

Ячменникова Анна Андреевна

Становление системы социальных связей
в группе волчат (*Canis lupus* L., 1758):
результаты применения разных методов анализа

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

МОСКВА – 2012

Работа выполнена в лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель

Поярков Андрей Дмитриевич
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты

Чабовский Андрей Всеволодович
доктор биологических наук,
зав. лаб. популяционной экологии
ФГБУН Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Гольцман Михаил Ефимович
кандидат биологических наук,
с.н.с. Биологического факультета
МГУ имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация

ГБУ «Московский зоопарк»

Защита состоится 24 апреля 2012 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33, в конференц-зале.

Тел/факс: +7 (495) 952-73-24; E-mail: zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Автореферат разослан 23 марта 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Кацман Е.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Среди фундаментальных проблем биологии вопросы онтогенеза занимают особое и принципиально важное место (Уоддингтон, 1962; Шмальгаузен, 1964). Недаром одна из самых новых и активно развивающихся отраслей биологии называется *evo-devo* «эволюция развития», в которой онтогенез рассматривается как важнейший процесс, определяющий изменчивость фенотипа и его эволюцию. Поведение – один из наиболее активных способов приспособления животных к многообразию условий окружающей среды. Оно обеспечивает выживание и воспроизведение как отдельной особи, так и вида в целом (Зорина и др., 2002).

Социальная среда наиболее предсказуемая и вместе с тем принципиально важная для выживания и существования индивида (Гольцман, 1984; Попов, Чабовский, 2005; Крученкова, 2009). У млекопитающих вновь родившийся детеныш в первую очередь попадает под влияние материнской социальной среды (Крученкова, 2005), при этом у видов с множественным выводком он сразу же попадает и в окружение своих братьев. Влияние братьев и сестер на формирование особи принципиально важно, и во многих случаях даже сопоставимо с материнским. Если отношения мать-детеныш можно характеризовать как связь вертикального уровня, то связь однопометников – это связь горизонтальная. Влияние сибсов друг на друга наряду с материнским – первое социальное влияние, под воздействием которого происходит становление индивида. Таким образом, задача изучения взаимовлияний детенышей одного возраста является актуальной. Однако если материнскому поведению в исследованиях уделяется большое внимание и эта область развивается очень активно (Крученкова, 2009), влиянию братьев и сестер или ровесников друг на друга в процессе становления и развития поведения посвящено гораздо меньше работ. Для решения этой актуальной проблемы онтогенеза социальных отношений необходимо искать корректные методологические подходы к описанию и анализу поведения в его динамике. Методологическим вопросам корректного описания поведения и дальнейшему его анализу посвящены работы многих авторов (Crook, 1970; Панов, 1978, 1983; Lehner, 2000; Никольский, 1992 и др.). При описании поведения как потока, состоящего из единиц одного порядка, чаще всего

реализуемом в практике поведенческих исследований, подчас ускользает сложность наблюдаемых феноменов. Особенно это заметно в отношении их временной структуры, которая наиболее трудно поддается анализу. Положительный сдвиг в этой области связан с изучением, так называемых временных паттернов (Magnusson, 2000). Разработанный для этого метод направлен на поиск и описание временных устойчиво повторяющихся последовательностей событий. Новые методы такого характера актуальны при исследовании становления социальных систем.

Фундаментальная проблема, в рамках которой выполнялась работа.
Онтогенез социального поведения.

Цели и задачи исследования. Установить закономерности в динамике формирования взаимоотношений особей в группе волков в период постнатального онтогенеза с использованием разных методов описания и анализа поведения; выяснить *когда и как* формируется *группа* как социальная единица из социальных единиц-особей.

В рамках нашего исследования были поставлены следующие задачи:

1. Описать бюджет суточной активности разных форм поведения волчат и его динамику в онтогенезе.
2. Количественно оценить степень социальной привязанности и зависимости особей, используя традиционные методы оценки (индексы ассоциации особей, синхронизацию их активностей, частоту контактов особей, дистанции во время сна между ними).
3. Оценить разнокачественность особей по социальному статусу, установить динамику формирования иерархии, используя социограммы агрессивного, дружелюбного и нейтрального поведения между ними в группах.
4. На основе результатов традиционных методов анализа и динамики бюджета активности пересмотреть периодизацию онтогенеза у волка.
5. Выявить скрытые паттерны в поведении волков с помощью программы «Theme» NOLDUS и оценить их параметры, на основании чего провести системный анализ поведения всех членов группы для определения их взаимосвязи.

6. Установить ролевую структуру группы, выделив особей-инициаторов и особей-адресатов различных паттернов; оценить степень их влияния на организацию поведения группы как целого.
7. Установить закономерности процесса становления группы как социальной единицы из отдельных социальных единиц – особей на основе качественного анализа паттернов в социальном аспекте.
8. Сопоставить возможности традиционных методов поиска взаимосвязей между особями с системным методом поиска скрытых паттернов в поведении группы волчат.

Научная новизна работы. Впервые показано, как у волчат в постнатальном онтогенезе изменяется суточный баланс 18 типов активностей. Показаны преимущества нового подхода, впервые примененного для исследования процесса становления первичной системы социальных взаимоотношений (на примере искусственно сформированных групп волчат) в течение 6 месяцев постнатального развития. Впервые проведено сравнение традиционных методик исследования социальных взаимосвязей и новых, альтернативных, основанных на системном подходе. Проведена ревизия периодизации постнатального онтогенеза волка и выделен новый период, названный «трансформационным», наступающий после периода социализации и непосредственно предшествующий ювенильному.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные данные дополняют представления об онтогенезе псовых. Результаты применения разных типов методов анализа социального поведения позволяют целостно анализировать формирование социального поведения хищных млекопитающих. Результаты данной работы могут быть использованы при составлении курсов лекций в высших учебных заведениях по специальностям этология, поведенческая экология. Также они позволяют эффективно подбирать методы регистрации и анализа поведения в онтогенезе в соответствии с конкретными задачами. Возможно использование полученных данных при моделировании процессов формирования групп важных в хозяйственном отношении видов млекопитающих.

