскольку они могут генерировать адаптивные компромиссы (trade-offs), когда один и тот же признак имеет как высокую выгоду, так и стоимость. Синдромы, следовательно, могут играть важную роль в эволюции поведения. Корреляции между индивидуальным поведением в разных ситуациях накладывают ограничения на адаптивную пластичность и, следовательно, на возможное направление и скорость эволюции (Sih et al., 2004a; Dochtermann, Roff, 2010).

Например, высокая смелость может быть адаптивна в ситуации конкуренции за пищу. Однако в присутствии хищника смелость может оказаться не адаптивной, так как повышает риск особи быть съеденной. Подобным образом высокая агрессивность повышает конкурентоспособность особи в ситуации добычи пищи, однако такая агрессивная особь может атаковать и потенциального брачного партнера, что также кажется дезадаптивным. Наличие поведенческого синдрома во многих случаях позволяет дать объяснение наличию явно дезадаптивного поведения: данный вид поведения, хотя и кажется дезадаптивным в изоляции, оказывается адаптивным в силу своей корреляции с другими, связанными, поведенческими формами (Sih et al., 2004a; Budaev, Brown, 2011).

² Копингом в психологии называют общую стратегию реагирования на стресс, включающую когнитивные, эмоциональные и поведенческие компоненты. На грызунах и приматах разработаны психофизиологические и психофармакологические модели копинга.

Темперамент

Еще одно направление исследований индивидуальных различий в поведении животных, включая рыб, основано на расширении понятия темперамент (temperament) и даже личность (personality) на животных (Budaev, 1997b; Gosling, 1999; Budaev, Zworykin, 2002; Vazire et al., 2007; Uher, 2008). В рамках данного направления исследований, темперамент определяется как "... комплекс индивидуальных особенностей особи, связанных, прежде всего, с типом ее нервной системы, определяющий поведение в разных ситуациях" (Будаев, 2000, с. 15). Личность же включает в себя характеристики темперамента, связанные с социальным поведением и обусловленных жизнью особей в сообществе. Данные определения являются операциональными и не подразумевают наличия развитых эмоций, когнитивных способностей или сознания, а нервная система определяется как "концептуальная нервная система" в смысле Хебба (Hebb, 1955). Поэтому термины "темперамент" и "личность" могут быть использованы для описания поведения широкого круга организмов, даже таких как, например, бактерии, а также искусственных агентов, например роботов (Budaev, Brown, 2011).

Исследователи личности человека разработали концепции, подходы и методы, позволяющие вычленять и анализировать стабильные элементы в высоко пластичном поведении *Homo sapiens*. Существование устойчивых черт личности совершенно очевидно на интуитивном уровне, однако их количественное исследование началось в психологии с начала XX в. (Cattell, 1957). Тем не менее теории личности, основанные на анализе устойчивых черт (personality traits), также имели и серьезных критиков. Например, один из наиболее влиятельных критиков теории личности Мишель (Mischel, 1973) утверждал, что стабильной личности на самом деле не существует, а поведение человека в высшей степени лабильно и главным образом зависит от внешних стимулов (тут теория Мишеля перекликается с классическим бихевиоризмом). Тем не менее к настоящему времени существование устойчивых черт личности не вызывает сомнения (Kenrick et al., 1988): поведение человека действительно весьма пластично и характеристики личности не позволяют предсказать каждый изолированный поведенческий акт, а лишь описывают тенденции, обычный способ действия и типичное поведение индивидуума в течение длительного периода времени (Fleeson, 2004; Funder, 2009). Такой же подход – выделение устойчивых индивидуальных характеристик – может быть применен к изучению поведения

животных. В рамках данного направления, исследователи главным образом заинтересованы в выявлении основных размерностей или базовых факторов – своего рода, общего "ландшафта" – индивидуальных различий в поведении животных разных видов и групп (Budaev, 1998; Gosling, 2001; Réale et al., 2007; Vazire et al., 2007; Budaev, Brown, 2011; Uher, 2011).

Обычно особей тестируют в наборе из нескольких тестов, в каждом из которых измеряют несколько показателей. Тесты повторяют через определенное время для выявления устойчивости индивидуальных показателей поведения во времени. На заключительном этапе проводят многомерный статистический анализ большого числа переменных, что позволяет выявить основные факторы темперамента данного вида высшего порядка (Budaev, 1997b; Budaev, 1998; Budaev, Brown, 2011). Именно такой подход используют и психологи для изучения личности человека, только вместо поведенческих тестов применяют психологические анкеты и рейтинговые шкалы (Cattell, 1973; Vazire et al., 2007; Uher, 2008; Uher, 2011). Данное направление исследований можно проиллюстрировать работой Будаева (Budaev, 1997b), выделившего у гуппи *Poecilia reticulata* устойчивые факторы темперамента активность и страх на основании поведения этих рыб в наборе различных тестовых ситуаций.

Изучение темперамента и личности животных соответствует классической парадигме этологии, описанной в известной работе Нико Тинбергена "О целях и методах этологии" (Tinbergen, 1963). Этот труд, положивший основу современной этологии и экологии поведения, начинается с раздела "Наблюдение и описание", подчеркивающего важность определения общей картины – своего рода общего ландшафта – поведения. Понятие темперамента и личности животных также следует этологической традиции функционального и операционального определения сложных форм поведения, выраженной Конрадом Лоренцем в своей Нобелевской лекции: "Когда мы говорим о любви, дружбе, неприязни или зависти у животных, нас нельзя обвинить в антропоморфизме. Эти термины определяются функционально, так же как ноги, крылья, глаза, а также другие морфологические структуры, возникшие независимо у разных групп животных"³ (Lorenz, 1974, p. 233).

³ "When we speak of falling in love, of friendship, personal enmity, or jealousy in these or other animals, we are not guilty of anthropomorphism. These terms refer to functionally determined concepts, just as do the terms legs, wings, eyes, and the names used for other bodily structures that have evolved independently in different phyla or animals."

Индивидуальные характеристики и фенотипические группы

Из обсуждения, представленного выше, видно, что описание и анализ индивидуальных различий в поведении может основываться на разделении особей на фенотипические группы (например, стратегии копинга в ситуации стресса: проактивные и реактивные особи) или выделении индивидуальных фенотипических характеристик (например, уровня смелости каждой из особей). В первом случае исследователь разделяет всю совокупность животных на естественные группы или кластеры (типы индивидуальности) в соответствии с определенным фенотипическим критерием. Во втором случае единицей анализа является характеристика поведения, так что особей ранжируют по соответствующей шкале. Несмотря на то что разделение особей на фенотипические группы кажется более интуитивным, нам представляется, что второй подход является более общим и продуктивным для исследования индивидуальных различий в поведении. Действительно, выделение кластеров в явной или неявной форме отражает одну или несколько фенотипических характеристик (например, группы “крупные” или “мелкие” различаются характеристикой “размер тела”). Выделение групп наиболее естественно в тех случаях, когда определяющие их характеристики имеют би- или мультимодальное распределение или когда исследователь имеет дело с дискретными стратегиями (тактиками), представляющими собой последовательность действий, дерево решений и т. п. не описываемыми обычными непрерывными переменными (ранговая или порядковая шкала). Если же распределение унимодально (например, приближается к нормальному), выделение групп с неизбежностью носит произвольный характер. В любом случае выделение в качестве единицы анализа фенотипических характеристик позволяет с легкостью описывать группы или типы особей, в то время как выделение группы обуславливается наличием естественной неоднородности/бимодальности.

Механизмы индивидуальных различий поведения и темперамента

Разумно предположить, что корреляции между разными формами поведения особей в разных ситуациях отражают наличие генетических, физиологических, нейроэндокринных, онтогенетических, мотивационных, адаптивных или эволюционных механизмов, ограничивающих независимое варьирование поведенческой измен-

чивости. Генетические корреляции возникают, например (Falconer, MacKay, 1996), в результате плейотропного действия генов (действие специфического гена более чем на один фенотипический признак) или как результат неслучайной ассоциации аллелей в различных локусах (linkage disequilibrium). Более того, простое существование фенотипической корреляции между признаками часто указывает (хотя это и не обязательно) на то, что между этими признаками может иметь место и генетическая корреляция (Cheverud, 1988; Bakker, 1994; Roff, 1995; Dingemanse et al., 2012). Фенотипические корреляции между характеристиками поведения, образующими поведенческие синдромы, чаще всего совпадают по направлению с генетическими и в среднем объясняют до 75% дисперсии последних (Dochtermann, 2011).

Корреляции могут обуславливаться и ограничениями, налагаемыми на онтогенез – ограниченным набором возможных онтогенетических состояний, в результате упорядочения во времени, или функциональных ограничений, таких как ограничения на значения величин признаков или их комбинаций (Arnold, 1990; Arnold, 1994). Предполагается также (Gray, 1987; Bakker, 1994; Depue, Collins, 1999; Budaev, Brown, 2011), что корреляции между разными формами поведения отдельных особей обуславливаются общими физиологическими, мотивационными или психологическими факторами, контролирующими данные формы поведения. Так, если общая мотивационная система управляет набором элементов поведения, эти элементы должны реагировать на внешние факторы сходным образом. Более того, высокий (или низкий) уровень активности данной системы у определенных особей должен проявляться в более (или соответственно менее) выраженном проявлении всех форм поведения (в разных ситуациях), которыми управляет данная система.

Известно, что характеристики личности человека (Livesley et al., 1998), собаки (Saetre et al., 2006), птиц (Oers van et al., 2004, 2005), а также некоторых других видов животных имеют наследственный компонент. Характеристики темперамента у рыб также могут быть обусловлены генетически, а недавние исследования позволили получить примерные оценки коэффициента их наследования (h^2). Так, Браун с соавторами (Brown et al., 2007) сравнили уровень смелости у *Brachyrhaphis episcopi*: потомков рыб из двух популяций с разным прессом хищничества. Рыбы из популяции с высоким уровнем хищничества были смелее, чем особи из популяции с низким

уровнем хищничества. Различия между потомками рыб из данных популяций, выращенных в лаборатории, оказались примерно того же масштаба, что и в родительских популяциях. Райт с соавторами (Wright et al., 2003) обнаружили достоверные различия в уровнях смелости и тенденции к проявлению группового поведения данио *Brachydanio rerio*, потомков рыб из четырех диких популяций. При этом уровень коэффициента наследования приближался к 0.4. В противоположность этому, в работе Белла (Bell, 2005) был выявлен довольно низкий коэффициент наследования смелости и агрессии, $h^2 < 0.2$, в двух популяциях трехиглой колюшки. Это может указывать на сильное давление отбора, “вымывающее” большую часть аддитивной генетической дисперсии. Возможно, однако, что смелость в этих популяциях рыб определяется главным образом условиями среды.

