

ВЛИЯНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА ПОЕДИНКОВ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ АГОНИСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ СВЕРЧКОВ *GRYLLUS BIMACULATUS* С РАЗНЫМИ БИОМЕТРИЧЕСКИМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ

©Михаил Луиджиевич Оппедизано¹, Александр Михайлович Луничкин²

¹ Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет. 194100, Санкт-Петербург, Литовская ул., 2

² Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова РАН. 194223, Санкт-Петербург, пр. Тореца, 44

Контактная информация: Михаил Луиджиевич Оппедизано — студент 2 курса, лечебный факультет. E-mail: misciaopp@gmail.com

РЕЗЮМЕ. Насекомые широко используются в современной прикладной и фундаментальной физиологии. Они обладают более простой биологической организацией, поведением и требованиями к культивированию по сравнению с позвоночными. Вместе с тем базовые принципы организации и жизнедеятельности этих групп животных во многом схожи. Это позволяет использовать насекомых в исследованиях, которые сложно или невозможно провести на позвоночных. Важным направлением физиологии является изучение механизмов агонистического поведения, обеспечивающего регуляцию территориального, полового, пищевого и социального поведения особей. В большинстве работ, посвященных изучению агонистического поведения сверчков, рассматривается влияние только одного фактора, влияющего на его успешность. Поскольку интерес представляет взаимосвязь факторов, определяющих успех особи в «столкновении» с представителем своего вида, в работе сделан упор на их комплексное влияние, в частности, в статье представлены результаты сравнения двух факторов: опыта предыдущих боёв и массы особи. Для данного исследования были выбраны представители семейства *Gryllus bimaculatus*, так как они обладают относительно небольшим числом хорошо изученных поведенческих реакций, развитой акустической коммуникацией, сравнительно легко содержатся и воспроизводятся в лабораторных условиях. Полученные данные свидетельствуют о том, что опыт предыдущих боёв способен компенсировать разницу в весе в поединке с более массивным неопытным противником, при этом временной интервал между боями не должен превышать 15 минут, а разница в весе — 25 %.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: агонистическое поведение, *Gryllus bimaculatus*, морфофизиологическая асимметрия.

INFLUENCE OF THE INDIVIDUAL EXPERIENCE OF CONNECTIONS ON THE EFFECTIVENESS OF THE AGONISTIC BEHAVIOR OF *GRYLLUS BIMACULATUS* CANDLES WITH DIFFERENT BIOMETRIC INDICES

©Mikhail L. Oppedisano¹, Aleksandr M. Lunichkin²

¹ Saint-Petersburg State Pediatric Medical University. 194100, Russia, Saint-Petersburg, Litovskaya str., 2

² I.M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry. 194223, Russia, Saint-Petersburg, Toreza ave., 44

Contact Information: Mikhail L. Oppedisano — 2-year student, medical faculty. E-mail: misciaopp@gmail.com

ABSTRACT. Insects are widely used in modern applied and fundamental physiology. They have a simpler biological organization, behavior and cultivation requirements compared to vertebrates. At the same time, the basic principles of the organization and functioning of these groups of animals are very similar. This allows the use of insects in studies that are difficult or impossible to conduct on vertebrates. An important direction of physiology is the study of the mechanisms of agonistic behavior, which ensures the regulation of the territorial, sexual, food and social behavior of individuals. In most works devoted to the study of agonistic behavior of crickets, the influence of only one factor influencing its success is considered. Since the relationship of the factors determining the success of an individual in a “collision” with a representative of their species is of interest, the emphasis is placed on their complex influence, in particular, the article presents the results of a comparison of two factors: the experience of previous battles and the mass of an individual. Representatives of the *Gryllus bimaculatus* family were selected for this study, since they have a relatively small number of well-studied behavioral reactions, developed acoustic communication, are easily contained and reproduced in laboratory conditions. The data obtained indicate that the experience of previous battles is able to compensate for the difference in weight in a duel with a more massive inexperienced opponent, while the time interval between fights should not exceed 15 minutes, and the difference in weight — 25%.

KEY WORDS: agonistic behavior, *Gryllus bimaculatus*, morpho-physiological asymmetry.