Апробация работы. Результаты исследования доложены и обсуждены на конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (г. Черноголовка, 2009), на Этологическом семинаре ИПЭЭ РАН (2010), на Международной научной конференции по генетике, поведению и социальности сем. Собачьи (г. Вена, 2010 г.), на IX Съезде Териологического Общества при РАН (Москва, 2011), на кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (2011), на кафедре зоологии биолого-почвенного факультета СПбГУ (2011), на 8^й Международной научной конференции по поведению, физиологии и генетике (г. Берлин, 2011). Диссертация апробирована на межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ РАН 27 февраля 2012 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 печатных работ, из них одна – в рецензируемом журнале из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 258 страницах и включает введение, обзор литературы, методику, результаты исследования, обсуждение, выводы и список литературы. Последний содержит 200 источников, из которых 82 на русском и 118 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему руководителю с.н.с., к.б.н. А.Д. Пояркову за всестороннюю помощь, а также д.б.н., проф. Я.К. Бадридзе, Е.Ю. Блудченко, А.А. Пятковой, Е.А. Ванисовой, О.С. Лучкиной, О.Л. Солониной. Выражаю признательность сотрудникам биостанции «Чистый Лес» В.В. Бологову, Н.В. Бологовой, В.С. и С.И. Пажетновым. Благодарю С.П. Румянцева, Я.Э. Зоммера. Выражаю признательность НИИ нормальной физиологии имени П.К. Анохина РАМН, лично И.Ю. Зарайской за возможность работы в лаборатории системогенеза поведения. Благодарю И.Г. Покровского и Э.Н. Рахимбердиева за консультации по статистической обработке данных, заведующего лабораторией поведения и поведенческой экологии млекопитающих ИПЭЭ РАН чл.-корр. РАН проф. В.В. Рожнова за ценные советы и рекомендации.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Во **введении** обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Определены основные понятия, используемые в работе (импринтинг, сенситивный период). Рассмотрена этапность, как основной принцип онтогенеза поведения. Подробно проанализировано раннее социальное развитие в схеме классического шкалирования онтогенеза основных типов поведения у волчат. Приведены данные об использовании волками участка обитания в период выращивания щенков, наличии семейных традиций («охотничья школа») и роли игрового поведения в формировании полноценной особи. Приведены данные об общих понятиях социального поведения и социальной организации у разных видов. Описаны подходы к пониманию терминов «социальность» и «социальные связи», а также понятие системы доминирования-подчинения. Проанализировано изменение взглядов на социальную структуру волков: линейная иерархия; система двух параллельных иерархий самцов и самок; концепция разделения труда; позиционно-ролевая концепция. Отдельный раздел посвящен описанию взаимосвязи параметров категориальных характеристик поведения в онтогенезе и социуме с точки зрения системного подхода. Обсуждены некоторые из современных актуальных способов анализа поведения сложных социальных систем и последовательностей обмена потоками информации между особями. Рассмотрены методы анализа социальных сетей, потоковых социальных опросов (детерминационный анализ), а также организованных во времени сложных нелинейных последовательностей элементов; в потоке которых элементы взаимосвязаны и один способен определять положение другого (Т-паттерны). Подробно рассмотрен применявшийся в работе метод вычисления временных паттернов в поведении животных. Паттерны – жестко детерминированные по структуре и составу нелинейные, многократно повторяющиеся во времени, последовательности поведения. Они выявляются восходящим двоичным алгоритмом, в основе которого лежит последовательное сравнение событий последовательности, событий и их сочетаний в пределах временного критического интервала.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место проведения исследования; условия и сроки содержания животных и сбора данных. Работа проведена на базе Торопецкой биологической станции «Чистый лес» (Тверская обл., Торопецкий район, д. Бубоницы), которая является опорным пунктом Торопецкого муниципального заказника «Чистый лес» (площадь 3500 га). Наблюдения проводили в экспериментальных вольерах вблизи заброшенной деревни Пуплово. Сложный вольерный комплекс (№1) включает три вольера – малый (площадь 150 м²), средний (5000 м²), и большой (10000 м²). Вольер №2 (площадь 600 м²) находился на расстоянии 1 км от вольерного комплекса №1. По своей площади, рельефу, обогащенности среды вольеры аналогичны территориям дневок, на которых проходят все этапы начального развития волчат в природе (Joslin, 1967; Mech, 1970; Эрнандес-Бланко и др., 2005). По аналогии с тем, как волчица 2-3 раза за летний период сменяет дневки, мы переводили волчат из вольера в вольер большей площади, на территорию незнакомую им. Таким образом, процесс выращивания исследуемых волчат был упрощенной моделью их естественного онтогенеза. Были сформированы две группы волчат (по 2 самца и 2 самки каждая). Щенки, объединенные в группу, были взяты из разных выводков в зоопарках в возрасте около 25 дней. После отлучения от родителей всех щенков выкармливали искусственно. Все животные объединялись в группы до начала наблюдений. Основной массив данных по группе №1 (волчата 2007 г. рождения) собирали с 01.06.2007 г. по 27.11.2007 г., по группе №2 (волчата 2008 г. рождения) – с 20.06.2008 г. по 30.09.2008 г.

Методика сбора материала. Круглосуточные наблюдения проводили методом временных срезов шагом в 1 мин (Попов, Ильченко, 2008) каждые 7 (2007 г.) или 10 (2008 г.) дней в течение 6 мес (2007 г.), 4 мес (2008 г.). Для каждой особи фиксировали тип активности, субъекты, на которых были направлены эти активности, и пространственное положение особи. В период между круглосуточными наблюдениями раз в 2 дня методом сплошного протоколирования проводили 6-часовые наблюдения. Материал регистрировался устно с помощью диктофона Olympus VN-3100 PC Digital Voice Recorder (USA). Видеорегистрации в летнее время проводили 1-2 раза в

неделю отдельно от ведения диктограмм (в другие дни): снимали 60 мин игрового поведения выборочно и 60 мин фокальных наблюдений длительностью не менее 10 мин за каждой особью. За сезон 2007 г. по группе №1 проведено 927 ч прямых наблюдений и 20 ч видео; за сезон 2008 г. по группе №2 – 280 ч прямых наблюдений и 18 ч видео. Типы активности, которые регистрировали во время круглосуточных наблюдений, разделили на две категории: индивидуальные и социальные. К первой категории относили: сон, отдых, перемещение, манипуляторную активность, кормовое поведение, экскрецию и маркировку, комфортное поведение, исследовательское поведение, ориентацию на наблюдателя. Ко второй: контакт с наблюдателем, реакцию консолидации, агонистическую активность, дружелюбную активность, следование, избегание контакта, игру, реакцию “стресса”, “реакцию на чужака”. Амбивалентные акты поведения относили к той форме активности, которая преобладала в мотивационном плане и была более четко выражена в морфологии поведения (Овсяников, 1993).

Методика обработки материала. Полученный видеоматериал был оцифрован, аудиоматериал перепечатан; данные были систематизированы, закодированы и организованы в базы данных в программе Access, которые анализировались с помощью программы Statistica 7.0 и в среде R.

Традиционные методы оценки социальных связей. Были использованы такие традиционные методы анализа, как сравнение соотношения активности особей; индекс синхронизации активности; анализ контактов; анализ дистанций во время сна; индекс ассоциации особей; социограммы. Индексы синхронизации для одного типа активности рассчитывали по формуле $I_{syn-AB-activ} = \text{Sum}_{syn} / (\text{Sum}_A + \text{Sum}_B)$, где Sum_{syn} – количество срезов за сутки, когда одновременно одна и та же активность наблюдалась у двух особей A и B ; Sum_A и Sum_B – количество срезов за сутки, когда активность наблюдалась независимо у особи A или B соответственно. Если активности особей полностью синхронизированы, то индекс равен 0,5. Ассоциативные индексы рассчитывались по формуле $I_a = Nab / (Nab + Na + Nb)$, где Nab – число регистраций, когда A и B видели вместе; Na – число регистраций, когда A был виден без B ; Nb – число регистраций, когда B без A . Максимальное значение

индекса равно 1, минимальное 0. Если значение равно 0,5 – то животных видят вместе столько же, сколько и порознь (Попов, Ильченко, 2008). Анализ интенсивности контактов мы проводили по 15 их типам. Анализировали частоту встречи в сутках все возможные двойные, тройные сочетания особей и сочетания «все вчетвером». Для анализа дистанций во время сна были выделены 6 их типов: «плотный контакт», «касание», «близко» (меньше длины корпуса тела) «недалеко» (от 1 до 5 длин корпуса тела), «далеко» (более 5 длин корпуса тела), «очень далеко» (вне зоны видимости). Считали частоту встречаемости разных типов дистанций. Дистанции считали с использованием данных круглосуточных, 6-часовых наблюдений, видео-съемки. Всего проанализировано 282 периода сна. Социограммы считали для всех положительных, отрицательных и нейтральных взаимодействий. Во избежание автокорреляции данных социограммы были построены в результате анализа видеофайлов, а ассоциативные индексы были рассчитаны по 6-часовым наблюдениям.

