

*На правах рукописи*

МИНИНА

Мария Александровна

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ РАННЕГО РАЗВИТИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ  
ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК У ПТЕНЦОВ  
ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ (*Larus ridibundus*) И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ (*Chlidonias niger*)

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2018

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: **Резникова Жанна Ильинична**,  
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Харитонов Сергей Павлович**,  
доктор биологических наук,  
ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции  
имени А. Н. Северцова РАН», ведущий научный  
сотрудник;

**Куликов Александр Викторович**,  
доктор биологических наук,  
ФИЦ «Институт цитологии и генетики СО РАН»,  
главный научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБОУВО «Московский государственный  
университет имени М.В. Ломоносова»

Защита состоится «18» \_декабря\_ 2018 г. в \_10\_ часов на заседании  
диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии  
животных СО РАН по адресу: 630 091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.  
Факс: +7 (383) 2170 973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и  
экологии животных СО РАН и на сайте Института [www.eco.nsc.ru](http://www.eco.nsc.ru)

Автореферат разослан: «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2018 года

Ученый секретарь диссертационного  
совета,  
кандидат биологических наук



Петрожицкая  
Людмила Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность и степень разработанности темы.** Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времён Дарвина. Росту интереса к персоналиям животных способствуют в последнее время долговременные индивидуально-ориентированные полевые исследования, которые приводят к накоплению новых данных о роли индивидуальности в популяционных процессах (Гольцман, Крученкова, 2017). Мета-анализ обширной литературы показал, что 10% вариабельности поведенческих элементов приходится на долю проявлений индивидуальности (Bell et al., 2009). В последние десятилетия сформировался комплексный подход к исследованию индивидуальной изменчивости поведения животных, основанный на анализе относительно устойчивых поведенческих характеристик, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Eaves et al, 1990; Budaev, Zworykin, 2002). Наличие в популяции устойчивых связей между такими характеристиками (например, смелостью и агрессивностью) обозначают как *«поведенческий синдром»* (Bell, 2007), а набор связанных характеристик одной особи называют её *поведенческим типом* (Bell, 2007). Крайние варианты поведенческих типов можно описать как *«активный»* – агрессивный, смелый в любых ситуациях, и *«пассивный»* – робкий, осторожный (Ebner et al, 2005). Комплексы индивидуальных особенностей особей, включающие в себя физиологические характеристики (в частности, тип стрессовой реакции), которые в совокупности предопределяют поведенческие типы особей, получили в этологии название *«персоналии»* (Buss, 1991; Gosling, 2001; Groothuis, Trillmich, 2011).

На онтогенетическое развитие персоналий существенное влияние оказывает влияние среды, в том числе и социальной. Поведенческие механизмы развития персоналий в онтогенезе исследованы недостаточно (Groothuis, Trillmich, 2011). Так, вклад внутрисемейных отношений в развитие персоналий детально изучался на примере домового мыши (Benus, Henkelmann, 1998; Mendl, Paul, 1990) и серой крысы (Stern, 1997; Liu et al., 1997; Francis et al., 1999; Caldji et al., 1998; Zhang et al., 2010). Роль поведения родителей в формировании персоналий у птиц остаётся невыясненной (van Oers et al, 2015). На разных видах птиц продемонстрировано влияние обучения, то есть подкрепления со стороны родителей, в развитии поведения выпрашивания (серебристая чайка: Evans, 1979; лысуха: Horsfallj, 1984; волнистый попугай: Stamps et al., 1989;

зевровая амадина: Villain et al., 2017). На примере большой синицы показано, что повышенная интенсивность выпрашивания связана с развитием активного поведенческого типа (Carere et al., 2005). Можно предположить, что обучение в форме положительного подкрепления выпрашивания способно повлиять на формирование персоналий: высокая успешность выпрашивания должна способствовать развитию активного поведенческого типа, а низкая успешность – пассивного. Эта гипотеза ранее не была проверена. Остаётся малоизученным и вопрос о роли внутривыводковой конкуренции за корм, приносимый родителями, в формировании персоналий птенцов. Влияние состава выводка на развитие персоналий показано на птенцах большой синицы (Naguib et al., 2011), однако возможность дифференциации персоналий внутри выводка под влиянием различий в конкурентоспособности sibсов рассматривалась лишь теоретически (Фридман, Ерёмкин, 2008). Роль персоналий во взаимоотношениях с неродственными особями исследовалась у приматов (deWaal, 1995; Freeman et al., 2010; Adams et al., 2015) и слонов (McComb et al., 2001; Lee, Moss, 2014). Однако вопрос о влиянии ранних неродственных контактов на онтогенез персоналий у птиц остаётся открытым (Bengston, Jandt, 2014).

У чайковых птиц развитие персоналий систематически не изучалось. Поведение птенцов чаек и онтогенетическое развитие их реакций на стимулы – прежде всего, при взаимодействии с родителями – описаны Тинбергенем (Tinbergen, 1951) и стали классическим примером этологических исследований. До сих пор у чаек исследовался онтогенез лишь отдельных поведенческих характеристик: агрессивного поведения и выпрашивания (Groothuis, 1989, 1992; Eising et al., 2003, 2006; Groothuis, Ros, 2005; Muller et al., 2009). Между тем, птенцы колониальных птиц развиваются в условиях сложных взаимодействий с соседями по колонии (Харитонов, 2011) и представляют хорошие возможности для изучения онтогенеза персоналий под влиянием социальных факторов. В соответствии с принципом первоначального разнообразия (Зубакин, 1990), группа колониальных птиц предоставляет широкий спектр моделей внутрисемейных и межсемейных отношений. У чаек и крачек реализуются разные модели внутривыводковой конкуренции: птенцы крачек конкурируют за индивидуальные порции при выпрашивании корма у родителей, (Smith et al., 2005), а птенцы чаек объединяют свои усилия при выпрашивании общей порции и конкурируют уже на стадии её поедания (Mathevon, Charier, 2004). У

крачек значительные различия в конкурентоспособности сибсов (Гаузер, 1983) отражаются в высокой изменчивости успешности выпрашивания (отношение частоты кормлений птенца к общей частоте выпрашиваний). Мы можем предположить, что у чаек различия в успешности выпрашивания между выводками обусловлены вариабельностью времени пребывания родителей на гнезде (Друзяка и др., 2015). Высокая изменчивость успешности выпрашивания, при различных сценариях взаимодействия птенцов с родителями, делает чаек и крачек удобными объектами для исследования роли обучения и разных типов внутривыводковой конкуренции в формировании персоналий.