ВВЕДЕНИЕ

Агонистическое поведение представляет собой сложный комплекс агрессивных и защитных реакций, сопровождающих развитие конфликта между особями одного вида (рис. 1). Такая форма взаимодействия является неотъемлемой частью внутривидовой коммуникации, регулирующей территориальное, половое, пищевое и социальное поведение особей. Оно описано у всех представителей царства животных, в том числе и у человека. Несмотря на активное изучение агонистического поведения как в естественных, так и в лабораторных условиях, в том числе с привлечением этологических, биохимических и физиологических методов, в этой области остается много нерешенных вопросов. Один из таких вопросов заключается в следующем: какие факторы определяют успех особи в «столкновении» с представителем своего вида и как эти факторы взаимосвязаны друг с другом [6, 8, 12].

Удобным объектом для изучения агонистического поведения являются представители семейства сверчковые (*Grylloidea*), в частности, двупятнистый сверчок (*Gryllus bimaculatus*) (рис. 2). Этот вид является классическим объектом лабораторных исследований, обладает относительно небольшим числом хорошо изученных поведенческих реакций, развитой акустической коммуникацией, сравнительно лег-

ко содержится и воспроизводится в лабораторных условиях. Важно отметить, что в лабораторных условиях сохраняются все формы поведения (за исключением миграционного), характерные для природных популяций [2]. Интересно, что в странах Востока, например, в Китае, с древних времен сохранилась традиция публичных сверчковых поединков и культура содержания сверчков в неволе. Поэтому использование агонистического поведения именно сверчков может помочь приблизиться к пониманию механизмов, лежащих в основе агонистического поведения животных и человека.

Ранее было показано, что у сверчков на успех в агонистическом поведении оказывают влияние возраст и масса животного, общее состояние, присутствие самки и «обладание» укрытием (эффект резидента), история предыдущих столкновений (эффекты победителя и проигравшего). В большинстве работ, посвященных изучению агонистического поведения сверчковых, рассматривается влияние только одного фактора, влияющего на его успешность [4, 5, 14]. Так, было выявлено, что самцы с большей массой успешнее в поединках [13]. Было сделано предположение, что опыт победителя предыдущих боёв повышает шансы на победу.

Целью данного исследования было установить, может ли успешный опыт предыдущих боёв компенсировать разницу в весе в



Рис. 1. «Сражение» половозрелых самцов сверчка *G. bimaculatus*



Рис. 2. *Gryllus bimaculatus*



Рис. 3. Садки для содержания сверчков

поединке с более крупным противником. Для этого были поставлены следующие задачи:

- разработать протокол исследования;
- подготовить лабораторную культуру для проведения этологических экспериментов (определить наиболее показательный период онтогенетического развития самцов);
- изучить влияние разницы масс участников поединка на успех в агонистических отношениях сверчков, не обладающих опытом «сражения»;
- изучить, влияет ли полученный опыт победы на успех в последующих агонистических отношениях, и, если влияет, то как долго;
- изучить, влияет ли полученный опыт поражения на успех в последующих агонистических отношениях, и, если влияет, то как долго.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе были использованы 100 половозрелых самцов *G. bimaculatus*, не имеющих опыта «боев», из круглогодичной лабораторной культуры лаборатории «Сравнительной физиологии сенсорных систем». Для исключения получения опыта агонистических отношений, сверчки содержались по одному в сад-

ках размером $15 \times 11 \times 11$ см (рис. 3). В работе был использован метод «открытое поле». Все «бои» (рис. 4) проводились на арене размером 20×20 см и записывались для дальнейшего анализа при помощи видеокамеры Genius e-Face 2025, изображение с которой выводилось на компьютер в программе CrazyTalk CamSuite PRO (рис. 5). Для исключения субъективной интерпретации результатов агонистического поведения анализ видефрагментов производился двумя исследователями.

Была применена следующая схема эксперимента (рис. 6): на первом этапе 2 сверчка равной массы (в пределах масс от 0.8 до 1 г, с разницей в массе не более 5%) помещались на квадратную арену в индивидуальных садках. После адаптации (спустя 15 минут) животные выпускались из садков и фиксировалось их агонистическое поведение. После определения «победителя» (пение сигнала «победы», преследование «проигравшего») и «проигравшего» (избегание «победителя») животные вновь изолировались. На втором этапе «победителю» и «проигравшему» предъявлялся сверчок большей массы (масса в пределах 1–1,2 г, отличие в массе более 5%), не имеющий опыт «сражения». Второй этап проводился с паузой в 15 и 60 минут после первого, с последовательным чередовани-