Анализ скрытых паттернов. Для обнаружения предполагаемых закономерностей в последовательной смене активностей волчат в течение суток в процессе онтогенеза мы использовали программу “Theme 5.0” (NOLDUS), специально разработанную для выявления скрытых временных паттернов (Magnusson, 2000). Как единицу счета (целое событие) в анализе мы использовали строку: автор (инициатор) активности, начало или конец активности, тип активности, особь, с которой связана активность. Примером такой строки может быть: *dunai,e,agon,ad* (Дунай заканчивает драться с Амуром). Программа воспринимала такую запись как одно целое событие и формировала паттерны взаимных связей таких событий. Использовались установочные параметры: уровень значимости $p < 0.005$; минимальное число фактов встречи паттерна равно 5. Для дальнейшего общего анализа все полученные паттерны и их характеристики были экспортированы в базу данных в программе Access, которую мы анализировали с помощью программы Statistica. Таким образом было обработано 63036 типов паттернов для группы №1 и 91875 типов паттернов для группы №2. Для качественного анализа были выбраны все сложные паттерны в порядке их возникновения в онтогенезе,

содержащие агонистическую (80 последовательностей), дружелюбную (25) активности. Сложный паттерн можно отобразить в виде в виде строчной записи: $((rada,b,agon,nr_rada,e,agon,nr)(dunai,b,agon,ad_dunai,e,agon,ad))$. На рис. 1 показана взаимосвязь событий, составляющих этот сложный паттерн. Приведенный паттерн состоит из двух пар взаимосвязанных событий и при расшифровке выглядит так: Самка Рада начинает взаимодействие агонистического характера с самкой Никой и сама завершает его; в связи с этим после самец Дунай инициирует агонистическое взаимодействие с самцом Амуром, после чего сам завершает его.

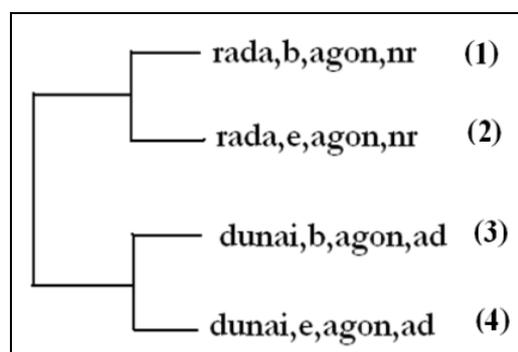


Рис. 1. Схема одного типа сложного паттерна от 25.06.2008, повторившегося в приведенные сутки не менее 5 раз.

Смысловая интерпретация может быть следующей. Самец Дунай моделирует произошедшую ситуацию, созданную самкой Радой, т.е. можно предполагать, что он подражает ей или настолько возбуждается, что разряжает это возбуждение во взаимодействии с Амуром. Самка Рада является первоначально неочевидным организатором поведения всех 4 особей в группе, т.к. является инициатором конфликта с самкой Никой, и влияет на поведение самца Дуная, а также опосредованно – на поведение самца Амура, с которым Дунай вступает в агонистическое взаимодействие. После последовательного разбора возникающих в процессе онтогенеза многократно повторившихся в анализируемых сутках паттернов мы строили заключительные схемы, поэтапно моделирующие процесс социального становления группы.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Баланс суточной активности волчат и изменения в ходе постнатального онтогенеза. В общем соотношении бюджета суточной активности у 8 растущих

волчат, происходящих из разных зоопарков, обладающих разными характерами и индивидуальными историями, различий не обнаружено. Динамика активности выявляет период с 68 по 110 день развития, который мы назвали трансформационным периодом. В этот период происходили резкие скачкообразные закономерные перепады в целом наборе разных типов активности таких, как игровая, агонистическая (смотри рис. 2), маркировочная (смотри рис. 3), ориентировочная, ориентировка на наблюдателя, манипуляторная.

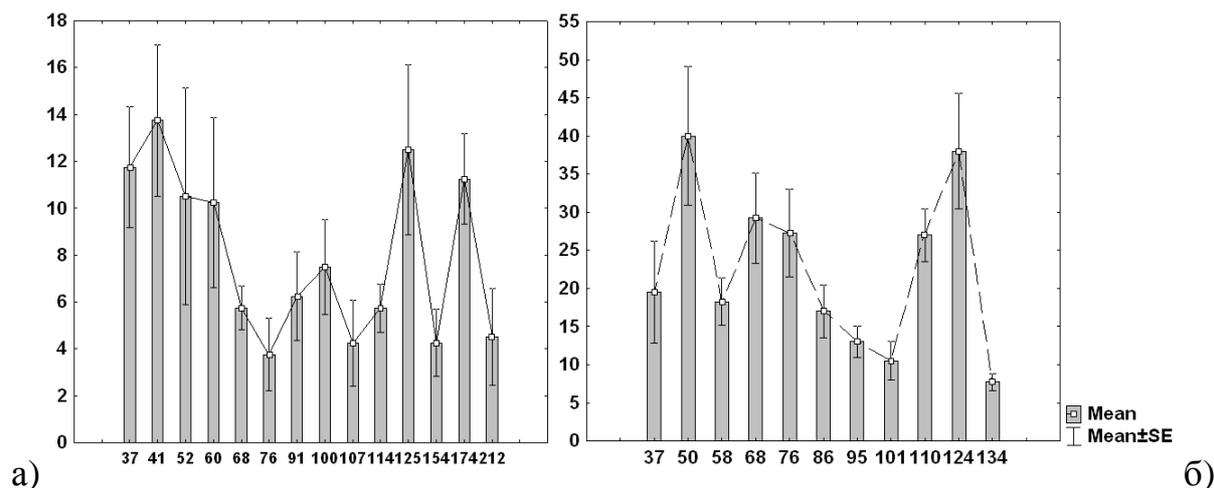


Рис. 2. Сравнительная динамика количества агонистической активности за исследуемый период: среднее для особей в группе №1 (а) и в группе №2 (б). По оси Y указано количество агонистической активности (раз в день); по оси X – возраст волчат в днях (приведено две шкалы для 2007 и 2008 г.).