Другая группа исследователей (Dingemanse et al., 2009) протестировала трехиглых колюшек из популяций с высоким и низким прессом хищничества. Рыбы также были подвергнуты повторным столкновениям с хищниками, что позволило оценить и влияние индивидуального опыта. Как оказалось показатель наследования смелости, общей активности, а также тенденции проявлять групповое поведение, колебался от 0.06 до 0.32. Важно отметить, что уровень наследования в подавляющем большинстве случаев был значительно выше в популяциях симпатричных с хищниками. Это соответствует данным, свидетельствующим, что поведенческий синдром (скоррелированные смелость, агрессивность и активность) выражен именно в популяциях с высоким прессом хищничества и не проявляется в полной мере в популяциях лишенных хищников (Dingemanse et al., 2007).

Райт с соавторами (Wright et al., 2006a) исследовали локусы количественных признаков (QTL) для смелости и тенденции проявлять групповое поведение в рекомбинантной популяции данио, полученной путем скрещивания диких рыб с особями одной из лабораторных линий. Исследование позволило выявить два локуса количественных признаков, определяющих различия между особями по уровню смелости, в хромосомах 9 и 16. Это свидетельствует о том, что вариации данной характеристики темперамента определяются относительно небольшим участком генома этих рыб, скорее всего включающим множество генов. Кроме того, та же группа авторов (Wright et al., 2006b) выявила эпистатические взаимодействия генов, детерминирующих уровень смелости у данио. Это указывает на достаточно сложный ха-

рактер наследования данного свойства темперамента, включающий взаимодействие между неаллельными генами. В целом выявленный паттерн примерно соответствует характеру наследования признаков, оказывающих значительное воздействие на компоненты приспособленности.

Известно, что характеристики темперамента млекопитающих и птиц, особенно связанные со смелостью, в значительной степени определяются гормональными механизмами реакции на стресс и стратегиями копинга (Koolhaas et al., 1999, 2011). Аналогичные данные были получены и для рыб. Так, особи *Brachyrhaphis episcopi*, отличающиеся большей смелостью, демонстрируют относительно слабую гормональную реакцию на стресс (Brown et al., 2005). Подобная связь смелости и гормональными реакциями на стресс была обнаружена у других видов рыб (Øverli et al., 2005; Schjolden et al., 2005; Raoult et al., 2011). Недавнее исследование продемонстрировало взаимосвязь между ответом организма на стресс и стратегией копинга у карпа *Cyprinus carpio* (Huntingford et al., 2010). Смелые особи отличались значительно более высокой интенсивностью метаболизма, чем пугливые. Уровень экспрессии гена рецептора кортизола, уровень лактата в плазме и глюкозы у смелых рыб были ниже. Подобная взаимосвязь между смелостью и фоновой концентрацией кортизола крови были обнаружены у японского горбыля *Argyrosomus japonicus*, у которого смелые особи также имели значительно более низкий уровень концентрации кортизола, чем пугливые (Raoult et al., 2011).

Внутрипопуляционные различия в миграционном поведении плотвы *Rutilus rutilus* отражают различия в уровнях концентрации веществ катехоламинергической системы. Так, в работе Павлова и др. (Павлов и др., 1998) показано, что в реке встречаются особи с высоким и с низким уровнями ДОФА, дофамина и кортизола, однако практически отсутствуют рыбы с промежуточными уровнями концентрации данных веществ. Таким образом, личинки плотвы в период ее массовой покатной миграции дифференцированы на две четкие группировки. Молодь из группы с пониженным содержанием гормональных веществ обитают в лимноусловиях в прибрежных биотопах, не участвуя в покатной миграции (резидентная группа). Молодь же второй группы с более высоким уровнем указанных гормонов держится в пограничном участке, на течении ближе к русловому потоку и совершают покатную миграцию (группа мигрантов). Интересно, что особи из группы с высоким уровнем гормонов характери-

зуются склонностью к риску, например с большей вероятностью выходят в новую среду (Нечаев и др., 1991). В основе поведенческих различий рыб из выявленных группировок, по-видимому, лежит разный уровень синтеза тех гормонов, которые непосредственно регулируют энергетические процессы в организме, прежде всего, катехоламины и кортикостероиды (Павлов и др., 2007). Так, например, попадание резидентов на течение приводит к нарушению скоростей анаболических и катаболических процессов и развитию стрессовой реакции. Особи резидентной группы могут находиться в реоусловиях лишь относительно короткое время (Павлов и др., 2007).

Группа исследователей (Øverli et al., 2005) вывела две линии радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* с высокой и низкой реактивностью на стресс. При этом, критерием отбора служила высокая (линия HR) или низкая (линия LR) пост-стрессовая концентрация кортизола в плазме. Оказалось, что эти линии значительно различаются по своим физиологическим характеристикам и поведению в различных тестах, что свидетельствует о различиях в их темпераменте (Øverli et al., 2007). Так, рыбы из линии HR отличались наличием стресс-индуцированной анорексии: в отличие от рыб линии LR, они не питались в течение пост-стрессового периода (Øverli et al., 2002). Особи линии LR также отличались более высокой смелостью, агрессивностью и обычно занимали доминирующие позиции в социальной иерархии (Pottinger, Carrick, 2001). Эксперименты по обучению рыб показали, что рыбы линии LR характеризовались значительно более длительным затуханием выработанной условно-рефлекторной реакцией на выученный стресс, чем рыбы линии HR (Moreira et al., 2004). Таким образом, линия с низкой реактивностью на стресс (LR) демонстрировала смелость, активность, а также низкую гибкость поведения, характерные для активного копинга, как ранее было показано на млекопитающих (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999; Bolhuis et al., 2005) и птицах (Groothuis, Carere, 2005).

Нейроэндокринные отличия между линиями HR и LR радужной форели также включают в себя различия в профилях активности и метаболизма моноаминэргической системы мозга (Øverli et al., 2001). Так, линия HR отличается более высокими уровнями синтеза и метаболизма серотонина, норадреналина и дофамина в пост-стрессовый период, чем LR. В свою очередь особи линии LR характеризуются повышенным уровнем 5-Н1АА (метаболита серотонина) и МНРГ (метаболита

норадреналина) в гипоталамусе, а также имели значительно более высокий уровень фонового отношения 5-Н1АА/5-НТ теленцефалона. В целом эти паттерны в значительной степени совпадают с картиной, наблюдаемой у млекопитающих, различающихся стратегиями копинга (Øverli et al., 2007).

Известно, что лимбическая система головного мозга, включающая гиппокамп, миндалину, гипоталамус и несколько других близлежащих структур, играет важную роль в контроле эмоций и формировании личности у человека и других млекопитающих (Gray, 1987; Laitin, 2002). Несмотря на то что организация мозга у рыб значительно отличается от млекопитающих, определенные области переднего мозга – латеральный и медиальный паллиум – рассматриваются как гомологи лимбической системы (Flood et al., 1976; Никоноров, 1982; Wullimann, Mueller, 2004; Yamamoto et al., 2007). У рыб эти области контролируют сходные поведенческие механизмы и процессы, такие, например, как эмоциональное обучение (Никоноров, 1982; Broglio et al., 2005; Portavella, Vargas, 2005). Тем не менее какое влияние оказывают данные структуры переднего мозга на индивидуальность рыб остается практически неизвестным.

Недавние исследования данио свидетельствуют о возможном участии определенных структур эпителиума, особенно хабенулы, в формировании эмоций, индивидуальных различий в поведении и латеральной асимметрии у рыб. Хабенула является одним из основных компонентов дорсального проводящего пути промежуточного мозга, соединяющего лимбические отделы переднего мозга, а также средний и задний мозг (Sutherland, 1982; Bianco, Wilson, 2009). Интересно, что у рыб и некоторых других групп позвоночных она асимметрична: левые латеральные ядра хабенулы значительно превышают в размере правые (Bianco, Wilson, 2009). Спонтанная мутация, изменяющая данную асимметрию у данио, вызывает значительное увеличение смелости (Dadda et al., 2010). Кроме того, развитие эмбрионов данио в полной темноте на ранних стадиях онтогенеза оказывает воздействие на асимметричное развитие светочувствительных ядер хабенулы (Budaev, Andrew, 2009a) и – что наиболее интересно в данном контексте – значительно влияет и на развитие смелости (Budaev, Andrew, 2009b).

В последнее время накапливается все больше свидетельств, что хабенула является одним из ключевых отделов, модулирующих дофаминэргические системы мозга, которые в свою очередь играют важную роль в формировании тревож-

ности и страха, а также связанных с ними характеристик личности (Shepard et al., 2006). Это указывает на значительное сходство структуры индивидуальных различий, темперамента и личности у различных видов позвоночных – от рыб до человека. По всей видимости, базовые характеристики темперамента и личности отражают консервативную эволюцию, т.е. ограничения на эволюцию вследствие действия гомологических физиологических и генетических механизмов.