Поскольку мы изучаем только поведенческие характеристики, не затрагивая физиологических особенностей особей, при описании конкретных результатов используется термин «поведенческий тип».

**Целью** работы является изучение роли социальной среды в онтогенетическом формировании персоналий на примере озёрной чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766) и чёрной крачки (*Chlidonias niger* Linnaeus, 1758).

Поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить наборы устойчивых в онтогенезе индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов чаек и крачек, исследовать корреляции между ними и на этой основе описать поведенческий синдром и поведенческие типы.

2. Оценить влияние успешности выпрашивания корма на формирование поведенческого типа птенцов у колониальных птиц.

3. Рассмотреть возможность дифференциации поведенческих типов птенцов внутри одного выводка при различных сценариях внутривыводковой конкуренции: за общую порцию корма (чайки) и при индивидуальном распределении порций (крачки).

4. Изучить роль контактов с соседями по колонии в формировании поведенческих типов птенцов чаек и крачек.

**Научная новизна и значение полученных результатов.** Впервые описаны поведенческие синдромы и рассмотрены факторы формирования персоналий у колониальных птиц с различными моделями внутри- и меж-семейных отношений: озёрной чайки и чёрной крачки. В качестве одного из компонентов поведенческого синдрома впервые рассмотрена склонность птенцов колониальных птиц к клептопаразитизму. Адаптирован для птенцов

колониальных птиц классический метод изучения исследовательской активности и разработан тест «Закрытое поле», позволяющий выявить характеристики поведения птенцов в стрессирующих ситуациях. Как для крачек, конкурирующих при выпрашивании, так и для чаек, конкурирующих на стадии поедания общей порции корма, продемонстрировано формирование одинаковых поведенческих типов внутри выводка в первой половине жизни птенцов в колонии. Таким образом, впервые продемонстрировано преобладающее влияние родителей, а также неродственных контактов на формирование поведенческих типов у птенцов колониальных птиц с полувыводковым типом развития. Это позволяет расширить представление о соотношении ролей различных социальных взаимодействий в формировании персоналий.

На примере озёрной чайки выяснено, что агрессивные контакты с неродственными особями способствуют развитию у птенцов активного поведенческого типа. Для чёрной крачки, вида с менее развитым территориальным поведением, показано, что формированию активного поведенческого типа может способствовать участие старших птенцов из других выводков в выпрашивании корма. Это впервые демонстрирует роль неродственных взаимодействий в онтогенетическом развитии персоналий.

Показано, что в основе формирования поведенческих типов у видов с разными сценариями внутривыводковой конкуренции лежит единый механизм, основанный на положительном подкреплении реакций птенцов на стимулы, исходящие от родителей. Это открывает возможность предсказывать ход развития персоналий в зависимости от поведения родителей у видов с разными типами внутрисемейных отношений.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы обогащают представления о роли социальной среды в формировании персональных характеристик животных и позволяют расширить поиск эволюционных истоков социальных отношений.

Полученные представления о формировании персоналий могут быть использованы для многопрофильной подготовки студентов и уже сейчас входят в концепции курсов поведенческой экологии, этологии, зоопсихологии и эволюции, читаемых в Новосибирском государственном университете на факультетах естественных наук, психологии и социологии.

Результаты исследования актуальны для решения практических проблем, связанных с оценкой потенциала численности колониальных птиц. Озерная чайка и чёрная крачка – виды, тесно пересекающиеся с человеком (Виксне, 1988; Зубакин, 1988). Знание процессов онтогенетического формирования персоналий чайковых птиц позволит предсказывать характер популяционного ответа на антропогенные изменения среды их обитания. Полученные результаты позволят точнее предсказывать миграционное поведение птиц и расселение в освоенных человеком местах их гнездования, что является критически важным для оценки эпизоотологических рисков (Белов, Огарков, 2006; Gilbert et al., 2008).

#### **Степень достоверности результатов и апробация работы.**

Использованная для проведения исследований методическая база соответствует поставленным задачам. Для статистической обработки полученного материала применены корректные статистические методы анализа.

Материалы и основные положения диссертации были представлены на 37-й ежегодной конференции Международного общества по изучению водоплавающих птиц (Вильгельмсхафен, Германия, 2013), 2-й Всероссийской и 3-й Международной конференциях «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2014, 2017), 2-й Международной конференции «Популяционная экология животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2016) и Всероссийской конференции, посвященной 120-летию профессора Г.П. Дементьева «Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы» (Звенигород, 2018.)

**Публикации.** По результатам исследования опубликовано 9 работ, в том числе 4 статьи в изданиях из перечня ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Материал изложен на 140 страницах. Работа содержит 26 рисунков и 13 таблиц. Список литературы включает 209 источников.

**Благодарности.** Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФ (14-14-00603), РФФИ (18-34-00498/18) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013-2020 гг., проект № VI.51.1.10. (AAAA-A16-116121410120-0). Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Ж.И. Резниковой за руководство научной работой, к.б.н. А.В. Друзяке за постоянные научные консультации и

помощь, а также коллективу лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН за поддержку и регулярные обсуждения результатов. За активное участие в полевых исследованиях автор выражает большую благодарность А.Ю. Зотову, А.И. Ожерельевой и Я.Р. Телегиной. Отдельные слова благодарности – заведующему Карасукского стационара ИСиЭЖ СО РАН, к.б.н. В.А. Шило за предоставленную возможность проведения исследований и сбора экспериментального материала.

## **ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ПЕРСОНАЛИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ, ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ**

В главе рассмотрено соотношение понятий «персоналии», «поведенческий синдром» и «поведенческий тип». Приведен обзор исследований адаптивного значения персоналий у разных видов животных и анализ приспособительной ценности индивидуальной вариабельности поведения на примере большой синицы. На примере разных видов млекопитающих и птиц проанализированы факторы формирования персоналий: генетическая наследуемость, материнский эффект, взаимодействия с родителями, сибсами и неродственными особями. Описаны исследования поведения птенцов чаек и рассмотрены особенности гнездовой биологии озёрной чайки и чёрной крачки.