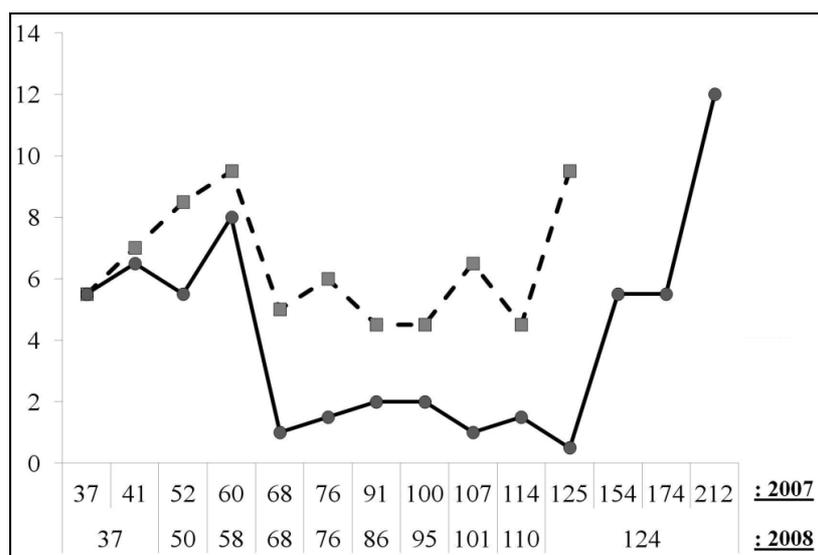


Рис. 3. Сравнительная динамика количества маркировочной активности за исследуемый период у самцов: среднее в группе №1 (сплошная) и в группе №2 (прерывистая). По оси Y указано количество маркировочной активности (раз в день); по оси X – возраст волчат в днях (приведено две шкалы для 2007 и 2008 г.).

Результаты анализа уровня социальной зависимости волчат традиционными методами описания отношений.

Индексы синхронизации активности. В разделе рассмотрена динамика индекса синхронизации активности всех пар особей по всем типам активности в течение исследуемого периода. Минимальная степень синхронизации особей отмечается в возрасте около 68 дней, т.е. в начале трансформационного периода, максимальная – приходится на его окончание (95-101 дни постнатального онтогенеза), см. рис. 4.

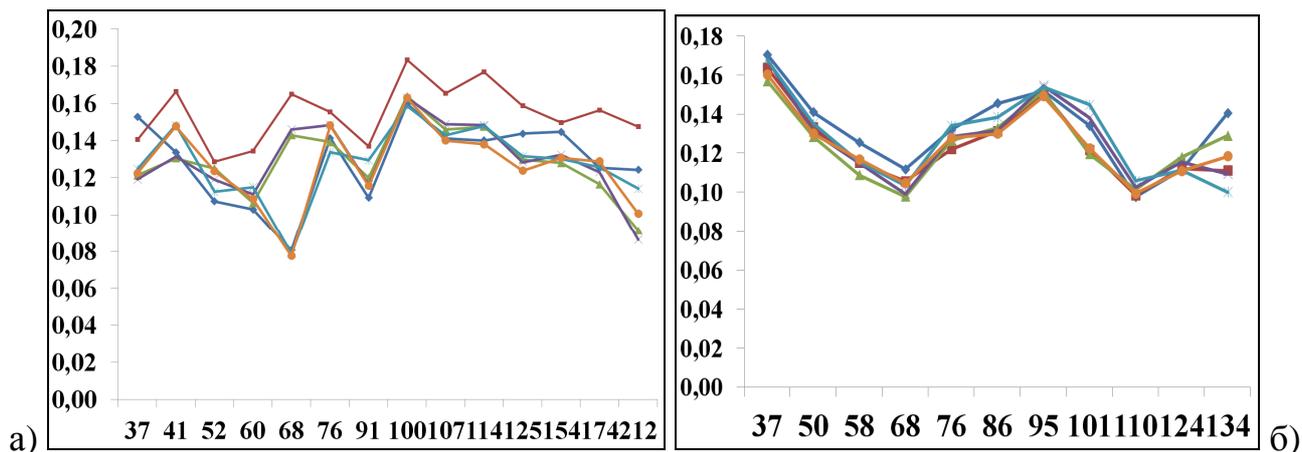


Рис. 4. Сравнительная динамика значений индекса синхронизации активности (I_{syn}) за исследуемый период у а) пар особей в группе №1; б) пар особей в группе №2. По оси X указан возраст волчат в днях; по оси Y – значения I_{syn}^2 .

Ассоциативные индексы. В возрасте волчат 95-100 дней, у самок отмечается локальный максимум значения ассоциативного индекса, в это же время зарегистрирован локальный минимум его значения у самцов (смотри рис. 5). Наибольшие значения ассоциативного индекса характерны для щенков из одного выводка в обоих исследуемых случаях.

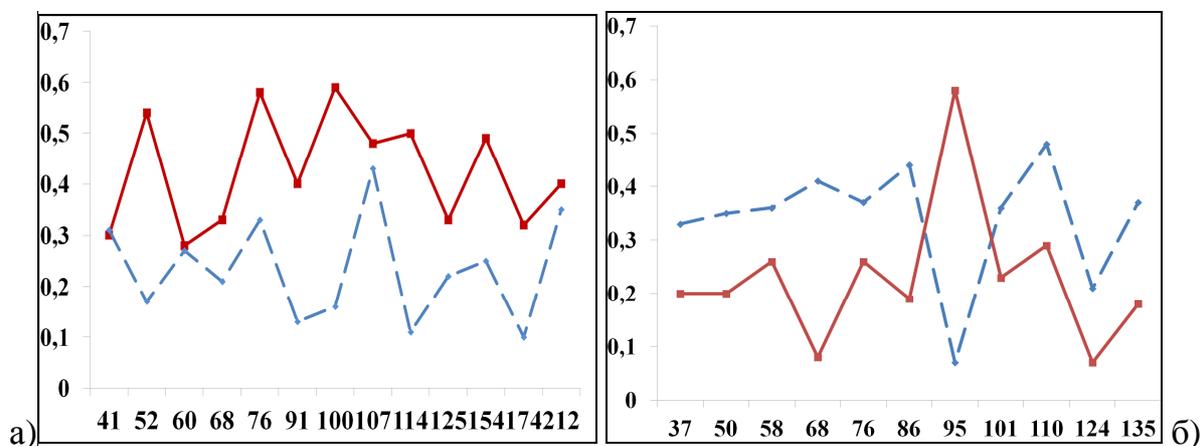


Рис. 5. Сравнительная динамика значений ассоциативного индекса за исследуемый период у самцов (прерывистая) и самок (сплошная) в группе №1 (а); в группе №2 (б). Ось X – возраст волчат в днях; ось Y – значения индекса.

Дистанции во время сна. В формирующейся группе до периода трансформации расстояния между щенками во время сна неполно отражают меру привязанностей особей. В возрасте до 68 дней возникающие в группе конфликты не отражаются на дистанциях сна. После этого возраста конфликты приводят к увеличению дистанций между спящими особями, с отсроченностью в несколько дней. В возрасте 37-58 дней превалирует число близких дистанций, описывающих контакт особей во время сна, постепенно дистанции увеличиваются до средних (сон без контакта: близко, недалеко). Весь последующий период сохраняются средние дистанции, а исключение составляют дни наибольшей социальной напряженности – в такие дни зафиксированы дистанции сна «далеко» и «очень далеко».

