

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК: 591.51+599.323.4

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ АГОНИСТИЧЕСКОГО
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ У ТРЕХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК
В СИТУАЦИИ ПОПАРНОГО ССАЖИВАНИЯ

© 1998 г. И. А. Володин, М. Е. Гольцман, М. В. Калашникова

Представлено академиком И.А. Шиловым 19.02.98 г.

Поступило 25.02.98 г.

Попарное ссаживание на нейтральной территории является обычным методом изучения агрессивного поведения у грызунов [7, 9, 10]. Развитие агонистического взаимодействия происходит у многих видов грызунов довольно стереотипно [13]. В течение первых нескольких минут после начала ссаживания животные исследуют место встречи и друг друга. Затем зверьки начинают демонстрировать позы, которые могут быть интерпретированы как угрозы, поскольку их демонстрация связана с высоковероятным развитием прямой агрессии. Часто непосредственно из этих поз предпринимаются атаки, а иногда одной только демонстрации угрожающих поз бывает достаточно для того, чтобы противник "сдался" и начал демонстрировать позы подчинения. После фазы взаимных угроз один из партнеров атакует, и за атакой следует схватка. Через некоторое время устанавливается устойчивая асимметрия взаимоотношений - один из противников продолжает угрожать и атаковать, в то время как другой только защищается, принимает позы подчинения и спасается бегством. Таким образом, в развитии отношений двух партнеров можно выделить четыре этапа: исследования и ознакомления с ситуацией, взаимных угроз, прямых агрессивных действий и, наконец, асимметричных агонистических взаимодействий.

Целью нашей работы был поиск межвидовых различий в длительностях первых трех этапов развития отношений между партнерами до момента установления асимметрии победитель-побежденный и напряженности агонистических взаимодействий в этот период у трех видов песчанок. Исходя из общей модели поведенческого взаимодействия [2, 11], фазу обоюдной борьбы при агонистической встрече зверьков мы рассматриваем как период взаимных попыток подавления активных агонистических действий партнера. Борьба,

несомненно, ведет к психологическому и физическому истощению, и чем длительнее борьба, тем большая устойчивость к подавляющему активному воздействию противника требуется от участников. Такая парадигма дает возможность рассматривать причины межвидовых различий в динамике агонистического поведения как результат различной резистентности к подавлению активности.

Объектами исследования были выбраны виды, отличающиеся по своим социоэкологическим характеристикам: большая (*Rhombomys opimus*) и монгольская (*Meriones unguiculatus*) песчанки, для которых характерен семейно-групповой образ жизни, и предположительно одиночная светлая песчанка (*Gerbullus perpallidus*) [1, 3, 4]. В опытах участвовали 14 самцов больших, 26 самцов монгольских и 20 самцов светлых песчанок, содержащихся в виварии биофака МГУ. Все самцы были половозрелыми, старше 8- (большие), 5- (монгольские) и 3- (светлые песчанки) -месячного возраста. Все монгольские и светлые песчанки, а также две большие песчанки родились и выросли в неволе; 12 больших песчанок были отловлены за 5 мес до начала опытов в Бухарской обл. Узбекистана.

Самцы содержались в парах с самками или поодиночке (большие и светлые песчанки), либо с одной или несколькими самками или с самкой и их совместным выводком в возрасте до 2 мес (монгольские песчанки). Животных содержали 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 постоянную температуру 18-23°C

Попарные ссаживания самцов проводили на нейтральной территории в камере из текстолита (76.5 x 58 x 65 см), передняя стенка которой была застеклена. Подстилка отсутствовала. Пол каме-

Таблица 1. Значения медиан (с) длительности временных периодов при развитии взаимодействия и результаты парного межвидового сравнения по критерию Манн-Уитни (M-U-тест)

Период	Параметр	Большие/светлые		Большие/монгольские		Монгольские/светлые	
		Число опытов					
		12	17	12	19	19	17
T1	Медиана	11.5	8	11.5	15	15	8
	M-U	U = 101 $p = 0.965$		U = 98.5 $p = 0.529$		U = 143 $p = 0.557$	
T2	Медиана	48	10	48	28	28	10
	M-U	U = 43.5 $p = 0.009$		U = 71 $p = 0.081$		U = 117 $p = 0.158$	
T3	Медиана	240	23	240	29	29	23
	M-U	U = 20.5 $p = 0.003$		U = 43.5 $p = 0.042$		U = 116 $p = 0.149$	
T2-T1	Медиана	42	0	42	2	2	0
	M-U	U = 11 $p = 0$		U = 43.5 $p = 0.004$		U = 108.5 $p = 0.083$	
T3-T2	Медиана	25	4	25	5	5	4
	M-U	U = 57.5 $p = 0.049$		U = 76 $p = 0.120$		U = 141.5 $p = 0.530$	
T3-T1	Медиана	214.5	6	214.5	12	12	6
	M-U	U = 9 $p = 0$		U = 31.5 $p = 0.001$		U = 118 $p = 0.167$	

ры был расчерчен на квадраты 10 x 10 см. Перед началом опыта камеру промывали водой и протирали спиртом для устранения запахов.

