

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 599.323.4+591.51+591.71

**СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЙ
У ДВУХ БЛИЗКИХ ВИДОВ ПЕСЧАНОК В СИТУАЦИИ
ПОПАРНОГО ССАЖИВАНИЯ**

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

Представлено академиком И.А. Шиловым 25.12.97 г.

Поступило 25.12.97 г.

Полуденные (*Meriones meridianus* Pall.) и монгольские песчанки (*M. unguiculatus* Milne-Edw.) - два близких вида из семейства Gerbillidae, объединяющего около 100 видов [2]. И по морфологическим признакам, и по экологии представители этого семейства довольно сходны между собой и представляют очень удобный материал для проведения сравнительных систематических, экологических и поведенческих исследований [1, 3-5].

Монгольские и полуденные песчанки похожи по размерам и внешнему виду. Что касается поведения, то группы, которые формируют полуденные и монгольские песчанки, сильно различаются по своему составу и по структуре отношений, но при этом поведенческие репертуары обоих видов, и в частности поведенческие взаимодействия, очень сходны [3]. Тем не менее различия в поведенческих актах не только существуют, но и заметны невооруженным глазом. Создается впечатление, что они проявляются не столько в форме, сколько в динамике исполнения актов. Общие конфигурации "законченных" движений и поз, описания которых составляют основу этограммы, у обоих видов мало различимы, но разница в темпоральных характеристиках движений заметна. Это визуальное впечатление о межвидовом различии в кинематике движений представляется нам очень интересным по крайней мере в двух отношениях. Во-первых, оно интригующе связано с различиями в социальной экологии песчанок [1]: темп движений менее "социальных" видов выглядит более высоким, в данной сравниваемой паре видов у полуденных песчанок движения кажутся более быстрыми и реактивными, чем у монгольских. Во-вторых, кинематические параметры локомоции пока почти не используются при исследовании групповой специфики поведения и, видимо, могут оказаться очень перспективными в этом отношении. Проведенный ранее анализ выявил различия в продолжительности агонистических актов у монгольских, краснохвостых и полу-

денных песчанок [6]. Цель настоящей работы - исследовать межвидовые различия в скоростных характеристиках стереотипных актов, исполняемых при агрессивных взаимодействиях, учитывая при этом ситуативную специфику этих актов.

В опытах были использованы взрослые, половозрелые самцы полуденных и монгольских песчанок, по 6 животных каждого вида. Все песчанки родились и выросли в неволе. Самцы содержались в парах с самками без детей, в пластиковых клетках с сетчатым верхом размером 45 x 30 x 20 см. Подстилкой служили древесные опилки. В качестве корма животные получали зерна овса и подсолнечника, сухой хлеб, ломтики моркови и яблок, свежую траву. Корм всегда предлагался в избытке, воды животные не получали. В помещении поддерживали естественный фотопериод и постоянную температуру 20-23°C.

Попарные ссаживания индивидуально помеченных самцов проводили на нейтральной территории в камере из текстолита (76.5 x 58 x 65 см), передняя стенка которой была застеклена. Подстилка отсутствовала. Пол камеры был расчерчен на квадраты 10 x 10 см. Перед началом опыта камеру промывали водой и протирали спиртом для устранения запахов.

Животных брали из клеток чистыми стеклянными стаканами и одновременно выпускали на пол камеры. Продолжительность каждого опыта были 10 мин. Взаимодействия животных при ссаживании развивались по одной и той же схеме; после непродолжительного периода знакомства с камерой песчанки начинали обследовать друг друга. Контакты между животными были либо мирными (разные виды обнюхиваний), либо слабоагрессивными (угрожающие и защитные стойки); сильной агрессии с преследованиями и схватками не наблюдали ни разу.

Всего за период с 21 июля по 13 августа было проведено 9 опытов с полуденными и 8 опытов с монгольскими песчанками. В опытах принимали участие только ранее не знакомые между собой животные. Каждый самец участвовал в опытах не более 1 раза в день и не более 5 раз за всю серию опытов.