## **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

**Место сбора материала и объекты исследования.** Исследования проводились в 2011-2014 гг. в колониях чайковых птиц, расположенных в Карасукском районе Новосибирской области. В 2011 и 2012 гг. – в колонии озёрной чайки на оз. Титово ( $53,751^{\circ}$  с.ш.;  $77,975^{\circ}$  в.д.); в 2013 г. – в колонии озёрной чайки на озере Кривое ( $53,816^{\circ}$  с.ш.;  $77,035^{\circ}$  в.д.); в 2014 г. – в колонии чёрной крачки, в пойме реки Карасук ( $53,678^{\circ}$  с.ш.;  $77,910^{\circ}$  в.д.).

**Оценка плотности гнездования и родительских характеристик.** Из колоний озёрных чаек, насчитывающих около 1000 гнездовых пар, выбирались участки, включающие 118 (в 2011 г.), 135 (в 2012 г.) и 170 (в 2013 г.) гнёзд. Колония черной крачки (73 пары) исследовалась в 2014 году, было выбрано 62 гнезда. Гнезда картировали при помощи теодолита ТД-10 и дальномера, для каждого гнезда оценивали среднее расстояние до трех ближайших соседей ( $R_3$ ). Отмечали количество яиц в каждом гнезде. Измеряли длину и ширину каждого яйца и рассчитывали объём. В качестве родительских характеристик учитывали



количество отложенных яиц, объём первого отложенного яйца ( $V_1$ ) и средний объём яиц каждой кладки ( $V_m$ ), дату рождения первого птенца ( $ДВ_1$ ) и интервал между рождениями первого и третьего птенцов каждого выводка.

**Эксперимент «перекрёстное воспитание».** Эксперимент проводился в колонии озёрной чайки, в 2011г., чтобы исключить влияние поведения родителей и выявить непосредственную роль неродственных социальных взаимодействий в формировании поведенческих характеристик птенцов. Из колонии был выбран участок, включавший 70 гнёзд. Эти гнёзда разделили по медиане параметра  $R_3$ , составившей 1,00 м, на «плотные» и «разреженные». 35 кладок были перенесены в гнёзда другой группы, отличавшиеся от родных по параметру  $R_3$  не менее чем на 0,30 м. Даты рождения птенцов были заранее определены методом водяных проб. Эксперимент был спланирован так, чтобы интервал между  $ДВ_1$  в приёмных и родных гнёздах не превышал 5 дней.

**Оценка динамики роста и выживаемости птенцов.** Гнезда вместе с околоснездовыми участками огораживали плавучими загородками группами по 10-30, что позволяло отлавливать птенцов для проведения измерений и тестов. Каждого родившегося птенца метили алюминиевым кольцом с индивидуальным номером. Фиксировалась дата рождения, очередность выклева в своём выводке. Для погибших определялась дата смерти. В 2011-2014 гг. производились изменения длины черепа птенцов вместе с клювом и цевки в 1-й, 8-й и 15-й дни жизни. В 2011, 2013 и 2014 гг. в те же дни проводилось взвешивание птенцов. В 2013 г. длины черепа и цевки и масса птенцов были измерены также на 21-й день жизни. Для оценки качества питания птенцов рассчитывался индекс массы как остаток линейной регрессии массы по длине цевки (Kim et al., 2011).

**Наблюдения за поведением птенцов и их родителей в естественных условиях.** Видеосъёмка поведения чаек и крачек в естественных условиях проводилась в 2012-2014 гг. Птенцов метили индивидуально, комбинациями цветных меток. Видеосъёмка гнездовых территорий чаек проводилась в течение 45 мин, утром, в 2012 г. – в 9-й и 15-й, в 2013 г. – в 9-й, 15-й и 21-й день жизни старшего птенца выводка (интервал между выклевами младшего и старшего — не более двух дней). При обработке видеозаписей учитывали переселения птенцов на чужие гнёзда, ранее описанные у сизой чайки (Bukacińska et al, 2000). Отмечали реакцию птенцов на прилёт родителя: подбегание к приземляющейся птице с последующим преследованием или выжидание

(выпрашивание на месте). Фиксировали попытки птенцов украсть еду из чужих гнёзд (клептопаразитизм), а также случаи нарушения гнездовой территории и реакцию птенцов на нарушителя: агрессивную или неагрессивную. В 2012 г. отмечали все агрессивные взаимодействия между птенцами, включая драки между сибсами, и для каждого птенца вычисляя частоту прямых атак (клевков) на других птенцов. Мы не могли провести прямую оценку успешности выпрашиваний для птенцов озёрной чайки из-за низкой частоты кормлений (не чаще 1 раза в 45 минут). Успешность выпрашиваний оценивали опосредовано. Поскольку птенцы чаек получают от родителей общую порцию корма (Виксне, 1988), успешности выпрашивания птенцов одного выводка равны. У чаек стимулом для выпрашивания служит клюв взрослой птицы (Tinbergen, 1951). Следовательно, чем чаще птенцы видят родителя, тем чаще они выпрашивают. При этом, чем больше времени родители проводят с птенцами, тем меньше времени остаётся на полёты за кормом (Друзьяка и др., 2015). Таким образом, успешность выпрашиваний у птенцов чаек находится в обратной зависимости от времени, проводимого с родителями. Поэтому для того, чтобы оценить успешность выпрашиваний птенцов каждого выводка, мы учитывали время присутствия родителей на гнездовой территории. Общая продолжительность отснятых и обработанных видеозаписей поведения озёрной чайки составила 239,8 ч. Видеосъёмки поведения крачек проводили в течение 20 – 60 мин., в возрасте птенцов 3-8 дней, в первой половине дня. При обработке видеозаписей учитывали перемещения птенцов между гнёздами и случаи совместных выпрашиваний еды птенцами из разных выводков. Отмечали все агрессивные взаимодействия. Успешность выпрашивания для каждого птенца определяли как долю актов выпрашивания, завершившихся кормлением. Общая продолжительность видеозаписей составила 9,4 ч.