Ссаживания монгольских песчанок проводили в конце сезона размножения, в августе и сентябре, с 11 до 21 ч. Ссаживания больших и светлых песчанок проводили в начале сезона размножения с марта по июнь во второй половине дня.

В опытах принимали участие только ранее не знакомые между собой и не состоящие в родстве животные. У монгольских песчанок каждый самец участвовал в опытах не чаще, чем раз в три дня, и не более чем 4 раза за все время опытов. У больших и светлых песчанок каждый самец участвовал в опытах не более 1 раза в день и не более 6 раз за всю серию опытов. Песчанки, потерпевшие поражение, повторно в опытах не участвовали.

Животных брали из клеток чистыми стеклянными стаканами и одновременно выпускали на пол камеры. Продолжительность опытов была 30 мин для монгольских и больших песчанок, 15 мин - для светлых. Различия в продолжительности опытов были связаны с более быстрым развитием агонистического взаимодействия у светлых песчанок; при увеличении длительности ссаживания животных этого вида повышался риск травмирования. Всего было проведено 12 опытов с

большими, 19 опытов с монгольскими и 17 опытов со светлыми песчанками.

Опыты снимали на две синхронизированные видеокамеры, одна из которых регистрировала поведение животных сверху, другая - сбоку.

При обработке видеозаписей поведение каждого партнера описывали методом временных срезов с интервалом в 1 с [7]. В каждом опыте измеряли период времени до первого агонистического взаимодействия (T1), период времени до первой атаки и/или схватки (T2) и период времени до момента установления стабильной асимметрии отношений противников (T3), после которого "победитель" только нападал, а "побежденный" только защищался.

Под моментом установления асимметрии понимали переломный момент взаимодействия, после которого один из партнеров до конца опыта полностью прекращал инициировать агрессивные акты, и его агонистическое поведение ограничивалось лишь защитой в ответ на нападения партнера, избеганием или позами подчинения. Например, если таким взаимодействием была последовательность из взаимных боковых стоек угроз, атаки, схватки и преследования, после которого один из противников до конца опыта вел себя как побежденный, то моментом установления асим-

Таблица 2. Процентное число опытов, в которых асимметрия между партнерами установилась: I - после угроз, до начала схваток; II - после первой схватки; III - после нескольких схваток.

Вид песчанок	Число опытов	% опытов каждого типа		
		I	II	III
Большая	12	0	50	50
Монгольская	19	0	84	16
Светлая	17	18	82	0

метрии считали момент окончания схватки/начала преследования. T2 могло быть равно T1, если прямой агрессии не предшествовали угрожающие демонстрации; T3 могло быть меньше T2, если асимметрия устанавливалась после угроз, до начала атак или схваток.

Статистическая обработка данных проведена в пакете непараметрической статистики STATISTICA, v. 4.5.

Длительность периода до первого агонистического взаимодействия (T1) не различается у разных видов песчанок (табл. 1). Длительность остальных периодов у больших песчанок, за одним исключением, достоверно больше таковых у монгольских и светлых, в то время как между последними достоверных различий не обнаружено, хотя во всех случаях длительности периодов у монгольских песчанок имеют промежуточные значения (табл. 1).

Длительность обоюдной борьбы партнеров от первых угроз до установления асимметрии (T3-T1) у больших песчанок также значительно превышает таковую у монгольских и светлых (табл. 1). Это связано как с большей длительностью угрожающих демонстраций до первых атак и схваток (T2-T1), которые у больших песчанок занимали достоверно больше времени, чем у двух других видов, так и с большей длительностью периода прямых агрессивных действий (T3-T2) у больших песчанок по сравнению с монгольскими и светлыми (во втором случае различия достоверны, табл. 1).

Длительность периода угрожающих демонстраций до первых атак и схваток (T2-T1), прямых агрессивных действий (T3-T2) и в целом периода обоюдной борьбы партнеров (T3-T1) у монгольских и светлых песчанок статистически не различаются (табл. 1). Однако при детальном сравнении развития агонистических взаимодействий можно обнаружить, что у монгольских песчанок установление асимметрии между партнерами происходит путем более последовательного перехода от угроз к прямой агрессии, чем у светлых, а напряженность взаимодействий в период обоюдной борьбы имеет промежуточный характер между большими и светлыми песчанками.

Так, угрожающие демонстрации предшествовали первой схватке во всех опытах у больших, в 74% опытов у монгольских и только 47% опытов у светлых песчанок (различия между большими и светлыми песчанками достоверны, $p = 0.005$, t-тест сравнения долей). У больших песчанок в 50% опытов взаимоотношения между партнерами выяснялись в течение единственной схватки, в остальных 50% опытов потребовалось несколько серий прямых агрессивных действий для установления стойкой асимметрии победитель-побежденный (табл. 2). У монгольских песчанок в 84% опытов асимметрия устанавливалась после первой же схватки, и в 16% опытов потребовалось несколько схваток, чтобы один из зверьков признал себя побежденным. Напротив, у светлых песчанок в 17.6% опытов один из партнеров признавал себя побежденным еще до начала прямых агрессивных действий, после первых угроз; в остальных случаях первое агонистическое взаимодействие быстро перерастало в схватку, которая и решала исход противостояния между партнерами (табл. 2).