ОНТОГЕНЕЗ И ВЛИЯНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА

Индивидуальные характеристики темперамента рыб, как и других животных, демонстрируют значительную устойчивость в онтогенезе. Так, у африканской цихлиды *Amphilophus citrinellus* (*Cichlasoma citrinellum*) ранговый порядок особей по уровню их агрессивности не меняется с первого месяца жизни и до наступления половозрелости (Francis, 1990). Несколько другие результаты были получены в исследовании развития смелости и агрессивности у африканской львиноголовой цихлиды *Steatocranus cassuarius* (Budaev et al., 1999a). В то время как устойчивые индивидуальные характеристики не проявлялись в поведении неполовозрелых особей данного вида, корреляции между поведением в разных тестовых ситуациях (следовательно, устойчивые характеристики темперамента) были обнаружены после наступления половозрелости. В других исследованиях (Budaev, Andrew, 2009b; Conrad, Sih, 2009) устойчивые индивидуальные характеристики, такие как смелость, проявлялись уже в раннем онтогенезе – у личинок (соответственно данио и радужной форели). Такое весьма раннее проявление устойчивых индивидуальных различий может быть индуцировано опытом столкновения с хищником и существенно модифицировано такими факторами среды, как свет (Budaev, Andrew, 2009 a,b).

Описанные выше резидентные и мигрантные группировки особей плотвы, различающиеся по уровню гормонов, формируются главным образом за счет эпигенетических факторов, действующих в течение раннего онтогенеза (Павлов и др., 2007). При индивидуальной инкубации отдельных икринок их дифференциация не происходит. При инкубации же икры в группе происходит дифференцировка поздних эмбрионов на две группы по уровню активности дофаминэргической системы и активности метаболических процессов, связанных со стероидными гормонами. Интересно, что добавление воды в емкости с ин-

дивидуально инкубируемыми икринками в воду из общей кладки также приводит к гормональной дифференциации (Нечаев и др., 2000; Павлов и др., 2007). Таким образом, гормональная и поведенческая дифференциация молоди рыб возникает в результате влияния метаболитов других особей в группе, что указывает на ее важную роль в минимизации внутривидовой конкуренции (Павлов и др., 2007).

Индивидуальный опыт может существенно повлиять на смелость. Например, в работе Уилсона с соавторами (Wilson et al., 1993) различия между смелыми и пугливыми солнечниками были весьма заметными в природе и непосредственно после помещения в аквариумы. Однако такие различия исчезали после продолжительной изоляции в лабораторных условиях. Имитация атаки хищника повышала смелость особей *Brachyrhaphis episcopi*, потомков рыб из популяций как с высоким, так и с низким прессом хищничества (Brown et al., 2007). Шведские исследователи (Hellström, Magnhagen, 2011) сравнивали уровень смелости между особями окуня *Perca fluviatilis* из двух популяций с разными прессом хищничества. Потомки рыб из данных популяций, выращенные в среде без хищников, как оказалось, не различались по уровню смелости. Таким образом, индивидуальный опыт может оказывать важное влияние на формирование данной смелости и возможно других характеристик индивидуальности рыб.

Изменение состава группы рыб способно значительно модифицировать характеристики поведения пугливых особей окуня и в меньшей степени смелых особей этого вида (Magnhagen, Staffan, 2004). Пугливые рыбы, например, становились смелее, когда их помещали в группу пугливых рыб. Смелые же рыбы после помещения в группу смелых особей, наоборот, снижали уровень своей смелости. Подобные данные были получены этими авторами и в другом исследовании (Magnhagen, 2006). В последнем случае корреляция между временем, проведенным окунями в потенциально опасной среде, и исследованием незнакомой среды (что в комбинации формирует характеристику смелости) была статистически значима лишь в том случае, когда статистически учитывали поведение других членов группы.

Опыт победы и поражения в агрессивных взаимодействиях или даже простое наблюдение за поведением пугливых или смелых особей своего вида может модифицировать уровень смелости у радужной форели (Frost et al., 2007). Пол партнера по группе также в некоторых случаях оказывает влияние на уровень смелости особи. Например,

самцы гуппи проявляют более выраженную смелость после нападения воздушного хищника в том случае, когда они находятся в группе самцов, а не самок (Piyarong et al., 2009). Подобное сильное влияние социального окружения на проявление смелости и других характеристик индивидуальности можно ожидать у видов рыб, которые проводят значительную часть своей жизни в группе (Brown et al., 2011).

Важность индивидуального опыта и социальной среды для поддержания индивидуальных различий в смелости подчеркивается возможностью спонтанной реверсии стратегии копинга у линий радужной форели с высокой и низкой реактивностью на стресс. Так, в одном случае, после перемещения из Великобритании в Норвегию рыбы линии HR стали демонстрировать более смелое поведение, чем рыбы LR и проявлять социальное доминирование. В то же время различия между гормональными профилями линий сохранялись (Ruiz-Gomez et al., 2008). Этот неожиданный результат свидетельствует о том, что кардинальное изменение условий среды (процедура транспортировки, а также другие условия содержания) способно модифицировать даже весьма устойчивые индивидуальные различия в поведенческой стратегии копинга.

Способность особей рыб к обучению сама подвержена значительным индивидуальным различиям, причем эти различия могут быть связаны с другими характеристиками индивидуальности, например смелостью. Так, в работах Т.С. Лещевой и А.Ю. Жуйкова (1989) выявлены различия в скорости обучения особей атлантического лосося *Salmo salar* и гуппи в задаче двустороннего избегания в челночной камере. В этих опытах безусловным стимулом служил удар электрическим током, условным – включение лампочки. Для избегания действия тока рыба должна была переместиться в противоположный отсек челночной камеры. Опыты показали, что в то время как некоторые особи вырабатывали стабильную реакцию избегания, другие оказались к этому неспособны и довольно быстро переходили к пассивно-оборонительному поведению, напоминающему реакцию “выученной беспомощности”. Третий тип поведения характеризовался выработкой оборонительной реакции, которая, однако, оказывалась нестойкой и быстро затормаживалась. Наконец, часть рыб демонстрировала быстрое обучение, при котором устойчивая условнорефлекторная деятельность появлялась без предшествующего периода неустойчивой. Сходные индивидуальные различия в обучении избеганию были найдены и

у других видов рыб (Жуйков, Трунов, 1994), свидетельствуя в пользу универсальности данного феномена.

Интересно, что скорость обучения особей гуппи в двусторонней челночной камере в значительной степени определяется уровнем их смелости (Budaev, Zhuikov, 1998), причем менее смелые особи обучаются быстрее. Это наблюдение согласуется с двухпроцессной теорией обучения избеганию (Zhuikov et al., 1994; Жуйков, 1995), постулирующей, что общая его скорость определяется скоростью выработки реакции “выученного страха” (conditioned fear) и выработки инструментальной реакции (перемещения особи в противоположный отсек). По всей видимости, трусливых особей отличает относительно легкая выработка реакции выученного страха, сопряженная с интенсивной двигательной реакцией в ответ на аверсивный стимул, что способствует быстрому обучению в данной ситуации (Budaev, Zhuikov, 1998).

В задачах обучения добыванию новой пищи более высокую скорость демонстрируют смелые особи, проявляющие более активное исследовательское поведение (данные по гуппи (Dugatkin, Alfieri, 2003)). Кроме того, было показано (Mesquita, 2011), что смелые особи карпа характеризуются более хаотичной стратегией обучения. Важно отметить, что поведение особей рыб в различных задачах обучения (например, обучение, торможение выученной реакции, повторное обучение), связанных с пищедобывательным поведением может демонстрировать значительную устойчивость (данные по солнечному окуню *L. macrochirus*, Colgan et al., 1991).

Индивидуальные характеристики сами могут оказывать значительное влияние на особенности социального взаимодействия между особями, что создает дополнительный уровень сложности социальной структуры. Например, социальные сети, формируемые особями гуппи в группе (Croft et al., 2004), характеризуются значительной степенью неслучайности и ассортативности, причем более пугливые особи имеют намного большее количество соединений (Croft et al., 2009). Эти данные в значительной мере совпадают с результатами, полученными на трехиглых колюшках (Pike et al., 2008). Таким образом, более пугливые особи могут выполнять роль своего рода “ключевых индивидуумов”, от которых в наибольшей степени зависит структура всей социальной сети и поддержание ее целостности (Krause et al., 2010).

Под действием самоорганизации индивидуальность отдельных особей в группе может

проявляться более выражено, чем в изоляции (Nemelrijk, Wantia, 2005). С другой стороны, необходимость достижения консенсуса может заставлять особей “отказываться” от ярко выраженного индивидуального поведения и следовать общей стратегии группы (Sumpter et al., 2008). Известно, что в группах некоторых видов птиц более смелые особи действуют как лидеры (Beauchamp, 2000; Kurvers et al., 2009). С этим согласуются данные, полученные шведскими исследователями на окунях (Magnhagen, Bunnefeld, 2009). Уровень смелости особей данного вида изучали в изоляции и в группах конспецифичных особей. Рыбы в этих опытах обычно были более пугливы в изоляции, чем в группе. Однако уровень смелости у наиболее смелых особей не менялся, что делало их потенциальными лидерами группы. Действительно, исследование группового поведения и лидерства у трехиглых колюшек (Narcsourt et al., 2009) продемонстрировало, что смелые особи в большей степени проявляли инициативу, в то время как другие особи оказывали на их поведение относительно слабое влияние. Более того, следование за смелыми особями других рыб повышало их тенденцию лидировать за счет механизма положительной обратной связи. Все это делало смелых колюшек лидерами группы.

Кроме индивидуального опыта и социальной среды на индивидуальные характеристики поведения рыб могут оказывать влияние и различные физические факторы. Одним из наиболее важных факторов для рыб, как и других эктотермных животных, является температура окружающей среды, существенно влияющая на метаболизм. Действительно, даже относительно небольшое изменение температуры способно существенно влиять на смелость и агрессивность рыб-ласточек *Pomacentrus moluccensis* и *P. bankanensis* (Vigo et al., 2010). Интересно, что корреляции между поведением особей в разных ситуациях были стабильными при изменении температуры, однако, отдельные особи различались по степени своей пластичности. В то время как некоторые рыбы значительно увеличивали активность при повышении температуры, другие демонстрировали более выраженную стабильность своей индивидуальности и не меняли активность в этих условиях.