Социальная структура групп. Анализ социограмм показал, что социальная структура групп сводится к линейной, либо двум линейным иерархиям; а особи имеют ранги. В обеих группах большинство связей между щенками в группе асимметричны и комплементарны; лидеры в диадах по агонистическим контактам одновременно являются реципиентами большинства дружелюбных контактов, смотри табл. 1.

Табл. 1. Индекс, рассчитанный на основе разницы (Δ) между всеми инициированными контактами и полученными отнесенной к общему числу контактов данного типа.

Индекс по общей дельте (Δ) для особи в группе								
Тип контактов:	Группа №1 (2007 г.)				Группа №2 (2008 г.)			
	Гай	Рем	Таис	Лика	Амур	Дунай	Ника	Рада
Агрессив.	0,66	-0,09	-0,52	0,22	0,56	-0,06	-0,8	0,12
Дружелюб.	-0,29	0,09	0,24	-0,04	-0,11	0,36	0,04	-0,44
Нейтрал.	-0,22	0,16	-0,04	0,09	-0,29	0,27	0,01	-0,03
Ранг особи:	$\alpha^{\text{♂}}$	$\beta^{\text{♂}}$	$\beta^{\text{♀}}$	$\alpha^{\text{♀}}$	$\alpha^{\text{♂}}$	$\beta^{\text{♂}}$	$\beta^{\text{♀}}$	$\alpha^{\text{♀}}$

Частотное распределение сочетания особей в контактах. Среди всех вариантов сочетаний особей при взаимодействиях чаще всего встречалась категория «все», т.е. случаи, когда в контакте принимала участие вся группа целиком. Частота индивидуального поведения была сопоставима. В динамике контактов (изменение частоты контактов с возрастом) у всех особей отмечается тенденция к снижению количества контактов со всеми и одновременному

возрастанию доли самостоятельного поведения(без контактов). Этот период растянут во времени и различается у разных особей соответственно полу и статусу в группе. В онтогенезе этот период регистрируется у самцов ранее, чем у самок, у бета-особей позже, чем у альфа-особей.

Анализ скрытых паттернов в круглосуточной активности волчат в начальный период постнатального онтогенеза. Поведение организовано гораздо более сложно и полно, чем это позволяют зафиксировать обычно употребляемые этологические средства описания и анализа. Для исследования непрерывного потока поведения животных, организованного в последовательности, проведен общий и частный анализ паттернов.

Общий анализ количественных характеристик паттернов. Для каждых суток наблюдений была выявлена высокая степень разнообразия (большое число типов) паттернов, которая менялась в широких пределах: в 2007 г. от 1337 до 13057, и в среднем составляло ($\text{mean} \pm \text{SD}$) 4738.14 ± 3217.8 паттернов в сутки; в 2008 г. от 1388 до более чем 23 600, в среднем 6303.36 ± 7508.23 паттернов в сутки. Сезонная динамика общего количества паттернов претерпевает изменения и соответствует ключевым периодам на шкале онтогенеза волчат.

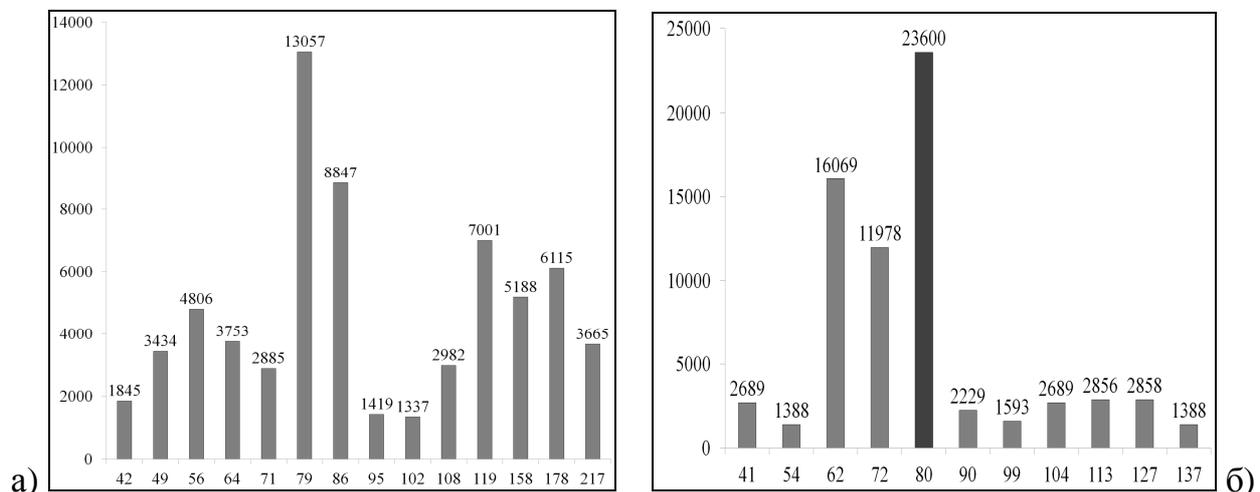


Рис. 6. Изменение разнообразия скрытых паттернов за сезоны наблюдений 2007 и 2008. (а) для группы волчат №1; (б) для группы волчат №2. По оси Y – указано количество типов паттернов; по оси X – возраст волчат в днях.

Сильный скачок количества типов паттернов происходил в начале-середине трансформационного периода (смотри рис. 6) в обеих группах: в возрасте 80-85 дней в группе №1 и 60-80 дней в группе №2. Максимальные и резкие пики

отмечены в одно время: на 79 и 80-ый день, соответственно. Основную долю паттернов (53% для группы №1, 59% для группы №2) составляли уникальные паттерны, относящиеся к категории индивидуальных. Похожую долю 43% (группа №1), 38% (группа №2) составляли паттерны смешанной категории, т.е. такие, в состав которых, как единичные события, входят и социальные и индивидуальные типы активностей. Наименьшее число всех уникальных паттернов, выявленных нами, составляли паттерны социальной категории – 5% (группа №1), 3% (группа №2).

Инициация паттернов особями. Анализ интенсивности, с которой особи иницируют паттерны, показал что α -самец иницирует паттерны постоянно достоверно чаще других – t-тест: $3,77 < t < 4,33$ (группа №1); $3,47 < t < 4,82$ (группа №2), $p=0,00$, см. рис. 7. После α -самца по общему количеству иницированных паттернов следуют либо α -самка (группа №1), либо β -самец (группа №2). Наименьшее количество иницированных паттернов относится к β -самке (группы №1 и №2).