**Оценка уровня неофобии.** Тесты проводились с птенцами озерной чайки, в 2012 г., в возрасте 13-15 дней, в первой половине дня. На родное гнездо тестируемого выводка помещали яркую пластиковую кормушку с едой. При появлении экспериментатора птенцы покидали гнездо. После этого еда находилась вне поля зрения птенцов, на гнезде видна была только незнакомая кормушка. При обработке видеозаписей учитывали время возвращения на гнездо каждого из птенцов выводка. Уровень неофобии оценивался по двухбальной шкале. Возвращение в течение 10 минут считали признаком низкой неофобии.

**Оценка уровня исследовательской активности.** Мы адаптировали для птенцов чаек тест, разработанный для оценки исследовательской активности 5-недельных больших синиц (Verbeek et al., 1994) и представляющий собой учёт параметров поведения в среде, приближенной к естественной, и содержащей кормушки. Тест проводился с птенцами озёрной чайки (7-9 дней) в июне 2013 г., с 14:00 до 20:00 часов. Экспериментальная установка представляла собой квадратный участок акватории 2x2 м, огороженный плавучими загородками. В ее центральной части были расположены три «острова» (кочки) диаметром около 0,5 м, покрытых растительностью, привычной для птенцов (тростником и рогозом), а на них – 5 кормушек с едой. Для того чтобы избежать влияния родителей, установка располагалась на расстоянии около 50 м от границы колонии и была замаскирована непрозрачной крышей. Выводок целиком помещался на воду рядом с одним из «островов». В течение 20 минут проводили видеосъемку. В качестве параметра исследовательской активности учитывали время от помещения на воду до начала посещения кормушек: чем меньше это время, тем выше исследовательская активность.

**Оценка реакции на стрессирующую ситуацию.** В тесте «Открытое поле» оценивались поведенческие реакции на стрессирующую ситуацию у птенцов озёрной чайки в 2011 и 2012 гг. и чёрной крачки в 2014 г. Стресс у птенцов вызывала полная изоляция от привычной среды обитания и социального окружения, включающего родителей и сибсов. Социальная изоляция ранее применялась в качестве воздействия для исследования физиологических параметров стрессовой реакции у птенцов большой синицы (Fucikova et al., 2009). Для птенцов озёрной чайки тест проводился трижды: в 2-4, 7-9, и 13-15 дней, а для птенцов чёрной крачки – дважды: в 7-9 и 13-15 дней, в интервале с 14:00 до 20:00 часов. Установка размещалась поблизости от колонии и представляла собой круглую, закрытую со всех сторон, звукоизолированную арену диаметром 75 см, расчерченную на 24 фрагмента. Птенца помещали в центр арены и оставляли в темноте на 2 минуты, а затем включали свет и в течение 5 минут проводили видеосъемку. При обработке видеозаписей для птенцов чаек учитывали время от включения света до начала локомоторной активности (задержку локомоторной активности, LP), а для птенцов крачек, более пассивных, – задержку визуального ориентирования и количество визуальных ориентаций. Оба эти параметра коррелировали с задержкой локомоторной активности, но были более вариабельны. Меньшее

время до начала локомоторной активности или визуального ориентирования соответствовало активному преодолению стрессовой ситуации.

Разработанный нами тест «Закрытое поле» проводился с птенцами озёрной чайки в 2013 г. вместо «Открытого поля». Стрессовое воздействие в этом тесте было более мягким: птенцы вместе со своими сибсами помещались в среду, близкую по своим характеристикам к родной. Стрессирующим фактором была изоляция от родного гнезда. Установка была той же, что для оценки исследовательской активности. Испытания проводили с теми же птенцами, дважды: в 13-15 и 19-21 день, в интервале с 14:00 до 20:00 часов. Выводок целиком помещался на воду рядом с одним из «островов». Затем в течение 20 минут проводили видеосъёмку. Попав в установку, птенцы сначала пытались выбраться из неё, плавая вдоль стенок, затем выходили на сушу и, как правило, оставались там до конца эксперимента. Учитывалось время от начала эксперимента до выхода на «остров». Более продолжительные попытки выбраться соответствовали активному преодолению стрессовой ситуации, а менее продолжительные – пассивному. Распределение логарифмированного времени выхода на остров в последнем тесте «Закрытое поле» представляло смесь двух гауссиан, что позволило разделить всех птенцов на 30 «активных» и 45 «пассивных» с помощью EM-алгоритма (Королёв, 2007).

**Выявление поведенческих типов птенцов.** В качестве маркера поведенческого типа выбрали параметры реакции на стрессирующую ситуацию: задержку локомоторной активности (чайки) и количество визуальных ориентаций (крачки) в тесте «Открытое поле» и время выхода на сушу в «Закрытом поле».

**Объём собранного материала.** Объёмы полученных выборок представлены в таблице 1.

Таблица 1. Общие сведения о материале

вид	год	количество измеренных птенцов (выводков)	количество протестированных в «ОП» или «ЗП» птенцов (выводков)	количество видеосъёмок птенцов (выводков) в естественной среде
озёрная чайка	2011	75 (41)	32 (27)	0 (0)
	2012	104 (52)	70 (47)	32 (13)
	2013	140 (80)	75 (34)	75 (34)
чёрная крачка	2014	62 (37)	28 (18)	55 (32)
<b>итого:</b>		<b>381 (210)</b>	<b>205 (126)</b>	<b>162 (79)</b>

### ГЛАВА 3. КОМПЛЕКС ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ И ЧЁРНОЙ КРАЧКИ

В 2012 году птенцы вели себя пассивнее, чем в 2011, а птенцы крачек – пассивнее, чем птенцы чаек в 2012 (рис. 1). В возрасте 15 дней лишь 10,7% (3 из 28) птенцов проявили локомоторную активность в тесте «Открытое поле». Поэтому, в качестве параметров реакции на стрессирующую ситуацию для крачек использовали количество и задержку визуальных ориентаций. Количество визуальных ориентаций птенцов крачек в возрасте 7-8 дней имело распределение, не отличающееся от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова,  $p > 0,20$ ) и было достаточно вариабельным в возрасте 14-15 дней (рис. 2)