Таким образом, большинство характеристик индивидуальности не являются жестко генетически зафиксированными. На них влияют условия, в которых проходил ранний онтогенез, физические условия среды и индивидуальный опыт. Социальная среда способна серьезно модифи-

цировать характеристики темперамента рыб, и в свою очередь темперамент отдельных особей значительно влияет на (а в некоторых случаях и формирует) социальную структуру группы. Интересно и то, что степень гибкости поведения и его восприимчивости к воздействиям среды и опыта – индивидуальная пластичность и способности к обучению – сами по себе могут быть характеристиками индивидуальности особей. Индивидуальная пластичность и способность к обучению могут быть связаны с другими характеристиками индивидуальности (такими, как смелость), а также поддерживаться естественным отбором (Dingemanse et al., 2010).

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПОВЕДЕНИИ

Ранние экологические модели сообществ игнорировали индивидуальные различия в поведении, рассматривая их как неадаптивную вариацию вокруг определенной “нормы”. Однако уже в 90-е годы прошлого века модели начали рассматривать и альтернативные стратегии, индивидуальные различия, и темперамент животных. Как показал статистический мета-анализ литературных данных, проведенный американскими исследователями (Smith, Blumstein, 2008), устойчивые характеристики индивидуальности, такие как смелость и агрессивность, оказывают значительный эффект на итоговую приспособленность особей разных таксономических групп животных, в том числе и рыб. Таким образом, разумно предположить, что индивидуальные различия в поведении, а также характеристики темперамента, представляют собой адаптации, формирующиеся под действием естественного отбора.

В работе Уилсона (Wilson et al., 1994) была предложена относительно простая модель, основанная на концепции частотно-зависимого отбора, объясняющая сосуществование пугливых и смелых особей в популяции, осваивающей два биотопа – опасный и безопасный. В этом случае оптимальное поведение особи зависит от частоты альтернативных типов поведения в популяции. Например, пугливость может быть наиболее адаптивна для каждой особи, так что на начальном этапе они проявляют пугливость, осваивая исключительно безопасные биотопы. Однако, когда плотность таких пугливых особей в безопасном биотопе начинает превышать определенный уровень, этот биотоп становится переполненным. В какой-то момент уровень конкуренции в безопасном биотопе начинает превышать риск

хищничества, связанный с выходом в опасный биотоп. В этот момент часть особей начинает эксплуатировать последний, проявляя смелость. С увеличением плотности популяции, привлекательность опасного биотопа возрастает. Таким образом, если популяции эксплуатируют несколько биотопов, типов ресурса, суб-ниш, и т.д., естественный отбор способен поддерживать стабильные индивидуальные различия за счет механизма частотно-зависимого отбора и индивидуальной специализации (Wilson, 1998).

Результаты исследований, полученные на рыбах, во многих случаях соответствуют данной модели. Так, в работе Будаева (Budaev, 1997a) значительные индивидуальные различия в степени пугливости-смелости были выявлены у черноморских зеленушек. При этом смелые особи предпочитали потенциально опасные открытые биотопы и отличались слабо выраженным групповым поведением. Пугливые же рыбы, как правило, предпочитали находиться в группах конспецифичных особей поблизости от зарослей, богатых укрытиями. Сходные результаты были получены и на солнечных окунях *Lepomis macrochirus* и *L. gibbosus* (Ehlinger, Wilson, 1988; Wilson et al., 1993), смелые и пугливые особи которых также отличались по биотопическому предпочтению и групповому поведению, причем сходным образом. Более того, пугливые и смелые солнечники также различались составом пищи, что указывает на то, что они могли эксплуатировать разные суб-ниши. Важно отметить, что пищевая специализация и альтернативные тактики пищедобывательного поведения, связанные с использованием нескольких альтернативных ресурсов, биотопов или суб-ниш (в гетерогенной среде) давно известны у рыб (Bryan, Larkin, 1972; Ringler, 1983; Smith, Skúlason, 1996; Kasumyan, Sidorov, 2002; Михеев, 2006).

Более сложные адаптивные модели основаны на использовании динамического программирования, когда приспособленность каждого типа поведения рассчитывается итеративно и зависит от состояния особи, в том числе энергетических запасов, размера территории и других факторов (Менджел, Кларк, 1992). Оказалось, что можно построить относительно простые модели, предсказывающие наличие устойчивых индивидуальных различий и сосуществование особей с разными типами поведения в том случае, когда учитываются состояния особи и история ее поведения (индивидуальный опыт) в течение времени (Dall et al., 2004). Так, устойчивые индивидуальные различия в склонности к риску могут поддер-

живаться отбором тогда, когда особи различаются своими энергетическими резервами и эти различия не сглаживаются факторами среды (Dall et al., 2004; Rands et al., 2003). Важным фактором, способствующим повышению устойчивости индивидуальных различий также являются неопределенность среды и ее случайные флуктуации (McElreath, Strimling, 2006). Действительно, в условиях неопределенности особям, различающимся по своему состоянию (размер тела, гормональные характеристики, индивидуальный опыт и т. п.) может оказаться наиболее выгодным использовать фиксированные стратегии, а не вкладывать каждый раз значительные усилия в оценку и точное предсказание факторов среды.

Еще одним адаптивным механизмом, способствующим появлению устойчивых индивидуальных стратегий, являются адаптивные конфликты (trade-offs) между различными типами поведения (Stamps, 2007; Biro, Stamps, 2008). Например, Вольф с соавторами (Wolf et al., 2007) разработали модель, основанную на конфликте между вероятностями текущей и будущей репродукции. В соответствии с данной моделью особи с высоким ожидаемым в будущем репродуктивным успехом, которым “есть что терять”, характеризуются пугливостью, в то время как особи с низким её ожиданием должны быть более смелыми. В действительности в данном случае мы имеем дело с более общим “принципом защиты активов” (asset protection principle) Кларка (Clark, 1994), утверждающим, что чем выше текущая величина накопленного репродуктивного актива, тем более важным становится избегание риска, угрожающего воспроизводству. Таким образом, накопление репродуктивного актива (увеличение размера тела, размера территории и т.п.) должно в общем случае приводить к избеганию риска.

Адаптивные конфликты между ростом и смертностью (Stamps, 2007) или между репродукцией и смертностью (Biro, Stamps, 2008) представляют собой важные механизмы, объясняющие существование устойчивых индивидуальных различий в поведении. Модели, основанные на таком механизме, постулируют, что корреляции между поведением особей в различных ситуациях, формирующие общую смелость (как и другие подобные характеристики темперамента), возникают тогда, когда они влияют на рост, репродукцию и смертность. Действительно, многие рыбы, а также другие животные, демонстрируют устойчивые индивидуальные различия в скорости роста и репродуктивном успехе (Biro et al., 2006; Stamps,

2007). При этом характеристики поведения, связанные со склонностью к риску и агрессивностью, часто влияют как на скорость роста, так и смертность. Смелость и агрессивность способствуют ускорению темпа роста, облегчая получение доступа к пищевому ресурсу и часто повышают репродуктивный успех (особенно у самцов, Godin, Dugatkin, 1996). Однако они также увеличивают риск быть съеденным хищником и получения травмы. В этих условиях можно ожидать сосуществования широкого диапазона типов поведения, поскольку ни один из них не является единственно оптимальным. В более общем случае любые адаптивные конфликты между характеристиками стратегии жизненного цикла могут способствовать поддержанию отбором устойчивых индивидуальных различий в поведении, поскольку в этом случае самые разные поведенческие тактики и типы темперамента имеют сходную приспособленность (Schluter et al., 1991; Wolf et al., 2007; Biro, Stamps, 2008).

Адаптивный конфликт между скоростью принятия решений и их точностью может приводить к возникновению индивидуальных различий в импульсивности. Так, некоторые особи могут отличаться склонностью к быстрому принятию решений, однако основываясь на весьма приблизительной оценке среды. Другие особи, напротив, принимают решения медленно, основываясь на получении максимально полной информации (Chittka et al., 2009). Как оказалось, особи гуппи характеризуются устойчивыми индивидуальными различиями в степени их “импульсивности” при обучении в пространственном лабиринте: некоторые из них склонны обучаться и принимать решения быстро, но с большим количеством ошибок. Другие же особи обучаются медленно, но и ошибок допускают намного меньше (Burns, Rodd, 2008).

Адаптивный конфликт между необходимостью обеспечения потомства кормом и накоплением индивидуального опыта молодью приводит к сосуществованию значительной индивидуальной вариабельности родительского поведения у чернополосой цихлазомы *Archocentrus nigrofasciatus* (Zworykin et al., 2000). Высокий уровень родительского вклада, в данном случае, повышает доступность качественного корма для молодежи. Однако, с другой стороны, слабый уровень обеспечения кормом стимулирует молодежь самостоятельно обучаться добыче пищи. Результатом данного адаптивного конфликта является сосуществование широкого диапазона примерно одинаково адаптивных стратегий, при котором некоторые роди-

тели активно обеспечивают потомство пищей, в то время как другие родители не делают этого.

Еще одним важным механизмом, способствующим поддержанию отбором устойчивых индивидуальных различий, является социальное поведение, а также всевозможные виды социального конфликта, создающие возможности для принятия особями различных социальных ролей. В этом случае специализация в определенной социальной нише влечет за собой использование скоррелированных социальных, экологических и поведенческих тактик, совместно формирующих единый интегрированный комплекс или синдром (Bergmüller, Taborsky, 2010). Так, африканская цихлида *Neolamprologus pulcher* живет в колониях, состоящих из особей с различными социальными ролями. Некоторые из них размножаются, в то время как другие (помощники) не участвуют в размножении, но поддерживают нормальное состояние гнезда, принимают участие в заботе о потомстве, защите от хищников и т.п. При этом особи, занимающие различные социальные роли, значительно отличаются по множеству поведенческих характеристик, включая смелость, агрессивность, предпочтение группового поведения, в том числе и по характеристикам темперамента (Witsenburg et al., 2010; Chervet et al., 2011; Riebli et al., 2011, 2012).