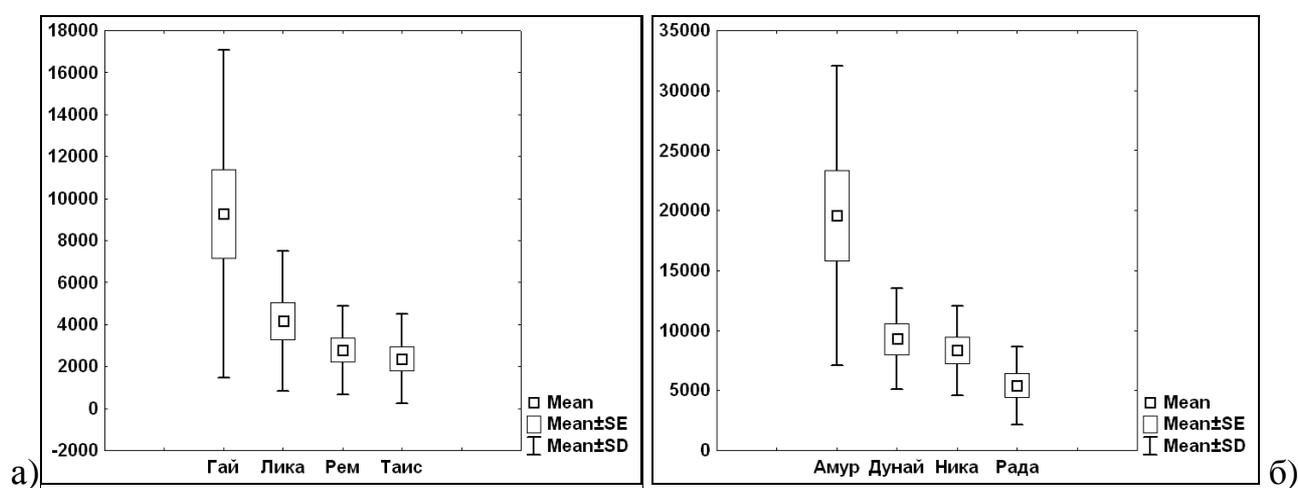


Рис. 7. Количество паттернов, иницированных особью (особь-автор активности находится на первой позиции начала паттерна в его структуре и во времени); данные для группы №1 (а); данные для группы №2 (б). Ось Y – общее количество паттернов, иницированных особью; ось X – имена особей.

Сочетания особей- реципиентов активностей, включенных в паттерны. Из распределения адресатов, на которых направлена активность, показано, что наибольшую долю составляют паттерны, в которых активность индивида, направлена на самого себя, то есть является его самостоятельным в данный момент времени поведением. Те события, в которых особи ориентированы сами

на себя, значительно превышают по степени включенности в паттерны любые события с другим сочетанием адресатов (рис. 8)

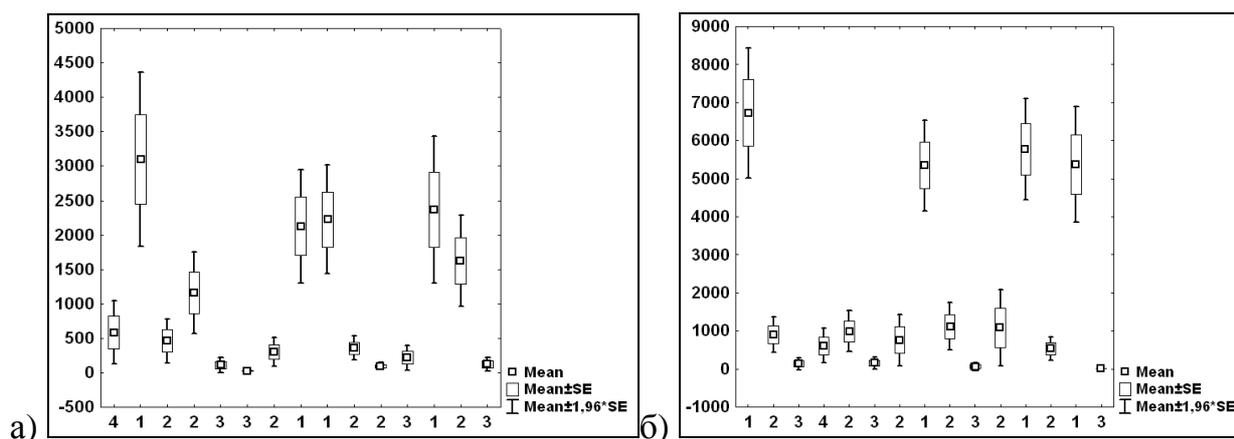


Рис. 8. Сочетания особей, на которых направлена активность, включенные в состав паттернов; (а) данные для группы №1; (б) данные для группы №2. Ось X – количество особей-реципиентов активности, в событиях организующих паттерны: 1 – одна особь; 4 – все особи; ось Y – количество типов паттернов, содержащих эти события.

Тест Вилкоксона; парные сравнения количества самостоятельной активности в паттернах с активностями, адресованными другим особям; группа №1: $2,1 < Z < 3,29$; $p = 0,00$; группа №2: $2,84 < Z < 2,93$; $p = 0,00$. Различия высоко достоверны. Все прочие комбинации практически не отличаются друг от друга, за исключением сочетания «самка-самка» (для группы №1). Это единственное часто встречаемое парное сочетание среди контактов особей.

Частный «bird eye» анализ скрытых паттернов. Приведены результаты подробного разбора и исследования паттернов, содержащих агонистическую и дружелюбную активности для групп №1 и №2.

Анализ всех паттернов с агонистической активностью. В начале периода наблюдений, когда особи только начинали узнавать друг друга индивидуально и не являлись сформированной группой, они вступали в конкурентные отношения за любой ограниченный ресурс, будь то еда, игрушка или общение с партнером по игре. Отношения простой прямой конкуренции выявляли более сильного из партнеров, что и определяло его доступ к ресурсу, в итоге появлялся ранг доминирующей или субординантной особи (α или β). Например, в группе №1 на роль α -самца претендовал самец Гай (gai). Но в возрасте 21 день это положение « α » для самца Гая еще не было установлено; и самец Рем

(rem) регулярно самостоятельно инициировал агонистические взаимодействия с ним. Однако в последующие дни наблюдений – после возраста в 60 дней для самца Рема положение β относительно самца Гая уже установилось, и он обращал к нему поведение подчинения, дружелюбия, которые связывались в паттерны (табл. 2). Схема расшифровки паттернов такая же, как объясняется в методике. После установления α -положения самца появляются паттерны, фиксирующие установление дружелюбных взаимоотношений с обеими самками. После возраста 68 дней, т.е. к началу трансформационного периода, ранговые позиции самцов уже были распределены. С возраста 125 дней, после окончания трансформационного периода у Рема сформировалась его собственная социальная роль, как пограничника, в которой он доминировал. Формирование отношений между другими членами группы анализируется аналогичным образом и происходило по сходной динамике.

Таб. 2. Все типы скрытых паттернов, содержащих агонистическую активность для группы щенков №1, в порядке их возникновения в онтогенезе. gai, rem, tais, lika – клички особей; b,e – начало, конец активности; agon, friend – агонистическая, дружелюбная активность; аббревиатура в конце строки – первые буквы кличек особей-адресатов активности (gr – Гай-Рем).