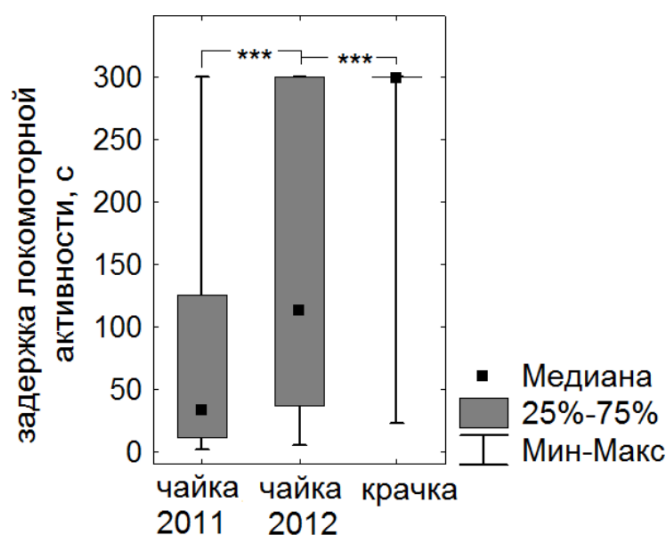


Рисунок 1. Активность поведения 13-15-дневных птенцов в «Открытом поле» в зависимости от вида и года. U-тест с поправкой Бонферрони: \*\*\*  $p < 0,0003$

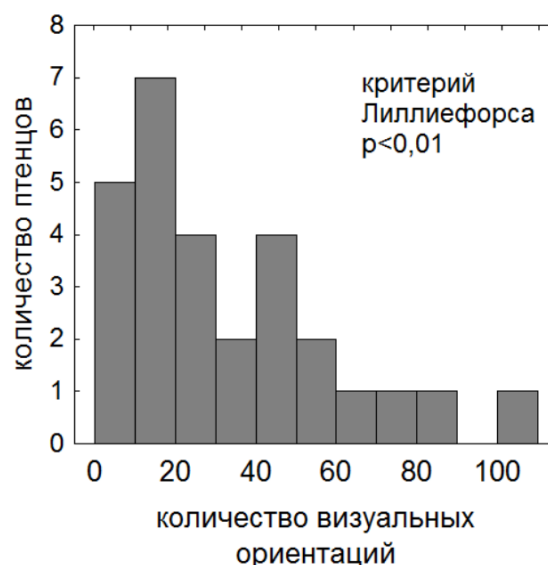


Рисунок 2. Распределение количества визуальных ориентаций 13-15-дневных птенцов крачек в «Открытом Поле»

Реакцию на стрессирующую ситуацию считали устойчивой на временном промежутке, если её параметры, измеренные в начале и в конце промежутка, положительно коррелировали между собой (Таблица 2). Для 2012г. отсутствие воспроизводимости поведения птенцов в «Открытом поле» можно объяснить относительно сильной связью задержки локомоторной активности с атмосферным давлением, проявившейся в возрасте 7-9 дней (здесь и далее корреляции Спирмена,  $N=92$ ,  $R_s=0,380$ ,  $p=0,000$ ). В целом, реакция птенцов на стрессирующую ситуацию была устойчивой на всех исследованных промежутках у обоих видов.

Таблица 2. Параметры поведения птенцов в тестах «Открытое поле» и «Закрытое поле» и их временная устойчивость.

вид	тест	параметр	год	период жизни, дни			N
				3-9	9-15	15-21	
озёрная чайка	ОП	задержка локомоторной активности, с	2011	0,365*	0,461**	-	32
	ОП	задержка локомоторной активности, с	2012	0,068	-0,02	-	70
	ЗП	время выхода на остров, с	2013	-	-	0,299**	75
чёрная крачка	ОП	количество визуальных ориентаций, акт	2014	-	0,693***	-	28
		задержка визуального ориентирования, с		-	0,467*	-	28

Показана достоверность связей между значениями параметров, измеренных в начале и в конце указанного периода: корреляции Спирмена, \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; «-» нет данных.

В таблице 3 показана достоверность и направленность связей между активностью реакции на стрессирующую ситуацию в тестах «Открытое поле» и «Закрытое поле», и другими параметрами поведения птенцов. Частота проявления прямой агрессии у птенцов озёрной чайки в 2012 г. оказалась связанной с неофобией: птенцы, в возрасте 13-15 дней в течение 10 минут не вернувшиеся на гнездо с кормушкой значительно реже атаковали других (U-тест, частота атак, акт/ч: 0 [0; 0,77] (N=5); 1,62 [0,66; 5,03] (N=11),  $p = 0,021$ ). Однако, агрессивность чайчат не была связана с реакцией на стрессирующую ситуацию в возрасте до трёх недель (таблица 3), а 6-8-дневные птенцы чёрной крачки, первыми атаковавшие других птенцов, вели себя достоверно пассивнее остальных в тесте «Открытое поле» (таблица 3). Последний результат говорит о нарушении связи между характеристиками, входящими в состав поведенческого синдрома: агрессивностью и реакцией на стрессирующую ситуацию. Подобный эффект может наблюдаться в результате перекрёстного воспитания (грызуны: Venus, Henkelmann, 1998; Котенкова и др., 2017) или стрессового воздействия (трехиглая колюшка: Bell, Sih, 2007; большая синица: Carere et al, 2005; Groothuis, Carere, 2005). Возможно, наблюдаемые отклонения от «классического» поведенческого синдрома – результат нашего влияния на естественную среду.

Таблица 3. Связь реакции на стрессующую ситуацию с другими поведенческими характеристиками.

поведенческая характеристика	регистрируемый параметр	озёрная чайка		чёрная крачка
		2012 ОП 13-15	2013 ЗП 19-21	2014 ОП 6-8
исследовательская активность	время посещения первой кормушки при исследовании новой среды, с (7-9 дней)	-	R <sub>s</sub> ** (+) (n=24)	-
неофобия	возвращение на гнездо с незнакомым предметом: вернулся / не вернулся (13-15 дней)	U * (-) (n=5; n=11)	-	-
агрессивность	частота нападений на других птенцов, акт/ч (7-15 дней)	R <sub>s</sub> <b>n.s.</b> (n=14)	-	-
	реакция на нарушителя территории: агрессивная / не агрессивная (7-21 день)	-	U ** (+) (n=11; n=18)	-
	атаки птенцов на чужих гнёздах атаковал / не атаковал (6-8 дней)	-	-	U * (-) (n=7; n=6)
интенсивность выпрашивания	реакция на родителя подбегание / выжидание (7-15, 7-21 день)	U * (+) (n=6; n=10)	U *** (+) (n=21; n=43)	
склонность к клептопаразитизму	наличие / отсутствие наблюдений краж еды с чужих гнёзд (7-21 день)	-	U *** (-) (n=21; n=6)	-
	наличие / отсутствие наблюдений грабежей у других птенцов в процессе кормления родителями (6-8 дней)	-	-	U * (+) (n=7; n=6)

«(+))» – положительная связь, «(-))» – отрицательная. U – U-тест, R<sub>s</sub> – корреляции Спирмена, \* p<0,05; \*\* p<0,01; \*\*\* p<0,001; «-))» нет данных.