Таким образом, песчанки всех трех видов одинаково быстро вступают в агонистическое взаимодействие. У больших песчанок период выяснения отношений между незнакомыми животными носит более затянутый и напряженный характер по сравнению с монгольскими и светлыми. Длительность периода обоюдной борьбы у монгольских и светлых песчанок не различается, однако для установления асимметрии у монгольских песчанок требуются более напряженные взаимодействия.

Можно предположить, что особенности развития агрессивного взаимодействия коррелируют с морфо-физиологическими характеристиками особей изучаемых видов, такими как скорость обменных процессов, возрастающая с уменьшением размеров и массы тела животного [5, 6]. В соответствии с этой гипотезой следует ожидать, что у наиболее крупных больших песчанок будут наблюдаться наиболее медленные скорости развертывания агрессивных взаимодействий, что взаимодействия небольших светлых песчанок будут протекать наиболее быстро, а у монгольских песчанок значения будут промежуточными. Наши результаты хорошо согласуются с этой гипотезой. Однако характер развертывания агрессивного взаимодействия между самками больших песчанок практически неотличим от такового при ссаживании самцов светлых песчанок [12]. Кроме того, при изучении длительностей агрессивных взаимодействий у трех видов песчанок рода *Meriones*, корреляций с размерами животных не наблюдалось [11]. Таким образом, размеры животных, несомненно, могут модулировать стратегию борьбы, но они не объясняют полностью наблюдающиеся различия.

С другой стороны, длительность и напряженность периода обоюдной борьбы может отражать устойчивость к социальному стрессу [2, 12]. Этот период включает угрозы, прямую агрессию и отдых обоих партнеров. Среди этих форм поведения только прямая агрессия выполняется в физическом контакте между животными; и она занимает относительно небольшую долю этого периода. В некоторых случаях песчанки принимают позы защиты и начинают избегать оппонента только после его угроз, даже не будучи атакованными и не принимая участия в контактной борьбе. Это означает, что достижение победы или проигрыш в контексте нашей экспериментальной ситуации определяются возможностями животных противостоять оппоненту скорее психологически, чем физически.

Если мы полагаем, что длительность и напряженность периода обоюдной борьбы отражают устойчивость к социальному стрессу, то мы можем сделать вывод, что большие песчанки наиболее устойчивы к социальному стрессу, светлые - наименее, а монгольские занимают промежуточное положение.

Отсутствие достоверных различий во временных характеристиках развития агонистического взаимодействия между "социальными" монгольскими и "одиночными" светлыми песчанками может быть связано с чувствительностью применяемой экспериментальной процедуры. При анализе видеозаписей мы использовали шаг в 1 с, тогда как агрессивные взаимодействия монгольских песчанок обычно имеют небольшую длительность - медианы различных угроз, схваток и преследований не превышают 4 с [11]. Мы считаем, что увеличение объема материала и расчет длительности временных периодов с большей точностью позволят подтвердить обнаруженную тенденцию большей длительности периода обоюдной борьбы

у монгольских песчанок по сравнению со светлыми.

Увеличение устойчивости к подавляющему воздействию партнера может быть одним из механизмов, способствующих приспособлению животных к существованию в более плотной социальной среде [2]. Обнаруженные нами различия в устойчивости к социальной ингибции в целом согласуются с видоспецифическими уровнями социальной плотности в природных поселениях изученных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В.* Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе. М., 1996. 228 с.
2. *Гольцман М.Е., Попов С.В. и др.* // Журн. общ. биологии. 1994. Т 55. № 1. С 49-69.
3. *Кучерук В.В., Кулик И.М., Дубровский Ю.А.* Фауна и экология грызунов. М., 1972. В. 11. С. 5-70.
4. *Наумов Н.П., Лобачев В.С. и др.* Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 1972. 405с.
5. *Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 321 с.
6. *Шмидт-Нюельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
7. *Agren G., Meyerson B.J.* // Behav. Proc. 1977. V. 2. P. 265-282.
8. *Altmann J.* // Behaviour. 1974. V. 49. P. 227-265.
9. *Dempster E.R., Dempster R., Perrin M.R.* // Ethology. 1992. V. 91. P. 25-45.
10. *Dempster E.R., Perrin M.R.* // Ibid. 1989. V. 83. P. 43-59.
11. *Goltsman M.E., Borisova N.G.* // Ibid. 1993. V. 94. P. 177-186.
12. *Goltsman M.E., Volodin I.A.* // Ibid. 1997. V. 103. P. 1051-1059.
13. *Gram E.C., Mackintosh J.H.* // Behaviour. 1963. V. 21. P. 246-259.