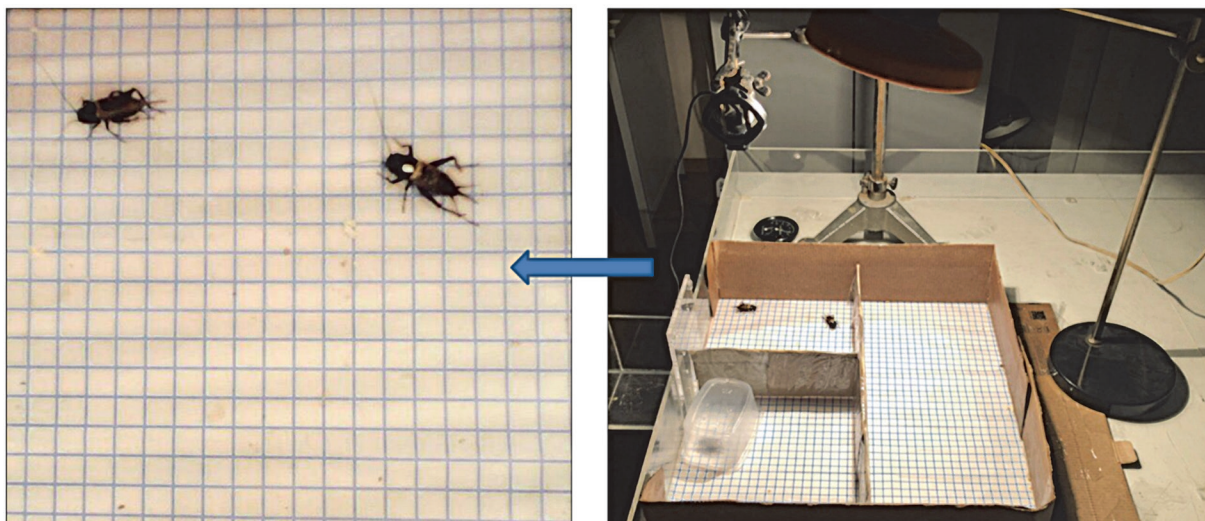


Рис. 4. Арена для проведения боёв

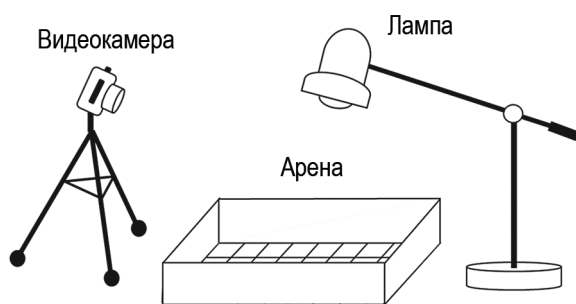


Рис. 5. Экспериментальная установка

ем «победителя» и «проигравшего» в каждом следующем опыте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Задачей первого этапа исследования было убедиться в том, что выводы, сделанные Rillich в 2011 году (самцы с большей массой успешнее в поединках), корректны. Контрольный опыт, в

ходе которого изучалась агрессия неопытных сверчков различного веса (разница между особями превышала 5%), показал, что более тяжелый по весу самец побеждал в 90% случаев (общее количество боёв в ходе опыта — 10) (рис. 7).

На втором этапе исследовалось влияние опыта боя на агрессию. Было установлено, что самец, обладающий опытом победы, в 70% случаев побеждал более тяжелого противника (разница в весе между противниками превышала 5%) спустя 15 мин (проведено 10 поединков, достоверные отличия от контроля по U-критерию Манна-Уитни, $p < 0,05$), но всегда проигрывал спустя 60 мин (проведено 10 поединков, достоверных отличий от контроля нет, $p > 0,05$). Опытный самец побеждал неопытного в случае, если разница в их массе не превышала 25% (рис. 8).