В социальных ситуациях особи могут получать информацию об истории кооперативного поведения (например, взаимопомощи) друг друга. Как показывает модель, разработанная Макнамарой с соавторами (McNamara et al., 2009), естественный отбор в таких случаях может способствовать проявлению “социальной сознательности” особей, которая в свою очередь поддерживает устойчивые индивидуальные различия тех характеристик, которые подвергаются социальному мониторингу или связаны с ним. Данный механизм может быть важен не только для видов, характеризующихся весьма сложными социальными отношениями и социальной структурой, таких как приматы, но и для рыб. Действительно, уже давно известно, что рыбы проявляют кооперативное поведение, в том числе и реципрокного типа (Milinski et al., 1990; Dugatkin, Alfieri, 1991; Dugatkin, Mesterton-Gibbons, 1996). Кроме того, в настоящее время появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что рыбы способны формировать достаточно сложные социальные сети (Croft et al., 2004; Pike et al., 2008; Croft et al., 2009).

Таким образом, естественный отбор может формировать устойчивые индивидуальные характеристики поведения. Наиболее общими ме-

ханизмами, способствующими их появлению, являются частотно-зависимый отбор и адаптивные конфликты (trade-off) между разными типами поведения. Использование особями нескольких биотопов, типов ресурса или суб-ниш может значительно повышать устойчивость индивидуальных различий в популяции. Гетерогенность среды является ключевым механизмом, приводящим к сосуществованию внутри популяции множества альтернативных стратегий поведения (Михеев, 2006). Важными механизмами, способствующими сосуществованию внутри популяции особей с разными характеристиками темперамента, являются случайные флуктуации среды, индивидуальный опыт, социальные отношения и т.д. (Dingemanse, Wolf, 2010; Dall et al., 2004).

ВЛИЯНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ

Несмотря на то что различия между популяциями рыб во многих формах поведения довольно неплохо изучены (Bell, Stamps, 2004; Dingemanse et al., 2007), роль индивидуальных различий в популяционных процессах во многом неясна. Тем не менее известно, что наличие особей с разными характеристиками индивидуальности может оказывать существенное воздействие на популяционные процессы. Так, внутривидовая изменчивость по таким признакам, как темп роста, размер тела и т. п., может способствовать поддержанию популяционной стабильности (уменьшает размах стохастических колебаний) и увеличивать устойчивость к вымиранию при наступлении катастрофических событий (Lomnicki, 1988; Uchmanski, 2000; Grimm, Uchmanski, 2002). Традиционные модели популяционной динамики рассматривают индивидуальные вариации морфологических признаков и характеристик стратегии жизненного цикла. Однако они могут включать и вариабельность поведения, особенно если последняя связана с конкурентоспособностью, использованием ресурсов, стратегией жизненного цикла (Biro, Stamps, 2008).

Индивидуальная вариация может способствовать сосуществованию конкурирующих видов. Так, довольно простая модель, основанная на модификации уравнения Лотки-Вольтерры (Begon, Wall, 1987) демонстрирует важность индивидуальных различий для поддержания сосуществования двух конкурирующих видов. В классической модели без индивидуальной изменчивости более конкурентоспособный вид быстро доминирует, обрекая конкурента на вымирание. Однако присутствие индивидуальных различий у обоих

конкурирующих видов приводит к их сосуществованию.

Исследования влияния устойчивых индивидуальных различий в поведении на популяционные процессы остаются довольно редкими. В одной из моделей (Petrovskii et al., 2008) рассмотрена популяция в гомогенной среде при благоприятных условиях. В некоторый момент происходит катастрофическая деградация условий, что вызывает фрагментацию популяции и значительную смертность. Оказывается, что добавление именно устойчивых индивидуальных различий поведения (одни и те же особи проявляют только агрессивное или неагрессивное поведение независимо от контекста) приводит к значительно менее заметному уменьшению плотности популяции, чем в случае, когда особи неустойчивы (могут свободно переключаться между агрессивным или неагрессивным поведением).

В работе Будаева с соавторами (Budaev et al., 1999b) выявлена значительная ассортативность в формировании пар у особей чернополосой цихлазомы – в успешно размножающихся парах самец и самка характеризовались сходным уровнем смелости. Пары, не демонстрирующие ассортативности, образовывались, однако, через некоторое время по большей части распались без нереста. Недавнее исследование на гуппи (Ariyomo, Watt, 2013) продемонстрировало, что репродуктивные пары, образованные из особей, сильно различающихся по уровню смелости (дисассортативные), отличаются сниженным репродуктивным успехом. Подобная ассортативность возникает в результате полового отбора и имеет значительное влияние на структуру популяции, являясь одним из важных механизмов симпатрического видообразования (Johnson et al., 1996; Kondrashov, Shpak, 1998). Все эти результаты указывают на то, что устойчивые индивидуальные различия в поведении, поведенческие синдромы и темперамент представляет собой важный, хотя и недооцениваемый, компонент биоразнообразия (Павлов, Букварева, 2007; Budaev, Brown, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутривидовая вариация и альтернативные стратегии социального, репродуктивного, пищевого, миграционного и других видов поведения в настоящее время хорошо описаны в литературе (Magurran, 1993; Conrad et al., 2011; Budaev, Brown, 2011). Довольно значительная часть общей изменчивости поведения связана именно с индивидуальностью. Приведенный нами выше анализ показывает, что устойчивые индивидуальные

различия поведения особей имеют важнейшее экологическое значение. Характеристики индивидуальности влияют на вкусовые предпочтения (Kasumyan, Sidorov, 2002) и особенности питания (Mikheev, Wanzenböck, 1999), предпочтительное использование биотопов (Mikheev, Pasternak, 2005), распределение, миграции (Павлов и др., 2007), подверженность паразитам и болезням (Barber, Dingemanse, 2010), электрокоммуникацию (у слабозлектрических рыб, Касумян и др., 2013) и многие другие аспекты экологии рыб. Континуум смелости-пугливости в данной связи представляется особенно важным, поскольку адаптивное значение разных типов поведения в ситуациях связанных с риском (например, хищничества), чаще всего наиболее очевидно. Поэтому неудивительно, что данный континуум, как и ряд других характеристик, проявляющихся в ситуациях риска, изучены наиболее полно (Sih et al., 2004a; Budaev, Brown, 2011; Conrad et al., 2011). Несмотря на это, многие другие аспекты индивидуальности могут оказаться не менее важными для понимания многих процессов, происходящих в популяциях. Хотя популяции часто представляются гомогенными, исследования последних лет все больше ставят такой взгляд под сомнение. Более того, внутривидовое разнообразие поведенческих стратегий и характеристик представляет собой важнейший компонент биоразнообразия, также нуждающийся в сохранении (Павлов, Букварева, 2007; Budaev, Brown, 2011). Характеристики индивидуальности, их структура и уровень пластичности являются отдельными сложными феноменами требующими дальнейших исследований.

Мы благодарны А.О. Касумяну и анонимному рецензенту за ценные критические замечания. Данная работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-04-00090.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будаев С.В., 2000. Индивидуальные различия поведения рыб. Дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 248 с.
- Жуйков А.Ю., 1995. Быстро и медленно обучающиеся особи: взгляд с позиций поведенческой экологии и теории обучения // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 4. С. 396–405.
- Жуйков А.Ю., Трунов В.Л., 1994. Двигательная активность и обучение рыб межвидовые и внутривидовые сравнения // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 286–288.
- Касумян А.О., Ольшанский В.М., Павлов Д.С., Подарин А.В., Неуен Тхи Нга, Во Тхи Ха., 2013. Электрическая активность клариевого сома *Clarias macrocephalus* при парных агрессивно-оборонительных взаимодействиях: влияние освещенности и химического сигнала опасности // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 96–112.
- Лабас Ю.А., Крылов А.М., 1983. Случайный поиск – стратегия живых систем // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ. С. 63–78.
- Лецева Т.С., Жуйков А.Ю., 1989. Обучение рыб. Экологические и прикладные аспекты. М.: Наука. 109 с.
- Менджел М., Кларк К., 1992. Динамические модели в экологии поведения. М.: Мир. 300 с.
- Мина М.В., 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 207 с.
- Михеев В., 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 192 с.
- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Глухова Е.В., 2000. Эффект взаимодействия эмбрионов плотвы в кладке и постэмбриональные последствия этих взаимодействий // Докл. РАН. Т. 374. № 6. С. 839–842.
- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Лабас Ю.А., Легкий Б.П., 1991. Динамика катехоламинов в раннем онтогенезе и развитие некоторых поведенческих реакций у молоди *Aequidens pulcher* (Cichlidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 31. № 5. С. 822–838.
- Никоноров С.И., 1982. Передний мозг и поведение рыб. М.: Наука. 208 с.
- Павлов Д.С., Букварева Е.Н., 2007. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестн. РАН. Т. 77. № 11. С. 974–986.
- Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лунандин А.И., Костин В.В., Нездолий В.К., Глухова Е.В., Садковский Р.В., 1998. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 257–266.
- Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В., 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 213 с.
- Радаков Д.В., 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука. 174 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 303 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И., 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк. 159 с.
- Ariyomo T.O., Watt P.J., 2013. Disassortative mating for boldness decreases reproductive success in the guppy // Behav. Ecol. V. 24. № 6. P. 1320–1326.
- Arnold S.J., 1990. Inheritance and the evolution of behavioral ontogenies // Developmental Behavior Genetics: Neural, Biometric, and Evolutionary Approaches / Eds Hahn M.E. et al. Oxford: Oxford Univ. Press, P. 167–189.

