

ЗВУКОВАЯ АКТИВНОСТЬ ПРИ АГОНИСТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ У БОЛЬШИХ И СВЕТЛЫХ ПЕСЧАНОК

© 2000 г. И. А. Володин, М. Е. Гольцман

Представлено академиком И.А. Шиловым 18.05.99 г.

Поступило 18.05.99 г.

Решение многих актуальных проблем современной биологии и, в частности, поведения, основано на сравнительном подходе, т.е. на выявлении межвидовых или межпопуляционных различий. Это побуждает искать новые методические приемы сравнительного описания поведения. В последнее время, как альтернатива описанию отдельных видоспецифических стереотипных поз и демонстраций, "вкрапленных" в поведенческий континуум, разрабатываются методы описания поведения как непрерывного динамического процесса [1, 3, 11-13]. Однако все эти исследования посвящены анализу динамики двигательного поведения, тогда как возможность использования динамических характеристик акустического поведения для межвидового сравнения до сих пор не исследовалась.

Цель настоящей работы - исследование различий в звуковой активности двух видов песчанок во время агонистических взаимодействий в экспериментальных условиях. В основу работы положен анализ акустической активности побежденного в зависимости от напряженности взаимодействий и дистанции между партнерами. Объектами исследования были два вида песчанок, различающихся по своей социальной экологии - ведущие семейно-групповой образ жизни большие (*Rhombomys opimus*), и одиночные светлые песчанки (*Gerbullus perpallidus*) [6, 8, 9]. У этих двух видов акустические сигналы, сопровождающие оборонительное поведение, лежат в звуковом диапазоне и могут быть легко записаны и проанализированы [4, 7].

В опытах участвовали 15 самцов больших и 20 самцов светлых песчанок, содержащихся в виварии кафедры зоологии позвоночных МГУ. Все самцы были половозрелыми, старше 8-месячного (большие) и 3-месячного (светлые песчанки) возрастов. Самцы содержались в парах с самками или поодиночке в пластиковых клетках

с сетчатым верхом размером 45 x 30 x 20 см. Подстилкой служили древесные опилки. В качестве корма песчанки получали зерна овса и подсолнечника, сухой хлеб, ломтики моркови и яблок. Корм всегда предлагался в избытке, воды животные не получали. В помещении поддерживали естественный для Москвы фотопериод и температуру 18-23°C.

Попарные ссаживания индивидуально помеченных урзлом черным Д песчанок проводили на нейтральной территории в камере из текстолита (76.5 x 58 x 65 см), передняя стенка которой была застеклена. Подстилка отсутствовала. Перед началом каждого опыта камеру промывали водой и протирали спиртом для устранения запахов. Ссаживания проводили в начале сезона размножения с марта по июнь во второй половине дня.

В опытах принимали участие только не знакомые между собой и не состоящие в родстве животные. Каждый самец участвовал в опытах не более 1 раза в день и не более 6 раз за всю серию опытов. Животных брали из клеток чистыми стеклянными стаканами и одновременно выпускали на пол камеры. Продолжительность опытов составляла 30 мин для больших и 15 мин для светлых песчанок. Опыты снимали на две синхронизированные видеокамеры, одна из которых регистрировала поведение животных сверху, другая - сбоку.

Для обработки результатов были отобраны 20 опытов с большими и 15 опытов со светлыми песчанками, в ходе которых устанавливалась устойчивая асимметрия между партнерами: один из противников (победитель) продолжал угрожать и атаковать, в то время как другой (побежденный) только защищался, принимал позы подчинения и спасался бегством [5]. Победитель никогда не кричал, только иногда стучал зубами при угрозах в адрес побежденного, тогда как движения побежденного часто сопровождалось звуками оборонительного репертуара.