Однако, онтогенез персоналий изучен ещё недостаточно (Groothuis, Trillmich, 2011). Не исключено, что отрицательная связь между агрессивностью и

активностью реакции на стрессирующую ситуацию в раннем возрасте – этап нормального развития поведения колониальных чайковых птиц.

В целом, у птенцов озёрной чайки выявлены корреляции между устойчивой во времени реакцией на стрессовую ситуацию, агрессивностью, неофобией, исследовательской активностью, интенсивностью выпрашивания корма у родителей и склонностью к клептопаразитизму. У птенцов чёрной крачки выявлена корреляция между устойчивой во времени реакцией на стрессовую ситуацию, агрессивностью и склонностью к клептопаразитизму. Таким образом, для обоих видов впервые описаны поведенческие синдромы.

#### **ГЛАВА 4. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С РОДИТЕЛЯМИ КАК ФАКТОР РАЗВИТИЯ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ**

В главе проверяется гипотеза о положительной связи между успешностью выпрашиваний корма у родителей и активностью формирующегося поведенческого типа птенца. У озерной чайки в 2013 г. время выхода птенцов на остров в «Закрытом поле» в возрасте 19-21 дней было отрицательно связано с продолжительностью присутствия родителей на гнезде в возрасте птенцов 7-9 дней ( $N=71$ ;  $R=-0,356$ ;  $p=0,002$ ). Эта связь была актуальна и для птенцов, перешедших жить к приёмным родителям (медианный тест, пассивные: 100,0 [100,0; 100,0] ( $N=5$ ); активные: 30,5 [8,9; 33,0] ( $N=6$ ),  $\chi^2_1=4,412$ ,  $p=0,036$ ). Таким образом, чем больше родитель озерной чайки проводил на гнезде, тем пассивнее становилась реакция птенца на стрессирующую ситуацию. Продолжительность присутствия родителей озерных чаек на гнезде с 7-9-дневным выводком не была связана с другими родительскими характеристиками, включая синхронность выклева птенцов ( $N=27$ ,  $R_s=-0,046$ ,  $p=0,819$ ). Однако, продолжительность присутствия родителей с 13-15-дневными выводками положительно коррелировала с интервалом между выклевами старшего и младшего птенцов выводка ( $N=27$ ;  $R_s=0,532$ ;  $p=0,004$ ). Птенцы чаек из более синхронных выводков проводили больше времени в углах «Закрытого поля» в возрасте 7-9 дней ( $N=68$ ;  $R_s=-0,415$ ;  $p=0,000$ ). Этот результат может быть свидетельством генетического наследования персоналий от родителей. Возрастание концентраций желтковых андрогенов по мере откладки яиц, характерное для активных птиц, приводит к синхронизации выклева птенцов (Groothuis et al, 2008). В 2012 г. задержка локомоторной активности птенцов озёрной чайки в «Открытом поле» в



возрасте 13-15 дней оказалась положительно связанной со средней продолжительностью присутствия их родителей на гнезде (% от времени наблюдения) в период с 7го по 15й день жизни птенцов ( $N=24$ ,  $R=0,528$ ,  $p=0,008$ ). Мы считаем, что эта связь также может быть обусловлена наследованием поведенческого типа родителей. У чёрной крачки количество визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 дней было положительно связано с долей успешных для птенца выпрашиваний ( $N=17$ ;  $R=0,489$ ;  $p=0,046$ ). Эта связь вряд ли могла быть обусловлена генетическим наследованием персоналий от родителей или материнским эффектом, поскольку птенцы выпрашивали корм не только у своих родителей, но и у других взрослых птиц, совместно с соседними выводками. В целом, можно заключить, что высокая успешность выпрашиваний может приводить к формированию активной реакции на стресс у птенцов обоих видов.

Чтобы исключить прямое влияние качества питания птенцов на развитие персоналий, мы рассмотрели связи поведенческих типов с индивидуальными индексами массы. В 2013 г. у птенцов озёрной чайки не было обнаружено достоверной связи между временем выхода на остров в тесте «Закрытое поле» в возрасте 19-21 день и индексами массы на 15-й и 21-й дни жизни (15 дней:  $N=73$ ,  $R_s=0,026$ ,  $p=0,827$ ; 21 день:  $N=70$ ,  $R_s=-0,082$ ,  $p=0,498$ ). Однако в 2011 г. индекс массы чайчат на 15й день жизни оказался отрицательно связанным с задержкой локомоторной активности в «Открытом поле» (13-15 дней:  $N=39$ ,  $R_s=-0,354$ ,  $p=0,027$ ). Качество выкармливания птенцов озерной чайки в 2011 году было значительно ниже по сравнению с 2012 и 2013: в выводках, состоящих из двух птенцов, средняя длина черепа с клювом в 2011 г. была меньше, чем в 2012 г. (ANOVA,  $p=0,006$ ) и 2013 (ANOVA,  $p=0,003$ ), тогда как между 2012 и 2013 гг. таких различий не было (ANOVA,  $p=0,885$ ). По-видимому, положительная связь активности реакции на стрессирующую ситуацию с качеством выкармливания, обнаруженная в 2011 г., была следствием отрицательной корреляции количества корма, доставляемого выводку, и времени пребывания на гнезде (Друзяка и др., 2015), проявившей себя в год со скудной кормовой базой. Массовое голодание птенцов в 2011 г. объясняет и их повышенную (по сравнению с 2012 г.) активность: возможно, в результате общего дефицита пищи родительские пары были вынуждены совершать более продолжительные кормовые вылеты, пропорционально уменьшая время пребывания на гнёздах со своими выводками. У чёрных крачек

индивидуальный индекс массы на 8й день жизни был положительно связан с задержкой визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 дней ( $N=39$ ,  $R_s=0,319$ ,  $p=0,048$ ). Хорошо питавшиеся птенцы крачек были более пассивными, что исключает обусловленность связи между успешностью выпрашивания и активностью в «Открытом поле» качеством питания. Скорее всего, качество питания было самостоятельным фактором, влияющим на поведенческий тип. Таким образом, мы исключили возможность прямого влияния качества питания на формирование персоналий у птенцов обоих видов.