Дата	Возраст (дни)	Паттерн
21-июн-07	52	(rem,b,agon,gr rem,e,agon,gr)
21-июн-07	52	(rem,b,agon,rt rem,e,agon,rt)
28-июн-07	60	(gai,b,agon,gr gai,e,agon,gr)
28-июн-07	60	(rem,b,friend,gr rem,e,friend,gr)
06-июл-07	68	(gai,b,agon,gr gai,e,agon,gr)
21-июл-07	84	(rem,b,friend,gr rem,e,friend,gr)
28-июл-07	91	(gai,b,friend,gt gai,e,friend,gt)
30-авг-07	125	(gai,b,agon,gr gai,e,agon,gr)
30-авг-07	125	(rem,b,agon,rl rem,e,agon,rl)
30-авг-07	125	(lika,b,agon,gl lika,e,agon,gl)
28-сен-07	154	(gai,b,agon,gr gai,e,agon,gr)
28-сен-07	154	(rem,b,friend,rl rem,e,friend,rl)
18-окт-07	174	(gai,b,agon,gr gai,e,agon,gr)
18-окт-07	174	(rem,b,agon,rl rem,e,agon,rl)
18-окт-07	174	(lika,b,agon,tl lika,e,agon,tl)

Анализ паттернов с агонистической активностью для группы №2, а также паттернов с дружелюбной активностью для групп №1 и №2 был произведен аналогичным образом. Выявлено, что паттерны с дружелюбной активностью точнее описывают установление позиций самок, а паттерны с агонистической – у самцов. Итоговые схемы последовательности становления групп схожи.

Несчетные параметры доминирования. Приведены описания случаев, иллюстрирующих ранжирование волков во время борьбы за ресурс, выявляющей иерархию особей. Кратко обсуждается роль уникальных ситуаций, в ходе которых меняется установившаяся норма иерархической структуры рангов; в них выявляется доминирование животного в отдельной социальной сфере. Приведенные примеры иллюстрируют, каким образом особи, занимающие низкое ранговое положение в терминах линейной иерархии, могут доминировать над особями с высоким ранговым положением.

Оценка результатов описания изменчивости в социальной группе, полученных с использованием традиционных методов анализа и метода поиска скрытых паттернов. Для проверки вклада различных методик в исследование были проведены дискриминантный, а также кластерный и факторный анализы. Все типы анализа показали статистически значимые отличия.

Кластерным и факторным анализом сравнивали данные ассоциативных индексов, данные индексов синхронизации активности и данные об одновременном включении пар особей в состав одного типа паттерна. Результаты кластерного анализа показывают, что эти параметры по-разному описывают изменчивость социальных связей в парах и составляют разные клады. Факторный анализ показал, что лучше всего изменчивость социальных связей в парах описывают индексы синхронизации активности (объединяются в первый фактор), хуже всего – включенность диад в паттерны.

Дискриминантным анализом выявили, какие характеристики паттернов какую изменчивость в формирующейся социальной группе описывают лучше. Сравнивали включенность особи во все паттерны; включенность особи в состав паттернов с игровой активностью; включенность особи в состав паттернов с

дружелюбной и агонистической активностью; включенность особи в состав паттернов как адресата активности (зависимые переменные) по независимым переменным (пол; ранговый статус; особь; выводок; период развития). Статус особи, выводок, пол и особь лучше определяются при анализе общих характеристик паттернов и адресатов активности включенной в паттерны. Периодизация развития выделяется по параметрам игровых паттернов и паттернов с дружелюбной-агонистической активностью.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Трансформационный период и онтогенез. Проведенный нами анализ поведения и отношений в группе волчат с использованием традиционных и новых методов позволяет дополнить существующую классическую периодизацию онтогенеза у псовых (Скотт, Фуллер 1974). На стыке описанных в ее рамках периодов социализации и ювенильного (Скотт, Фуллер 1974; Packard, 2003) нами выделен самостоятельный период, названный «трансформационным» (Ячменникова, Поярков, 2011; Yachmennikova et al., 2012). Помимо трансформации поведения в этот же период, судя по данным литературы также происходят множественные изменения в морфологии и биологии растущих волчат. В результате обработки и закрепления информации, которая накопилась у каждого волчонка за период до возраста 68 дней – в последующий трансформационный период происходит первичная стабилизация социальных отношений. До этого, в условиях исходной первичной социальной среды волчата не имели опыта оценки других особей и не были взаимосвязаны настолько, чтобы составлять социальную систему. Переход от социальных единиц-*особей* к социальной единице-*группе* ознаменовывается сначала высокой степенью организованности поведенческого потока разных особей, это описывается наибольшим количеством стереотипных сложных последовательностей – паттернов и высокой степенью синхронизации активности в парах. Эта организованность выходит на уровень скрытого автоматизма действий и взаимодействий индивидуумов, что следует из большого количества самостоятельного поведения в составе паттернов. После

того, как система совершает свой локальный «ароморфоз» и выходит на новый уровень организации, сформированное целое не требует многократных репетиций функционирования целого. Количество паттернов снижается до минимума.

Структура группы. Разные использованные нами методы позволяют уловить процесс формирования структуры группы. Это происходит на фоне общих для всех щенков правил развития. Например, бюджет активности, соотношение типов активности, их динамика в онтогенезе во многих чертах повторяются. Несмотря на разные индивидуальности, которые формируют группу и различный процесс ее становления, одинаковый результат – похожая социальная структура – достигается независимо. Ее можно охарактеризовать с точки зрения позиционно-ролевой концепции (Поярков, 1986; Овсяников, 1973). Исследуемый период онтогенеза определяет формирование социальных позиций у щенков, что является величиной преадаптивной относительно социальной роли.

Уровень включенности особей в паттерны и количество паттернов инициированных каждым волком, связаны с рангом особи в группе. Доминантный самец занимает первое место, его активность включена в наибольшее количество типов паттернов, также он инициирует большинство из них. Это наглядно и математически достоверно показывает, что доминант является основой, стержнем организации поведения группы. Доля связанности в последовательность наглядно отражает вклад каждой особи в степень сплочённости группы и организованности группы как целого. Следующим за доминантным самцом оказывается подчиненная самка. Степень сплоченности и организованности группы в своём существовании как целостной системы определяется «особями–на–крайних позициях» – самой доминирующей и самой подчинённой. В ситуациях новизны, дестабилизирующих группу, лидерами являются другие две особи, такие ситуации описываются в главе о несчетных параметрах доминирования. Таким образом, в группе существуют две смысловые поведенческие субъективности: стабилизирующая и движущая. В группе существует сложная скрытая структура, организующая и кодирующая поток поведения особей в ней таким образом, что в итоге именно их

индивидуальная активность является истинным индикатором степени сплоченности группы. Включённая в паттерны, эта индивидуальная активность отражает уровень автоматизации поведенческих событий внутри группы как целостной системы.