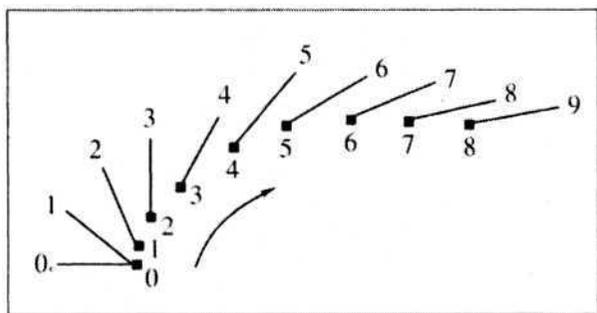


Рис. 1. Покадровая прорисовка одного рывка. Стрелка указывает направление движения животного. Каждая черта означает положение головы и шеи зверька во время определенного кадра. Толстый конец черты указывает местоположение холки, тонкий - носа животного. Цифры соответствуют номерам кадров от начала движения холки или носа, 0 - последний кадр остановки.

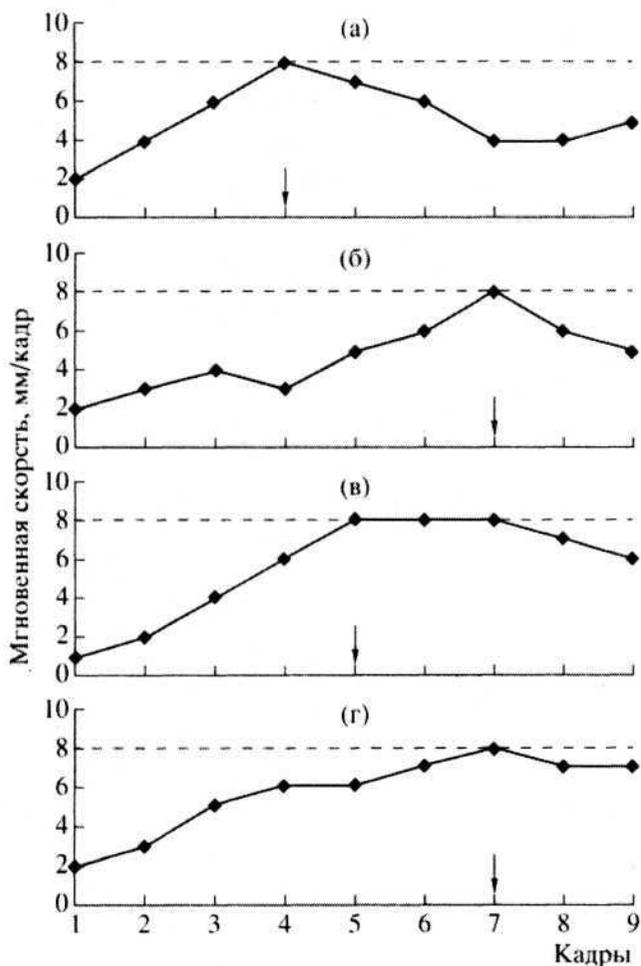


Рис. 2. Четыре способа измерения максимальной мгновенной скорости (V_{\max}): а - по первому максимуму скорости; б - по второму максимуму скорости; в - по первому плато скорости; г - по второму плато или максимуму скорости. Горизонтальная прерывистая черта - величина V_{\max} . Стрелкой указано значение времени t до набора V_{\max} . Подробности в тексте.

Все поведение и перемещения животных автоматически записывали на видеокамеру, укрепленную сверху над камерой для ссаживания.

Записи были обработаны в режиме покадрового просмотра с использованием условных метрической и временной шкал: время отсчитывалось по числу видеок кадров (1 кадр соответствует 0.04 с), расстояние - по величине перемещения животного на экране 14-дюймового телевизора (перемещение на 1 мм экрана соответствует 2.51 см в камере).

Локомоция обоих видов песчанок в тестовой ситуации представляла собой серии коротких перемещений, перемежающихся остановками. Для последующего анализа были отобраны все начала движений (рывки) каждого животного, удовлетворяющие двум условиям: 1) движение началось после того, как животное неподвижно сидело на месте без изменения ориентации и местоположения в течение не менее 6 кадров подряд; 2) среднее ускорение до набора максимальной скорости было не менее 1 мм/кадр².

Таким образом, мы регистрировали как все рывки при спокойном перемещении партнеров по камере, так и рывки с наибольшими для животных ускорениями.

Всего в обработку было включено 2172 рывка (1108 для полуденных и 1064 для монгольских песчанок). Для каждого рывка на экране телевизора делали покадровую прорисовку местоположений носа и холки животного до 8-15-го кадра от начала рывка (рис. 1). Одновременно регистрировали связанную с рывком форму поведения и направленность движения при рывке.