## **ГЛАВА 5. ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПРИ РАЗНЫХ ФОРМАХ ВНУТРИВЫВОДКОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ**

В главе рассмотрена возможность формирования разных поведенческих типов у птенцов одного выводка при разных формах внутривыводковой конкуренции: при выпрашивании (чёрная крачка) или при поедании общей порции корма (озёрная чайка). У 15-дневных птенцов крачек внутривыводковая изменчивость реакций на стрессирующую ситуацию на уровне тенденции была меньше межвыводковой (медианный тест,  $N=20$ ,  $\chi^2_9=16,00$ ,  $p=0,0669$ ). У 15-дневных птенцов чаек в 2011, 2012 и 2013 гг. внутривыводковая изменчивость реакций на стрессирующую ситуацию также была меньше, чем межвыводковая (критерий Краскела-Уоллиса, 2011г.:  $N=26$ ,  $\chi^2_{12}=19,57$ ,  $p=0,0757$ ; 2012г.:  $N=41$ ,  $\chi^2_{18}=30,09$ ,  $p=0,0365$ ; 2013г.:  $N=41$ ,  $\chi^2_{15}=31,45$ ,  $p=0,0076$ ). Недостоверность результата для птенцов чаек в 2011 г. и для птенцов крачек скорее связана с недостаточными размерами выборки. Можно заключить, что в возрасте, равном половине срока пребывания птенцов в колонии, внутривыводковая дифференциация персоналий у колониальных чайковых птиц незначительна, вне зависимости от формы конкуренции за еду.

## **ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ НЕРОДСТВЕННЫХ КОНТАКТОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРСОНАЛИЙ ПТЕНЦОВ**

В главе проверяется предположение о том, что контакты с соседями по колонии влияют на формирование персоналий у птенцов колониальных птиц. Частоту контактов птенцов озёрной чайки оценивали на основе ранее полученной отрицательной корреляции со средним расстоянием до ближайших соседних гнёзд (Друзьяка и др., 2015). Птенцы, жившие при меньшей гнездовой плотности, выходили на остров «Закрытого поля» раньше остальных ( $R_3$ ,  $m$ :

1,31 [1,06; 1,48] (N=45), 1,03 [0,93; 1,3] (N=30); U-тест:  $p=0,011$ ). Время присутствия родителей со своими выводками оказалось отрицательно связанным с гнездовой плотностью (N=34,  $R_s = -0,357$ ,  $p=0,038$ ). Очевидно, что обнаруженная положительная зависимость активности птенцов с гнездовой плотностью не связана с поведением родителей, а имеет самостоятельное значение. В 2012 г. гнездовая плотность была значительно выше, чем в другие годы (2011: 1,08 [0,81; 1,94] (N=119); 2012: 0,8 [0,62; 1,07] (N=131); 2013: 1,13 [0,88; 1,37] (N=171); U-тест с поправкой Бонферрони,  $p=0,000$ ), наблюдался дефицит мест для постройки гнёзд, а активные птенцы жили в гнёздах, более удалённых от ближайших соседей (N=70,  $R_s = -0,329$ ,  $p=0,005$ ). Возможно, наблюдаемый результат отражает наследуемость персоналий: более конкурентоспособные активные родители в условиях дефицита гнездовых мест занимали бóльшие территории. Кроме того, расстояние до ближайших гнёзд соседей в условиях повышенной гнездовой плотности не могло дать адекватной оценки частоты контактов с соседями. В 2011 году, с помощью эксперимента с подменой яиц, мы нарушили изначально существующую отрицательную связь между объёмом яиц и расстоянием до ближайших гнёзд соседей (начальная:  $V_m$  и  $R_3$ , N=118,  $R_s = -0,183$ ,  $p=0,047$ ; конечная:  $V_m$  и  $R_3$ , N=61,  $R_s = -0,068$ ,  $p=0,575$ ;  $V_1$  и  $R_3$ , N=61,  $R_s = -0,007$ ,  $p=0,959$ ). В возрасте до 9 дней активность птенцов в тесте «Открытое поле» была отрицательно связана с объёмом яиц родной кладки и не зависела от близости приёмного гнезда к соседям (множественная регрессия  $\lg(LP_1)$ , 2-4 дня:  $R^2=0,246$ ,  $F(2, 29)=4,735$ ,  $p=0,017$ ;  $Beta(V_1)=0,477$ ,  $p=0,007$ ;  $Beta(R_3)=-0,077$ ,  $p=0,642$ ; множественная регрессия  $\lg(LP_2)$ , 7-9 дней:  $R^2=0,212$ ,  $F(2, 38)=5,126$ ,  $p=0,011$ ;  $Beta(V_1)=0,470$ ,  $p=0,003$ ;  $Beta(R_3)=0,131$ ,  $p=0,380$ ). В возрасте 13-15 дней поведенческий тип птенцов определялся не только родительскими характеристиками, но и гнездовой плотностью в районе проживания (множественная регрессия  $\lg(LP_3)$ ,  $R^2=0,196$ ,  $F(2, 37)=4,518$ ,  $p=0,018$ ;  $Beta(V_1)=0,358$ ,  $p=0,031$ ;  $Beta(R_3)=0,335$ ,  $p=0,031$ ): птенцы, росшие на участках высокой гнездовой плотности, становились активнее. Таким образом, эксперимент с перекрёстным воспитанием показал непосредственное влияние контактов с неродственными особями на формирование поведенческих типов птенцов.