- Arnold S.J.*, 1994. Multivariate inheritance and evolution: a review of concepts // *Quantitative Genetics Studies of Behavioral Evolution* / Ed. Boake C.R.P. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 17–48.
- Baerends G.P.*, 1985. Do the dummy experiments with sticklebacks support the IRM-concept? // *Behaviour*. V. 93. № 1/4. P. 258–277.
- Bakker T.C.M.*, 1994. Genetic correlations and the control of behavior, exemplified by aggressiveness in sticklebacks // *Adv. Study Behav.* V. 23. P. 135–171.
- Bakshi V., Kalin N.*, 2002. Animal models and endophenotypes of anxiety and stress disorders // *Neuropsychopharmacology: the Fifth Generation of Progress* / Eds Davis K.L., Charney D., Coyle J.T., Nemeroff C. N.Y.: Kluwer. P. 883–900.
- Barber I., Dingemans N.J.*, 2010. Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 365. № 1560. P. 4077–4088.
- Beauchamp G.*, 2000. Individual differences in activity and exploration influence leadership in pairs of foraging zebra finches // *Behaviour*. V. 137. P. 301–314.
- Begon M., Wall R.*, 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model // *Funct. Ecol.* V. 1. № 3. P. 237–241.
- Bell A.M.*, 2005. Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *J. Evol. Biol.* V. 18. № 2. P. 464–473.
- Bell A., Stamps J.*, 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks // *Anim. Behav.* V. 68. № 6. P. 1339–1348.
- Bell A.M., Hankison S.J., Laskowski K.L.*, 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // *Anim. Behav.* V. 77. № 4. P. 771–783.
- Benus R., Bohus B., Koolhaas J.M., van Oortmerssen G.A.*, 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies // *Experientia*. V. 47. № 10. P. 1008–1019.
- Bergmüller R., Taborsky M.*, 2010. Animal personality due to social niche specialisation // *Trends Ecol. Evol.* V. 25. P. 504–511.
- Bianco I.H., Wilson S.W.*, 2009. The habenular nuclei: a conserved asymmetric relay station in the vertebrate brain // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 364. № 1519. P. 1005–1020.
- Biro P., Stamps J.*, 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? // *Trends Ecol. Evol.* V. 23. № 7. P. 361–368.
- Biro P., Beckmann C., Stamps J.*, 2010. Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 277. № 1678. P. 71–77.
- Biro P., Abrahams M.V., Post J.R., Parkinson E.A.*, 2006. Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates // *J. Anim. Ecol.* V. 75. № 5. P. 1165–1171.
- Bolhuis J.E., Schouten W.G.P., Schrama J.W., Wiegant V.M.*, 2005. Individual coping characteristics, aggressiveness and fighting strategies in pigs // *Anim. Behav.* V. 69. № 5. P. 1085–1091.
- Bolyard K.J., Rowland W.J.*, 1996. Context dependent response to red coloration in stickleback // *Anim. Behav.* V. 52. P. 923–927.
- Brelvi D., Petersson E., Winberg S.*, 2005. Divergent stress coping styles in juvenile brown trout (*Salmo trutta*) // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 1040. P. 239–245.
- Brick O., Jakobsson S.*, 2002. Individual variation in risk taking: the effect of a predatory threat on fighting behavior in *Nannacara anomala* // *Behav. Ecol.* V. 4. P. 439–442.
- Broglio C., Gómez A., Durán E., Ocaña F.M., Jiménez-Moya F., Rodríguez F., Salas C.*, 2005. Hallmarks of a common forebrain vertebrate plan: specialized pallial areas for spatial, temporal and emotional memory in actinopterygian fish // *Brain Res. Bull.* V. 66. № 4–6. P. 277–281.
- Brown C., Warburton K.*, 1999. Differences in timidity and escape responses between predator-naive and predator-sympatric rainbowfish populations // *Ethology*. V. 105. № 6. P. 491–502.
- Brown C., Gardner C., Braithwaite V.*, 2005. Differential stress responses in fish from areas of high- and low-predation pressure // *J. Comp. Physiol. B.* V. 175. № 5. P. 305–312.
- Brown C., Burgess F., Braithwaite V.A.*, 2007. Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 62. № 2. P. 237–243.
- Brown C., Laland K., Krause J., Ioannou C.C., Couzin I.D., James R., Croft D.P., Krause J.*, 2011. Social organisation and information transfer in schooling fish // *Fish Cognition and Behavior* / Eds Brown C., Laland K., Krause J. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 217–239.
- Bryan J.E., Larkin P.A.*, 1972. Food specialisation by individual trout // *J. Fish. Res. Bd. Can.* V. 29. P. 1615–1624.
- Budaev S.*, 1997a. Alternative styles in the European wrasse, *Symphodus ocellatus*: boldness-related schooling tendency // *Environ. Biol. Fishes.* V. 49. P. 71–78.
- Budaev S.V.*, 1997b. “Personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency // *J. Comp. Psychol.* V. 111. P. 399–411.
- Budaev S.*, 1998. How many dimensions are needed to describe temperament in animals: A factor reanalysis of two data sets // *Int. J. Comp. Psychol.* V. 11. P. 17–29.
- Budaev S.V., Zhuikov A.Y.*, 1998. Avoidance learning and “personality” in the guppy (*Poecilia reticulata*) // *J. Comp. Psychol.* V. 112. № 1. P. 92–94.

- Budaev S., Zworykin D., 2002. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology // J. Ichthyol. V. 42. Supplement. P. S189–S195.
- Budaev S., Andrew R.J., 2009a. Patterns of early embryonic light exposure determine behavioural asymmetries in zebrafish: a habenular hypothesis // Behav. Brain Res. V. 200. № 1. P. 91–94.
- Budaev S.V., Andrew R.J., 2009b. Shyness and behavioural asymmetries in larval zebrafish (*Brachydanio rerio*) developed in light and dark // Behaviour. V. 146. № 8. P. 1037–1052.
- Budaev S., Brown C., 2011. Personality traits and behaviour // Fish Cognition and Behavior / Eds Brown C., Laland K., Krause J. Cambridge, UK: Blackwell. P. 135–165.
- Budaev S., Zworykin D., Mochek A.D., 1999a. Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius* // Behav. Processes. V. 48. № 1. P. 49–56.
- Budaev S.V., Zworykin D.D., Mochek A.D., 1999b. Individual differences in parental care and behaviour profile in the convict cichlid: a correlation study // Anim. Behav. V. 58. № 1. P. 195–202.
- Burns J., Rodd F., 2008. Hastiness, brain size and predation regime affect the performance of wild guppies in a spatial memory task // Anim. Behav. V. 76. № 3. P. 911–922.
- Caro T.M., Bateson P.P.G., 1986. Organization and ontogeny of alternative tactics // Anim. Behav. V. 34. № 5. P. 1483–1499.
- Cattell R.B., 1957. Personality and Motivation Structure and Measurement. N.Y.: World Book. 950 p.
- Cattell R.B., 1973. Personality and Mood by Questionnaire. San Francisco: Jossey-Bass. 532 p.
- Chervet N., Zöttl M., Schürch R., Taborsky M., Heg D., 2011. Repeatability and heritability of behavioural types in a social cichlid // Int. J. Evol. Biol. V. 2011. P. 321729.
- Cheverud J., 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations // Evolution. V. 42. P. 958–968.
- Chittka L., Skorupski P., Raine N.E., 2009. Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making // Trends Ecol. Evol. V. 24. № 7. P. 400–407.
- Clark A.B., Ehlinger T.J., 1987. Pattern and adaptation in individual behavioral differences // Perspectives in ethology / Eds Bateson P.P.G., Klopfer P.H. N.Y.: Plenum Press, P. 1–47.
- Clark C.W., 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle // Behav. Ecol. V. 5. № 2. P. 159–170.
- Coleman K., Wilson D.S., 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific // Anim. Behav. V. 56. № 4. P. 927–936.
- Colgan P., Gotceitas V., Frame J., 1991. Individual variation, acquisition, and reacquisition in a foraging task by juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) // J. Comp. Psychol. V. 105. P. 78–84.
- Conrad J.L., Sih A., 2009. Behavioural type in newly emerged steelhead *Oncorhynchus mykiss* does not predict growth rate in a conventional hatchery rearing environment // J. Fish Biol. V. 75. № 6. P. 1410–1426.
- Conrad J.L., Weinersmith K.L., Brodin T., Saltz J.B., Sih A., 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management // J. Fish Biol. V. 78. № 2. P. 395–435.
- Cooper W.S., Kaplan R.H., 1982. Adaptive “coin-flipping”: a decision-theoretic examination of natural selection for random individual variation // J. Theor. Biol. V. 94. № 1. P. 135–151.
- Coppens C.M., Boer S.F. de, Koolhaas J.M., 2010. Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 365. № 1560. P. 4021–4028.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Croft D.P.D.P., Krause J., James R., 2004. Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*) // Proc. R. Soc. B Biol. Sci. V. 271. Suppl 6. P. S516.
- Croft D.P., Krause J., Darden S.K., Ramnarine I.W., Faria J.J., James R., 2009. Behavioural trait assortment in a social network: patterns and implications // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 63. № 10. P. 1495–1503.
- Dadda M., Domenichini A., Piffer L., Argenton F., Bisazza A., 2010. Early differences in epithalamic left-right asymmetry influence lateralization and personality of adult zebrafish // Behav. Brain Res. V. 206. № 2. P. 208–215.
- Dall S.R.X., Houston A.I., McNamara J.M., 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective // Ecol. Lett. V. 7. № 8. P. 734–739.
- Davies N.B., 1982. Behaviour and competition for scarce resources // Current problems in sociobiology / Ed. King College Sociobiology Group. Cambridge: Cambridge Univ. Press, P. 363–380.
- Depue R.A., Collins P.F., 1999. Neurobiology of the structure of personality: dopamine, facilitation of incentive motivation, and extraversion // Behav. Brain Sci. V. 22. № 3. P. 491–517.
- Dingemanse N.J., N.J., Wolf M. M., 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review // Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. V. 365. № 1560. P. 3947–3958.
- Dingemanse N.J., Kazem A.J.N., Réale D., Wright J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality

- meets individual plasticity // *Trends Ecol. Evol.* V. 25. № 2. P. 81–89.
- Dingemanse N.J., Barber I., Wright J., Brommer J.E.*, 2012. Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations // *J. Evol. Biol.* V. 25. № 3. P. 485–496.
- Dingemanse N.J., Wright J., Kazem A.J., Thomas D.K., Hickling R., Dawnay N.*, 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback // *J. Anim. Ecol.* V. 76. № 6. P. 1128–1138.
- Dingemanse N.J., van der Plas F., Wright J., Réale D., Schrama M., Roff D.A., van der Zee E., Barber I.*, 2009. Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 276. № 1660. P. 1285–1293.
- Dochtermann N.A.*, 2011. Testing Cheverud's conjecture for behavioral correlations and behavioral syndromes // *Evolution*. V. 65. № 6. P. 1814–1820.
- Dochtermann N.A., Roff D.A.*, 2010. Applying a quantitative genetics framework to behavioural syndrome research // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 365. № 1560. P. 4013–4020.
- Dugatkin L.A., Alfieri M.*, 1991. Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 28. P. 243–246.
- Dugatkin L.A., Alfieri M.S.*, 2003. Boldness, behavioral inhibition and learning // *Ethol. Ecol. Evol.* V. 15. № 1. P. 43–49.
- Dugatkin L.A., Mesterton-Gibbons M.*, 1996. Cooperation among unrelated individuals: reciprocal altruism, by-product mutualism and group selection in fishes // *Biosystems*. V. 37. № 1–2. P. 19–30.
- Ehlinger T.J., Wilson D.S.*, 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 85. № 6. P. 1878–1882.
- Falconer D.S., MacKay T.F.C.*, 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Edinburgh: Prentice Hall. 464 p.
- Fleeson W.*, 2004. Moving personality beyond the person-situation debate. The challenge and the opportunity of within-person variability // *Curr. Dir. Psychol. Sci.* V. 13. № 2. P. 83–87.
- Flood N.B., Overmier J.B., Savage G.E.*, 1976. Teleost telencephalon and learning: an interpretive review of data and hypotheses // *Physiol. Behav.* V. 16. P. 783–798.
- Francis R.C.*, 1990. Temperament in a fish: A longitudinal study of the development of individual differences in aggression and social rank in the Midas cichlid // *Ethology*. V. 86. P. 311–325.
- Frost A.J., Winrow-Giffen A., Ashley P.J., Sneddon L.U.*, 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 274. № 1608. P. 333.
- Funder D.C.*, 2009. Persons, behaviors and situations: An agenda for personality psychology in the postwar era // *J. Res. Pers.* V. 43. № 2. P. 120–126.
- Garamszegi L.Z., Markó G., Herczeg G.*, 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables // *Evol. Ecol.* P. 1213–1235.
- Godin J.-G.J., Dugatkin L.A.*, 1996. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 93. P. 10262–10267.
- Gosling S.D.*, 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review // *Curr. Dir. Psychol. Sci.* V. 8. P. 69–75.
- Gosling S.D.*, 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? // *Psychol. Bull.* V. 127. № 1. P. 45–86.
- Gray J.A.*, 1987. *The Psychology of Fear and Stress*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 423 p.
- Grimm V., Uchmański J.*, 2002. Individual variability and population regulation: a model of the significance of within-generation density dependence // *Oecologia*. V. 131. № 2. P. 196–202.
- Groothuis T.G.G., Carere C.*, 2005. Avian personalities: characterization and epigenesis // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 29. № 1. P. 137–150.
- Harcourt J.L., Ang T.Z., Sweetman G., Johnstone R.A., Manica A.*, 2009. Social feedback and the emergence of leaders and followers // *Curr. Biol.* V. 19. № 3. P. 248–252.
- Hebb D.O.*, 1955. Drives and the C. N. S. (conceptual nervous system). *Psychol. Rev.* V. 62. P. 243–254.
- Helfman G.S.*, 1984. School fidelity in fishes: The yellow perch pattern // *Anim. Behav.* V. 32. № 3. P. 663–672.
- Hellström G., Magnhagen C.*, 2011. The influence of experience on risk taking: results from a common-garden experiment on populations of Eurasian perch // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 65. № 10. P. 1917–1926.
- Hemelrijk C.K., Wantia J.*, 2005. Individual variation by self-organisation // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 29. № 1. P. 125–136.
- Herczeg G., Garamszegi L.Z.*, 2011. Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 66. № 1. P. 161–169.
- Huntingford F.A.*, 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *Anim. Behav.* V. 24. P. 245–260.
- Huntingford F.A., Andrew G., Mackenzie S., Morera D., Coyle S.M., Pilarczyk M., Kadri S.*, 2010. Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio* // *J. Fish Biol.* V. 76. № 7. P. 1576–1591.

- Jinks J.L., Broadhurst P.L., 1974. How to analyse the inheritance of behaviour in animals – the biometrical approach // *The genetics of behaviour* / Ed. van Abeelen J.H.F. Amsterdam: North-Holland. P. 1–41.
- Johnson P., Hoppensteadt F.C., Smith J.J., Bush G.J., 1996. Conditions for sympatric speciation: a diploid model incorporating habitat fidelity and non-habitat assortative mating // *Evol. Ecol.* V. 10. P. 187–205.
- Kasumyan A., Sidorov S., 2002. Individual variability of taste preferences in the minnow *Phoxinus phoxinus*. *J. Ichthyol.* 42, S241–S254.
- Kenrick D.T., Funder D.C., 1988. Profiting from controversy: lessons from the person-situation debate // *Am. Psychol.* V. 43. P. 23–34.
- Kondrashov A.S., Shpak M., 1998. On the origin of species by means of assortative mating // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 265. P. 2273–2278.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A., Blokhuis H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 23. № 7. P. 925–935.
- Koolhaas J.M., Bartolomucci A., Buwalda B., de Boer S.F., Flügge G., Korte S.M., Meerlo P., Murison R., Olivier B., Palanza P., Richter-Levin G., Sgoifo A., Steimer T., Stiedl O., van Dijk G., Wöhr M., Fuchs E., 2011. Stress revisited: a critical evaluation of the stress concept // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 35. № 5. P. 1291–1301.
- Krause J., James R., Croft D.P., 2010. Personality in the context of social networks // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 365. № 1560. P. 4099–4106.
- Krebs J.R., Davies N.B., 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell. 420 p.
- Kurvers R.H.J.M., Eijkelenkamp B., van Oers K., van Lith B., van Wieren S.E., Ydenberg R.C., Prins H.H.T., 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese // *Anim. Behav.* V. 78. № 2. P. 447–453.
- Langlet O., 1971. Revising some terms of intra-specific differentiation // *Hereditas.* V. 68. P. 277–280.
- Lautin A., 2002. *The Limbic Brain*. N.Y.: Kluwer. 134 p.
- Leblond C., Reeb S.G., 2006. Individual leadership and boldness in shoals of golden shiners (*Notemigonus crysoleucas*) // *Behaviour.* V. 143. № 10. P. 1263–1280.
- Livesley W.J., Jang K.L., Vernon P.A., 1998. Phenotypic and genetic structure of traits delineating personality disorder // *Arch. Gen. Psychiatry.* V. 55. P. 941–948.
- Lomnicki A., 1988. *Population Ecology of Individuals*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 223 p.
- Lorenz K., 1974. Analogy as a source of knowledge // *Science.* V. 185. № 147. P. 229–234.
- Magnhagen C., 2006. Social influence on the correlation between behaviours in young-of-the-year perch // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 61. № 4. P. 525–531.
- Magnhagen C., Bunnefeld N., 2009. Express your personality or go along with the group: what determines the behaviour of shoaling perch? // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 276. № 1671. P. 3369–3375.
- Magnhagen C., Staffan F., 2004. Is boldness affected by group composition in young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*)? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 57. № 3. P. 295–303.
- Magurran A.E., 1993. Individual differences and alternative behaviours // *The Behaviour of Teleost Fishes* / Ed. Pitcher T.J. L.: Chapman & Hall. P. 441–477.
- Maynard Smith J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 224 p.
- McElreath R., Strimling P., 2006. How noisy information and individual asymmetries can make “personality” an adaptation: a simple model // *Anim. Behav.* V. 72. № 5. P. 1135–1139.
- McNamara J.M., Stephens P.A., Dall S.R.X., Houston A.I., 2009. Evolution of trust and trustworthiness: social awareness favours personality differences // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 276. № 1657. P. 605–613.
- Mesquita F.O., 2011. Coping styles and learning in fish: developing behavioural tools for welfare-friendly aquaculture // PhD thesis. Univ. Glasgow. 212 p.
- Michener C.D., Sokal R.R., 1957. A quantitative approach to a problem of classification // *Evolution.* V. 11. P. 130–162.
- Mikheev V.N., Wanzenböck J., 1999. Satiation-dependent, intra-cohort variations in prey size selection of young roach (*Rutilus rutilus*) // *Oecologia.* V. 121. P. 499–505.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., 2005. Contestable shelters provoke aggression among 0+ perch, *Perca fluviatilis* // *Environ. Biol. Fishes.* V. 73. P. 227–231.
- Milinski M., Kulling D., Kettler R., 1990. Tit for Tat: sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) “trusting” a cooperating partner // *Behav. Ecol.* V. 1. № 1. P. 7–11.
- Mischel W., 1973. Toward a cognitive social learning reconceptualization of personality // *Psychol. Rev.* V. 80. № 4. P. 252–283.
- Moreira P.S., Pulman K.G.T., Pottinger T.G., 2004. Extinction of a conditioned response in rainbow trout selected for high or low responsiveness to stress // *Horm. Behav.* V. 46. № 4. P. 450–457.
- Nakagawa S., Schielzeth H., 2010. Repeatability for gaussian and non-gaussian data: A practical guide for biologists // *Biol. Rev.* V. 85. № 4. P. 935–956.
- van Oers K., Drent P.J., de Jong G., van Noordwijk A.J., 2004. Additive and nonadditive genetic variation in avian personality traits // *Heredity.* V. 93. № 5. P. 496–503.
- van Oers K., de Jong G., van Noordwijk A.J., Kempenaers B., Drent P.B., 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies // *Behaviour.* V. 142. № 9. P. 1185–1206.