Последовательный анализ паттернов показал, что одна и та же работающая социальная схема, которая устанавливается в простой группе из 4 волчат по-разному, не зависит от уникальных психотипов и характеров особей. Формирование рангов особей взаимосвязано, но отличается от формирования их социальных позиций. По результатам подробного анализа паттернов мы выделили следующие этапы становления группы: (1) Щенки много контактируют попарно, также выделяются первые ассоциации особей втроем и возникает отторжение одной из особей; каждое из животных накапливает первичный опыт взаимодействий. (2) Отмечается первый кризис у самцов, связанный с установлением ранга и позиции α -♂ (доминирующая особь, организатор поведения группы). (3) Происходит закрепление ранга α -♂ (возраст около 68 дней). (4) Определяется ранг β -♂ и одновременно намечается социальная ранг и роль α -♀ (креативная особь, лидер в ситуациях новизны). (5) Когда ранги самок первично определяются, происходит интенсивное воссоединение всей группы, как функционирующей системы, состоящей из элементов-особей; это событие приходится на середину *трансформационного* периода. (6) Намечается неявная конкуренция между α -♂ и α -♀. При этом восприятие каждым *группы как целого* обострено, закрепляется понимание единства. (7) Определяется социальная роль β -♂ (пограничник), в которой он доминирует. (8) окончательно формируется роль β -♀ (буфер эмоционального состояния группы, существующий для компенсации разницы в скорости потоков и объеме эмоциональной информации между особями). (9) Группа окончательно сформирована, как автоматизированная функционирующая система, стабилизируется.

Сравнение методов анализа. И при описании онтогенеза, и при описании структуры групп видно, что именно могут уловить различные методы анализа. Благодаря анализу паттернов существует возможность описать с

математической достоверностью такой социальный процесс, например, как становление статуса самки. Новый развивающийся подход кажется очень перспективным. Он хуже, чем парные индексы (ассоциативный, синхронизации активности) описывает изменчивость социальных зависимостей в схеме соотношения диад, но это объясняется именно тем, что он разработан для комплексного анализа всей социальной системы, без сведения ее к диадам. Анализ паттернов совершенно самостоятельный и обособленный (по результатам кластерного анализа), он не способен заменить ни анализ синхронизации активности, ни анализ ассоциативных индексов. Анализ паттернов позволяет описать различные аспекты анализа формирующейся группы. По данным дискриминантного анализа одни характеристики паттернов отражают особенности развития щенков, другие – индивидуальные отличия особей (пол, статус и т.п.).

Выводы.

- 1) В онтогенезе волков выделяется *трансформационный период* (с 68 по 115 дни). В этот период происходят принципиальные скачкообразные изменения в различных аспектах биологии волка и устанавливается первичная социальная структура группы.
- 2) Индексы ассоциации и синхронизации при совместном использовании разносторонне описывают структуру попарных связей внутри группы. При этом индексы ассоциации и дистанции во время сна улавливают структуру привязанностей, а индексы синхронизации – структуру взаимных зависимостей.
- 3) Не выявлено влияния происхождения волчат и истории становления группы на бюджет и сбалансированность суточной активности животных.
- 4) Поток поведения группы организован в нелинейные последовательности Т-паттерны. Динамика разнообразия скрытых паттернов отображает ключевые моменты в формировании системы социальной группы и не зависит от динамики количества элементов, входящих в состав паттернов.

- 5) Инициаторы паттернов и включенность особей в них связаны с социальным статусом особей в группе, выявленным на основе социограмм, агрессивного, дружелюбного и нейтрального поведения. Индивидуальное поведение вносит основной вклад в *автоматизм* функционирования группы, как системы.
- 6) На основе качественного (смыслового) анализа паттернов в социальном аспекте процесс становления социальной единицы-группы из социальных единиц-особей выделены этапы, приведенные в обсуждении.
- 7) Качественный анализ паттернов показывает принципиальную несводимость организации группы к сумме парных взаимосвязей и иллюстрирует нюансы взаимосвязей особей в группе.
- 8) Сопоставление возможностей традиционного метода и системного метода позволяют заключить, что они не альтернативны, а дополняют друг друга: один позволяет определить *когда* формируется группа, а другой – *как* она формируется. Различные характеристики паттернов позволяют произвести комплексный анализ социальной группы и ее развития.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.

Статьи, опубликованные в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Ячменникова, А.А., Поярков, А.Д., 2011. Новый подход к изучению организации активности волков (*Canis lupus*) во временные последовательности // Известия академии наук, серия биологическая, № 2, с. 156–164.

Статьи в прочих изданиях и материалы конференций:

2. Поярков, А.Д., Ячменникова, А.А., Зарайская, И.Ю., Анохин, К.В., 2009. Временные паттерны в поведении животных. Почему это важно// Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции. Черноголовка, 2009, с. 12.
3. Ячменникова, А.А., Пяткова, А.А., Зарайская, И.Ю., Поярков, А.Д., 2009. Сложные паттерны организующие активность волков (*Canis lupus*) в

социальных группах// Пове́дение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции. Черногoловка, 2009, с. 18.

4. Ячменникова, А.А., Поярков, А.Д., Блiдченко, Е.Ю., Бадридзе, Я.К., 2009. Интегрированная шкала этапов онтогенеза у волков (*Canis lupus*) // Материалы Международного Охотничьего конгресса XXIX, Москва, 31-32.
5. Yachmennikova, A.A., Poyarkov, A.D., Pyatkova, A.A., 2010. A new approach to the study of social behavior and activity in wolf ontogeny // Materials of Conference. Canine Science Forum On dogs and related canids from genes, through behaviour to society, Austria, Vienn, p. 42
6. Yachmennikova, A.A., 2010. Analysis of activity in wolf pups during the first 6 month of postnatal ontogeny// Materials of Conference. Canine Science Forum On dogs and related canids from genes, through behaviour to society, Austria, Vienn, p. 41.
7. Yachmennikova, A.A., Блiдченко, Е.Ю., Поярков, А.Д., 2011. Дистанции во время сна у волчат (*Canis lupus*) как индикатор социальной близости// Материалы XI Териологического Съезда, Москва, с. 547.
8. Ванисова, Е.А., Ячменникова, А.А., Поярков, А.Д., Никольский, А.А., 2011. Биологическое Сигнальное Поле у волков (*Canis lupus*) в экспериментальных условиях// Материалы XI Териологического Съезда, Москва, с. 84.
9. Yachmennikova, A.A., Poyarkov, A.D., 2011. A New Aproach To The Study Of Social Behavior And Activity In Wolf Ontogeny// Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research, V. 6, p. 74.
10. Yachmennikova, A.A., Poyarkov, A.D., 2011. Analysis Of Activity In Wolf Pups During The First 6 Months Of Postnatal Ontogeny// Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research, V. 6, p. 68.
11. Yachmennikova, A.A., Blidchenko, E.Y., Poyarkov, A.D., 2011. Three analysing ways of social structure forming in wolf pups group: indexes of association, sleep distances and individuals' inclusiveness in hidden patterns structure// Leibniz

Institute for Zoo and Wildlife Research, 8th International Conference on behaviour, physiology and genetics in wild life, p. 47.

12. Yachmennikova, A.A., 2012. Agonistic behavior inter-connections in hidden patterns in wolf pups group during the juvenile hierarchy stabilizing period/ Wolves: Biology, Behavior and Conservation, Eds. by A. Paula-Maia and H. F. Crussi NOVApublishers, USA, New York (в печати).
13. Yachmennikova, A.A., Blidchenko, E.Y., Poyarkov, A.D., 2012. The Transformation Period in Wolf Pup's Basic Social System// Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research, Vol. – (принята к печати).