У чёрной крачки количество птенцов, к возрасту 6-8 дней переселившихся с родного гнезда на соседние и выпрашивающих корм совместно с птенцами из других выводков, достигало 90,9% (50 из 55).

Количество старших неродственных птенцов, участвовавших в выпрашиваниях совместно с фокусным птенцом, было отрицательно связано с задержкой у него визуальных ориентаций в «Открытом поле» в возрасте 7-8 и 13-15 дней (7-8 дней:  $N=32$ ,  $R= -0,409$ ,  $p=0,020$ ; 13-15 дней:  $N=19$ ,  $R= -0,582$ ,  $p=0,009$ ). Известно, что даже у облигатно-колониальных видов, для которых характерно образование плотных группировок птенцов из разных выводков («яслей»), взрослые птицы опекают лишь собственные выводки (Панов, 1983). Стоит ожидать, что чёрные крачки, относящиеся к видам с более развитой территориальностью, тем более кормят только своих птенцов. В таком случае, успешность выпрашиваний не зависит от состава совместно выпрашивающих групп. Мы полагаем, что у крачек участие в процессе выпрашивания чужих старших (более быстрых и сильных) птенцов провоцировало более интенсивное выпрашивание среди более младших членов такой группировки, способствуя развитию активного поведенческого типа. Таким образом, частые контакты птенцов с неродственными особями приводят к формированию активного типа у обоих видов. У озёрной чайки эти контакты преимущественно агрессивны, а у чёрной крачки – связаны с совместным выпрашиванием корма птенцами из разных выводков, усиливающим конкуренцию за еду.

## **ВЫВОДЫ**

1. В популяциях озёрной чайки и чёрной крачки выявлены устойчивые связи между поведенческими характеристиками (поведенческие синдромы): уровень активности птенцов в стрессирующей ситуации устойчив в ходе раннего онтогенеза и связан с другими особенностями поведения. У чайки это положительные связи с исследовательской активностью, территориальной агрессивностью и интенсивностью выпрашивания корма у родителей, и отрицательные – с неофобией и склонностью к клептопаразитизму. У крачки – отрицательная связь с агрессивностью вне территориального контекста и положительная – со склонностью к клептопаразитизму.

2. Формированию активного поведенческого типа у озёрной чайки способствуют более кратковременные визиты родителей к птенцам в раннем возрасте. У обоих видов с формированием активного поведенческого типа связана успешность выпрашиваний, что подтверждает гипотезу об участии обучения в этом процессе.

3. Как у птенцов озёрной чайки, так и у птенцов чёрной крачки, в пределах выводка формируются сходные поведенческие типы. Межвыводковые различия реакций на стрессирующую ситуацию превышают внутривыводковые. Не обнаружено связи поведенческого типа с возрастными различиями сибсов. По крайней мере в первой половине жизни птенцов в колонии, влияние внутривыводковой конкуренции на развитие поведенческих типов незначительно, вне зависимости от её формы.

4. Частые контакты птенцов с неродственными особями приводят к формированию активного поведенческого типа у обоих видов. У чёрной крачки эти контакты связаны с совместным выпрашиванием корма птенцами из разных выводков, усиливающим конкуренцию при выпрашивании. У озёрной чайки эксперимент с перекрёстным воспитанием выявил роль гнездовой плотности в формировании активной реакции на стрессирующую ситуацию.

**СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ  
ДИССЕРТАЦИИ Публикации в рецензируемых изданиях,  
рекомендованных ВАК:**

1. Друзяка, А.В. Раннее развитие агрессивного поведения и ускоренный рост птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) в условиях разреженного гнездования / А.В. Друзяка, **М.А. Минина**, З.В. Часовских // Зоологический журнал. – 2015. – Т.94. – №1. – С. 1-14. (Druzyaka A.V., **Minina M.A.**, Chasovskikh Z.V. The early development of aggressive behavior and rapid growth of chicks in the black-headed gull (*Larus ridibundus*) under diffuse colony nesting. // *Biology Bulletin*. – 2015. – V. 42. – №9. – P. 808–820. )
2. **Минина, М.А.** Использование метода "Открытое поле" для выявления механизма формирования стратегий кормового поведения птенцов озёрной чайки в зависимости от ранней обеспеченности кормом / **М.А. Минина**, А.В. Друзяка // *Современные проблемы науки и образования*. – 2015. – №5. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=22168> (дата обращения: 30.11.2017).
3. **Минина, М.А.** Влияние взаимодействий с родителями на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / **М.А. Минина**, А.В. Друзяка, А.Ю. Зотов // *Принципы экологии*. – 2016. – Т.5 – №3. – С.93.

4. Друзяка, А.В. Реализация персональных различий птенцов ржанкообразных в условиях гнездовой колонии / А.В. Друзяка, **М.А. Минина**, Я.В. Телегина, А.Ю. Зотов // Принципы экологии. –2016. – Т.5 – №3. – С.47.

**Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:**

5. **Suradeykina (Minina), M.** Exploratory behavior and independent foraging appear to have begun earlier in slow growing, starving chicks of black-headed gulls / **M. Suradeykina (Minina)**, A. Druzyaka, A. Zotov // Waterbird Society 37th Annual Meeting (Wilhelmshaven), Abstracts. – Brune-Mettcker Druck, Wilhelmshaven, 2013 – P. 65.

6. **Минина, М.А.** Стратегия самостоятельности и исследовательского поведения спасает медленно растущих и голодающих птенцов озёрной чайки / **М.А. Минина** // Материалы II Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва). – М: ГДМ, 2014. – С. 326.

7. Друзяка, А.В. Условия гнездования как фактор раннего формирования поведенческого профиля у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / А.В. Друзяка, **М.А. Минина** // Материалы III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва). – М: ГДМ, 2017. – С. 379-382.

8. **Минина, М.А.** Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / **М.А. Минина**, Я.Р. Телегина, А.В. Друзяка, А.Ю. Зотов // Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева (Звенигород). – М: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – С. 246-253.

9. Телегина, Я.Р. Социальные факторы, определяющие траектории развития персональных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки (*Larus ridibundus*) / Я.Р. Телегина, **М.А. Минина**, А.В. Друзяка, А.Ю. Зотов // Материалы Всероссийской конференции, посвящённой 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева (Звенигород). – М: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – С. 381-388.