Регистрировали четыре формы поведения: 1) рывки, связанные с мирными контактами между партнерами; 2) рывки, связанные с агрессивным поведением; 3) рывки, связанные с защитным поведением; 4) рывки, не следующие за контактами и не приводящие к ним. Направленность движения - удаление или приближение к партнеру - отмечали только для рывков, связанных с формами поведения с 1-й по 3-ю (контакты между партнерами).

Для каждого рывка измеряли следующие параметры:

V_{\max} - максимальную мгновенную скорость (максимальное расстояние, на которое переместилась холка животного за 1 кадр), мм/кадр;

t_1 - время от начала движения носа животного до достижения V_{\max} , в кадрах;

t_2 - время от начала движения холки животного до достижения V_{\max} , в кадрах;

a_1 - среднее ускорение от начала движения носа животного до достижения V_{\max} (V_{\max}/t_1), мм/кадр²;

a_2 - среднее ускорение от начала движения холки животного до достижения V_{\max} мм/кадр² (V_{\max}/t_2);

dt - разница во времени между началом движения носа и холки, в кадрах;

t_1 совпадало с t_2 и a_1 совпадало с a_2 в тех случаях, когда движение начиналось без поворота.

Таблица 1. Отношение внутри- и межиндивидуальной изменчивости (mean SD/SD of means) параметров рывков у двух видов песчанок

Вид	V_{\max}	t_1	t_2	a_1	a_2
Полуденная песчанка	1.47	3,88	3.58	2.57	4.74
Монгольская песчанка	4.21	742	8.17	5.56	7.24

В зависимости от способа разгона животного максимальная мгновенная скорость рывка из неподвижного состояния измерялась одним из 4 альтернативных способов (рис. 2): 1) по первому максимуму скорости, вслед за которым шло ее снижение; 2) по второму максимуму скорости, если между первым и вторым максимумами был лишь один кадр со скоростью, меньшей первого максимума; 3) по первому плато скорости, вслед за которым шло ее снижение (плато скорости - сохранение постоянной скорости в течение двух и более кадров); 4) по первому значению второго плато скорости или максимуму скорости, следующему за первым плато, если первое плато состояло не более чем из двух кадров и в промежутке не наблюдалось снижения скорости.

При статистической обработке мы использовали суммированные данные - аналитическую процедуру, при которой множественные измерения поведения одной и той же особи обрабатываются как независимые события. Эта процедура корректна, если внутрииндивидуальная изменчивость превышает межиндивидуальную [7], что и наблюдалось в нашем случае. Из табл. 1 можно видеть, что отношение среднего стандартного отклонения к стандартному отклонению средних по каждому из 5 параметров начала движения всегда существенно больше 1. Для сравнения выборок применяли тест Манн-Уитни из пакета непараметрической статистики STATISTICA, v. 4, 5.

Для обоих видов песчанок мы провели сравнение начала движения в 5 парах ситуаций. Сравнивали параметры рывков:

1) при агрессивном поведении (нападении) с рывками при защите;

2) при контактах с рывками вне контактов;

3) при мирных контактах с рывками при агонистических контактах;

4) при приближении к партнеру с рывками при удалении от партнера;

5) при агрессивном приближении с рывками при оборонительном удалении (табл. 2, 3).

Из табл. 2 и 3 видно, что характер различий в поведении между выбранными парами ситуаций был сходен у обоих видов песчанок.

Сравнение параметров локомоторной активности полуденных и монгольских песчанок мы провели для 8 различных форм поведения и суммарно по всему массиву данных (табл. 4). Почти при всех формах поведения полуденные песчанки демонстрировали достоверно более высокие ускорения до набора максимальной скорости, чем монгольские. В тех случаях, когда различия были недостоверными (агрессивное поведение, приближение и удаление в защитном контексте) величина p -level не превышала 0.09.

Основные тенденции в изменении скоростных параметров движений в зависимости от ситуации сходны у обоих видов (ср. табл. 2 и 3), и, видимо, основные факторы, определяющие динамику скоростных характеристик у обоих видов, тоже сходны. Мы предполагаем, что во всех сравниваемых парах ситуаций различия в скоростных характеристиках движений определялись одним и тем же фактором: ситуация при защите более напряженна и стрессогенна, чем при нападении; при контактах более, чем вне контактов; при агонистических контактах более, чем при мирных, а при удалении более, чем при приближении. При этом более напряженные ситуации характеризуются большими максимальными скоростями рывков и большими продолжительностями периодов, за которые эти скорости достигаются.