В ходе обработки видеозаписей с использованием метода временных срезов с интервалом в 1 с [10] регистрировали дистанцию между партнерами в числе корпусов партнеров и форму поведе-

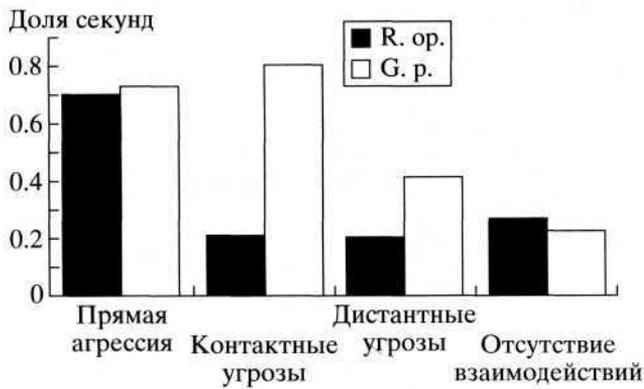


Рис. 1. Вероятность акустической активности побежденного в зависимости от формы взаимодействия у больших (R. op.) и светлых (G. p.) песчанок.

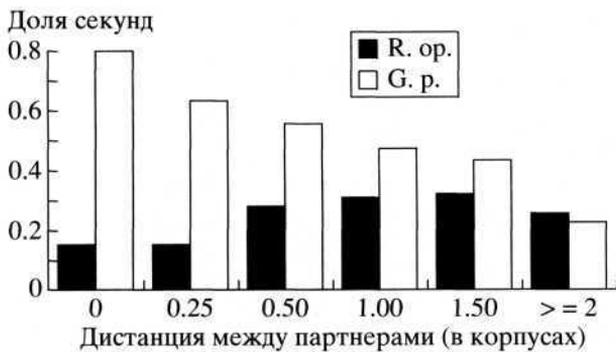


Рис. 2. Вероятность акустической активности побежденного в зависимости от дистанции между партнерами у больших (R. op.) и светлых (G. p.) песчанок.

ния победителя; а используя метод "все или ничего" ("one-zero") [10] в течение каждой секунды отмечали наличие или отсутствие криков побежденного.

После установления асимметрии победитель проявлял только агрессивные (во время взаимодействий) и исследовательские (в промежутках между взаимодействиями) формы поведения (описание отдельных форм приведено в [7]). Агрессивные формы поведения победителя по степени напряженности отношений между партнерами были подразделены на три группы: слабой напряженности, включающей разные формы дистантных угроз; средней напряженности, включающей различные варианты контактных угроз; и сильной напряженности, состоящей из элементов прямой агрессии (атаки, схватки и преследования).

Вероятность акустической активности побежденного вычисляли как долю секунд с акустической активностью от общего количества секунд, в течение которых поддерживалась данная дистанция или наблюдалась данная форма поведения победителя.

Общий объем проанализированного материала составил 34022 временных срезов (секунды) для больших и 15308 временных срезов для светлых песчанок. Статистическая обработка данных проведена в статистическом пакете STATISTICA, v. 4.5. Для оценки достоверности различий пар вероятностей использовали критерий Уайта для сравнения долей.

После установления асимметрии между партнерами вероятность акустической активности побежденного у светлых песчанок достоверно превышает таковую у больших. Светлые песчанки кричат в течение 39.3% времени опытов, тогда как большие - только в течение 22.8% времени ($p < 0.001$).

Это связано с тем, что большие песчанки достоверно реже, чем светлые ($p < 0.001$) кричат при угрожающих демонстрациях (рис. 1). Только прямые агрессивные действия с высокой вероятностью сопровождаются криками побежденного у больших песчанок, причем именно в этой ситуации достоверных различий между ними и светлыми песчанками не наблюдается. А поскольку все контактные и подавляющее большинство дистантных угроз происходит на дистанции ≤ 1.5 корпуса между партнерами, акустическая активность больших песчанок на этих дистанциях также достоверно ниже, чем у светлых ($p < 0.001$ во всех случаях) (рис. 2). Однако на больших дистанциях (≥ 2 корпусов) и при отсутствии взаимодействий большие песчанки кричат с достоверно большей вероятностью, чем светлые ($p < 0.001$ в обоих случаях). Кроме того, вероятность акустической активности побежденных больших песчанок при отсутствии агрессивных взаимодействий и на дистанции ≥ 2 корпусов достоверно выше, чем при дистантных и контактных угрозах и при дистанциях 0 и 0.25 корпусов между партнерами соответственно ($p < 0.001$ во всех случаях).