- Øverli Ø., Winberg S., Pottinger T.G., 2005. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout—a review // *Integr. Comp. Biol.* V. 45. № 3. P. 463–474.
- Øverli Ø., Pottinger T.G., Carrick T.R., Øverli E., Winberg S., 2001. Brain monoaminergic activity in rainbow trout selected for high and low stress responsiveness // *Brain Behav. Evol.* V. 57. P. 214–224.
- Øverli Ø., Pottinger T.G., Carrick T.R., Øverli E., Winberg S., 2002. Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness // *J. Exp. Biol.* V. 205. № Pt 3. P. 391–395.
- Øverli Ø., Sørensen C., Pulman K.G., Pottinger T.G., Korzan W., Summers C.H., Nilsson G.E., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 31. № 3. P. 396–412.
- Petrovskii S., Blackshaw R., Li B.-L., 2008. Consequences of the Allee effect and intraspecific competition on population persistence under adverse environmental conditions // *Bull. Math. Biol.* V. 70. № 2. P. 412–437.
- Pike T.W., Samanta M., Lindström J., Royle N.J., 2008. Behavioural phenotype affects social interactions in an animal network // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 275. № 1650. P. 2515–2520.
- Pitcher T.J., Parrish J.K., 1993. Functions of schooling behaviour in teleosts // *The Behaviour of Teleost Fishes* / Ed. Pitcher T.J. L.: Chapman & Hall. P. 363–439.
- Pitcher T.J., Wyche C.J., Magurran A.E., 1982. Evidence for position preferences in schooling mackerel // *Anim. Behav.* V. 30. № 3. P. 932–934.
- Piyapong C., Krause J., Chapman B.B., Ramnarine I.W., Louca V., Croft D.P., 2009. Sex matters: a social context to boldness in guppies (*Poecilia reticulata*) // *Behav. Ecol.* V. 21. № 1. P. 3–8.
- Portavella M., Vargas J.P., 2005. Emotional and spatial learning in goldfish is dependent on different telencephalic pallial systems // *Eur. J. Neurosci.* V. 21. № 10. P. 2800–2806.
- Pottinger T.G., Carrick T.R., 2001. Stress responsiveness affects dominant-subordinate relationships in rainbow trout // *Horm. Behav.* V. 40. № 3. P. 419–427.
- Rands S.A., Cowlshaw G., Pettifor R.A., Rowcliffe J.M., Johnstone R.A., 2003. Spontaneous emergence of leaders and followers in foraging pairs // *Nature.* № 423. P. 432–434.
- Raoult V., Brown C., Zuberi A., Williamson J.E., 2011. Blood cortisol concentrations predict boldness in juvenile mulloay (*Argyrosomus japonicus*) // *J. Ethol.* V. 30. № 2. P. 225–232.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemans N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V. 82. № 2. P. 291–318.
- Riebli T., Avgan B., Bottini A.-M., Duc C., Taborsky M., Heg D., 2011. Behavioural type affects dominance and growth in staged encounters of cooperatively breeding cichlids // *Anim. Behav.* V. 81. № 1. P. 313–323.
- Riebli T., Taborsky M., Chervet N., Apolloni N., Zürcher Y., Heg D., 2012. Behavioural type, status and social context affect behaviour and resource allocation in cooperatively breeding cichlids // *Anim. Behav.* V. 8. № 4. P. 925–936.
- Ringler N.H., 1983. Variation in foraging tactics of fishes // *Predators and Prey in Fishes* / Eds Noakes D.L.G. et al. Hague: Dr. W. Junk Publishers. P. 159–172.
- Roff D.A., 1995. The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture // *Heredity.* V. 74. P. 481–490.
- Rowland W.J., 1982. The effects of male coloration on stickleback aggression: a reexamination // *Behaviour.* V. 80. P. 118–126.
- Ruiz-Gomez M.D.L., Kittilsen S., Höglund E., Huntingford F.A., Sørensen C., Pottinger T.G., Bakken M., Winberg S., Korzan W.J., Øverli Ø., 2008. Behavioral plasticity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with divergent coping styles: when doves become hawks // *Horm. Behav.* V. 54. № 4. P. 534–538.
- Saetre P., Strandberg E., Sundgren P.E., Pettersson U., Jazin E., Bergström T.F., 2006. The genetic contribution to canine personality // *Genes. Brain. Behav.* V. 5. № 3. P. 240–248.
- Schjolden J., Stoskhus A., Winberg S., 2005. Does individual variation in stress responses and agonistic behavior reflect divergent stress coping strategies in juvenile rainbow trout? // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 78. № 5. P. 715–723.
- Schluter D., Price T.D., Rowe L., 1991. Conflicting selection pressures and life history trade-offs // *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B.* V. 246. P. 11–17.
- Shepard P.D., Holcomb H.H., Gold J.M., 2006. Schizophrenia in translation: the presence of absence: habenular regulation of dopamine neurons and the encoding of negative outcomes // *Schizophr. Bull.* V. 32. № 3. P. 417–421.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., Ziemba R.E., 2004a. Behavioral syndromes: an integrative overview // *Q. Rev. Biol.* V. 79. № 3. P. 241–277.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., 2004b. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. № 7. P. 372–378.
- Slater P.J.B., 1981. Individual differences in animal behavior // *Perspectives in Ethology.* Vol. 4. Advantages of Diversity / Eds Bateson P.P.G., Klopfer P.H. N.Y.: Plenum Press. P. 35–49.
- Smith B.R., Blumstein D.T., 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis // *Behav. Ecol.* V. 19. № 2. P. 448–455.

- Smith T.B., Skúlason S., 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 27. № 1996. P. 111–133.
- Stamps J.A., 2007. Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals // *Ecol. Lett.* V. 10. № 5. P. 355–363.
- Sumpter D.J.T. et al., 2008. Consensus decision making by fish // *Curr. Biol.* V. 18. № 22. P. 1773–1777.
- Sutherland R.J., 1982. The dorsal diencephalic conduction system: a review of the anatomy and functions of the habenular complex // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 6. № 1. P. 1–13.
- Tinbergen N., 1963. On aims and methods of ethology // *Z. Tierpsychol.* V. 20. № 4. P. 410–433.
- Tulley J.J., Huntingford F.A., 1988. Additional information on the relationship between intra-specific aggression and anti-predator behaviour in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Ethology.* V. 78. P. 219–222.
- Uchmanski J., 2000. Individual variability and population regulation: an individual-based model // *Oikos.* V. 90. № 3. P. 539–548.
- Uher J., 2008. Comparative Personality Research: Methodological Approaches // *Eur. J. Pers.* V. 455. P. 427–455.
- Uher J., 2011. Personality in nonhuman primates: What can we learn from human personality psychology // *Personality and temperament in nonhuman primates.* N.Y.: Springer. P. 41–76.
- Vazire S., Gosling S.D., Dickey A.S., Schapiro S.J., 2007. Measuring personality in nonhuman animals // *Handbook of Research Methods in Personality Psychology* / Eds Robins R.W., Fraley R.C., Krueger R.F. N.Y.: Guilford. P. 190–206.
- Ward A.J.W., Thomas P., Hart P.J.B., Krause J., 2004. Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 55. № 6. P. 561–568.
- Wilson A.D.M., Stevens E.D., 2005. Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Ethology.* V. 111. № 9. P. 849–862.
- Wilson A.D.M., Godin J.-G.J., 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* // *Behav. Ecol.* V. 20. № 2. P. 231–237.
- Wilson D.S., 1998. Adaptive individual differences within single populations // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* V. 353. № 1366. P. 199–205.
- Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L., 1993. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait // *J. Comp. Psychol.* V. 107. № 3. P. 250–260.
- Wilson D.S., Clark A.B., Coleman K., Dearstyne T., 1994. Shyness and boldness in humans and other animals // *Trends Ecol. Evol.* V. 9. № 11. P. 442–446.
- Witsenburg F., Schuerch R., Otti O., Heg D., 2010. Behavioural types and ecological effects in a natural population of the cooperative cichlid *Neolamprologus pulcher* // *Anim. Behav.* V. 80. № 4. P. 757–767.
- Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J., 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities // *Nature.* V. 447. № 7144. P. 581–584.
- Wright D., Nakamichi R., Krause J., Butlin R.K., 2006a. QTL analysis of behavioral and morphological differentiation between wild and laboratory zebrafish (*Danio rerio*) // *Behav. Genet.* V. 36. № 2. P. 271–284.
- Wright D., Butlin R.K., Carlborg O., 2006b. Epistatic regulation of behavioural and morphological traits in the zebrafish (*Danio rerio*) // *Behav. Genet.* V. 36. № 6. P. 914–922.
- Wright D., Rimmer L.B., Pritchard V.L., Krause J., Butlin R.K., 2003. Inter and intra-population variation in shoaling and boldness in the zebrafish (*Danio rerio*) // *Naturwissenschaften.* V. 90. № 8. P. 374–377.
- Wullimann M.F., Mueller T., 2004. Teleostean and mammalian forebrains contrasted: Evidence from genes to behavior // *J. Comp. Neurol.* V. 475. № 2. P. 143–162.
- Yamamoto N., Ishikawa Y., Yoshimoto M., Xue H.G., Bahaxar N., Sawai N., Yang C.Y., Ozawa H., Ito H., 2007. A new interpretation on the homology of the teleostean telencephalon based on hodology and a new eversion model // *Brain. Behav. Evol.* V. 69. № 2. P. 96–104.
- Zhuikov A.Y., Couvillon P., Bitterman M.E., 1994. Quantitative two-process analysis of avoidance conditioning in goldfish // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* V. 20. № 1. P. 32–43.
- Zworykin D., Budaev S., Mochek A., 2000. Does parental fin digging improve feeding opportunities for offspring in the convict cichlid? // *Environ. Biol. Fishes.* № 1995. P. 443–449.

Individual differences in behavior and mechanisms of ecological differentiation with fishes as an example

S. V. Budaev, V. N. Mikheev, D. S. Pavlov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071 Moscow, Leninsky Pr., 33
e-mail: sbudaev@gmail.com*

In this paper we present a review of individual differences in animal behavior exemplified by fishes. Main approaches to these differences investigation are outlined. Such terms as temperament can be used to describe consistent characteristics of individuality in animals. It should be emphasized that consistency over time and across situations is the main classification characteristic of the temperament trait. We also briefly review genetic and physiological mechanisms of individuality in fish, factors affecting their development in the ontogeny, and effects of the individual experience. Significant adaptive value of temperament is shown: in many cases the natural selection maintains alternative behavioral tactics. We also consider the main quantitative models accounting for the coexistence of individuals with different behavioral patterns. Finally, it is demonstrated that patterns of behavioral individuality may significantly affect population dynamics.