Таблица 2. Попарное сравнение (I-контекст vs II-контекста) средних значений параметров рывков полуденных песчанок в различных ситуациях

Контекст, в котором происходил рывок	Результат сравнения						Контекст, в котором происходил рывок
	V_{\max}	t_1	t_2	dt	a_1	a_2	
I							II
Агрессивное поведение	<***	<*	-	-	-	-	Защитное поведение
Мирные контакты	-	-	-	>**	<*	-	Агонистические контакты
Вне контактов	<**	<**	<***	>*	-	>*	При контактах
При приближении	<***	<**	<*	-	<**	<*	При удалении
При приближении во время нападения	<***	<*	-	-	-	-	При удалении во время защиты

Примечание: Одна звездочка - различия достоверны по U-тесту Манн-Уитни, $p < 0.05$; две звездочки - $p < 0.01$; три звездочки - $p < 0.001$; прочерк - отсутствие достоверных различий.

Таблица 3. Попарное сравнение (I- контекст vs II-контекста) средних значений параметров рынков монгольских песчанок в различных ситуациях

Контекст, в котором происходил рыбок	Результат сравнения						Контекст, в котором происходил рыбок
	I	V_{max}	t_1	t_2	dt	a_1	
Агрессивное поведение	<***	<*	<*	-	-	-	Защитное поведение
Мирные контакты	<**	-	<*	>**	-	-	Агонистические контакты
Вне контактов	<***	<*	<***	>*	-	-	При контактах
При приближении	<***	<**	-	-	-	-	При удалении
При приближении во время нападения	<***	<*	<*	-	-	-	При удалении во время защиты

Примечание. Обозначения как в табл. 2.

Таблица 4. Различия между средними значениями параметров рынков полуденных и монгольских песчанок при различных формах поведения.

Контекст, в котором происходил рыбок	Параметр					
	V_{max}	t_1	t_2	dt	a_1	a_2
	п-м	п-м	п-м	п-м	п-м	п-м
При мирных контактах	-	-	-	-	>**	>*
При агрессивном поведении	-	-	-	-	-	>*
При защитном поведении	-	-	-	-	>*	>*
Вне контактов	-	-	<**	>*	>***	>***
При приближении	-	-	-	-	-	-
При удалении	-	-	-	-	>***	>***
При приближении в агрессивном контексте	-	-	-	-	>*	>*
При удалении в защитном контексте	-	-	-	-	-	>**
Все суммарно	>*	-	<**	>*	>***	>***

Примечание: п - полуденные, м - монгольские песчанки; знак > (или <) означает, что среднее значение параметра у полуденных песчанок больше (или меньше) среднего значения параметра у монгольских песчанок; остальные обозначения – как в табл. 2.

Совсем иная картина появляется при анализе ускорения. Существенного роста ускорения при увеличении напряженности ситуации обычно не происходит. И при мирных, и при агонистических взаимодействиях животные используют одни и те же ускорения, другими словами - у обоих видов ускорение менее зависимо от ситуации, чем другие темпоральные параметры.

При межвидовом сравнении обнаруживается, что ситуационно изменчивые характеристики у обоих видов достоверно неразличимы, но зато ускорения практически во всех ситуациях достоверно больше у полуденных песчанок. Именно ускорения, а не максимальные скорости создают внешнее впечатление большей реактивности полуденных песчанок.

Достоверное различие между видами в длительности набора максимальной скорости холки и носа (dt) вне контактов, видимо, объясняется тем, что только в этой, наименее напряженной, ситуации полуденные песчанки чаще в начале рыбка делают поворот головой, меняя направленные движения. С ростом напряженности ситуации

и у полуденных, и у монгольских песчанок это движение головой становится менее выраженным и разница между t_1 и t_2 уменьшается.

Авторы благодарны И.И. Полетаевой и С.В. Попову, взявшим на себя труд прочитать рукопись и сделавшим ряд ценных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гольцман М.Е., Попов С.В. и др. // Журн. общ. биологии. Т. 55. № 1. С. 49-69.
2. Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А. и др. Песчанки мировой фауны. М: Наука, 1990. 368 с.
3. Попов С.В. Специфика внутривидовых взаимоотношений трех видов песчанок рода *Meriones*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.
4. Попов С.В., Чабовский А.В. В сб.; Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. Ч. 1. С. 183-202.
5. Чабовский А.В. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones*. Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.
6. Goltsman M.E., Borisova N.G. // Ethology. 1993. V. 94. P. 177-186.
7. Leger D.W., Didrichsons I.A. // Animal Behav. 1994. V. 48. P. 823-832.