Таким образом, в характере издавания звуков во время агонистических взаимодействий у больших и светлых песчанок наблюдаются значительные межвидовые различия. При близкодистантных и более напряженных взаимодействиях у светлых песчанок гораздо более высока вероятность акустической активности побежденного, чем у больших песчанок. Наоборот, при отсутствии агрессивных взаимодействий и на дистанции более полутора корпуса побежденные большие песчанки кричат с большей вероятностью, чем светлые. Более того, эти виды резко различаются по направленности изменения вероятности акустической активности. У светлых песчанок при сокращении дистанции между партнерами и увеличении напряженности взаимодействий вероятность криков побежденного линейно возрастает. У больших песчанок в этих ситуациях, наоборот, проис-

ходит скачкообразное снижение вероятности издавания звуков побежденным.

Почему большие песчанки, в отличие от светлых, с большей вероятностью кричат на больших дистанциях при отсутствии взаимодействий, чем во время угроз при сближении партнеров? Известно, что крики побежденных песчанок часто совпадают с движениями победителя или самого побежденного [7]. Поэтому обнаруженные межвидовые различия в звуковой активности могут отражать как видовые особенности локомоции песчанок во время агрессивных противостояний, так и их реакции на движения.

Ранее было показано, что в течение агрессивных взаимодействий по сравнению с промежутками между ними большие песчанки реже меняют дистанцию между партнерами. Напротив, светлые песчанки чаще меняют дистанцию в ходе взаимодействия, чем при его отсутствии [2]. Таким образом, у светлых песчанок провоцирующие крики движения партнеров друг относительно друга чаще встречаются во время взаимодействий, а у больших - в перерывах между ними.

Кроме того, во время агрессивных взаимодействий большие песчанки до 80% времени проводят в длительных противостояниях, во время которых и дистанция, и конфигурация тел остаются неизменными. Наоборот, взаимодействующие светлые песчанки меняют дистанцию в каждую вторую секунду взаимодействия, а в те секунды, когда дистанция не меняется, партнеры в половине случаев синхронно двигаются друг относительно друга [2]. Таким образом, межвидовые различия в динамике акустического поведения действи-

тельно могут отражать видоспецифические особенности ритмики взаимодействий больших и светлых песчанок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Борисова Н.Г.* Количественный анализ поведенческих взаимодействий у песчанок. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1990. 21 с.
2. *Володин И.А.* Видовые особенности поведения песчанок в условиях неволи. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.
3. *Володин И.А., Гольцман М.Е.* // ДАН. 1998. Т. 363. № 3. С. 425-428.
4. *Володин И.А., Гольцман М.Е., Борисова Н.Г.* // ДАН. 1994. Т. 334. № 4. С. 529-532.
5. *Володин И.А., Гольцман М.Е., Калашникова М.В.* // ДАН. 1998. Т. 363. № 4. С. 570-573.
6. *Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В.* Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе. М., 1996. 233 с.
7. *Гольцман М.Е., Наумов Н.П. и др.* Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 5-69.
8. *Наумов Н.П., Лобачев В.С. и др.* Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 1972. 405 с.
9. *Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А. и др.* Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. 368 с.
10. *Altmann J.* // Behavior. 1974. V. 49. № 3/4. P. 227-265.
11. *Golani I.* Perspectives in Ethology. N.Y.: Plenum, 1976. V. 2. P. 69-134.
12. *Golani I.* // Behav. Brain Sci. 1992. V. 15. № 2. P. 249-308.
13. *Moran G., Fentress J.C., Golani I.* // Anim. Behav. 1981. V. 29. № 4. P. 1146-1165.