Самец, который обладал опытом проигрыша, всегда проигрывал во втором бою вне зависимости от прошедшего времени (проведе-

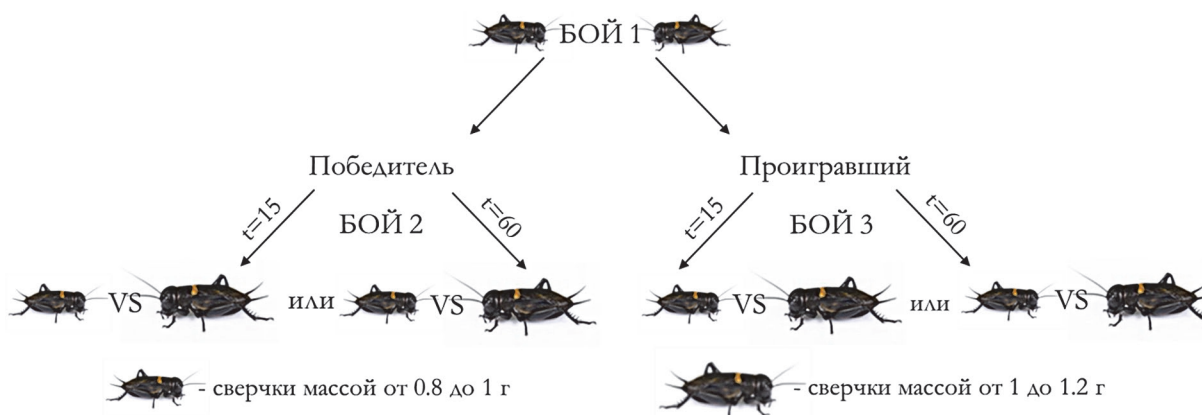


Рис. 6. Схема эксперимента

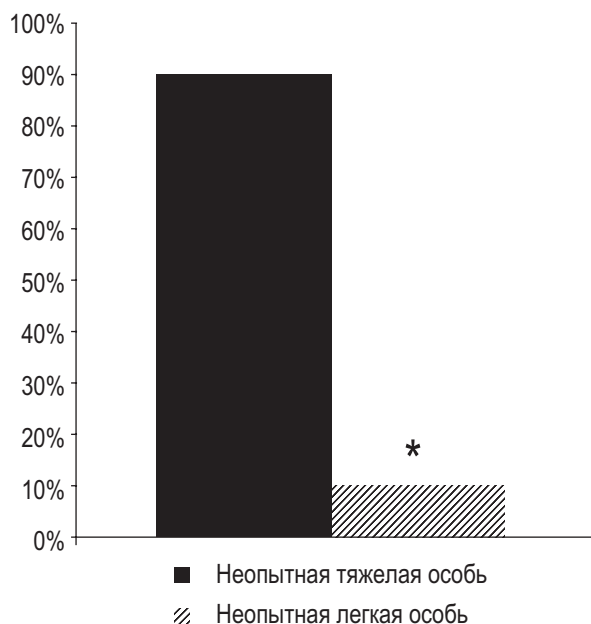


Рис. 7. Результаты агонистического взаимодействия неопытных особей разного веса (разница > 5%) (контроль). По вертикали: количество побед (%) (n = 10).

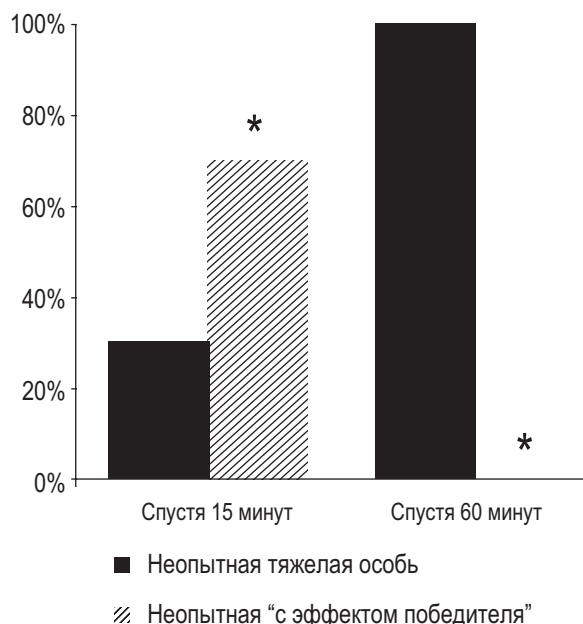


Рис. 8. Результаты агонистического взаимодействия сверчка с «эффектом победителя» и неопытного сверчка большей массы (разница > 5%). По вертикали: количество побед (%) (n = 10).

но 10 поединков, достоверных отличий от контроля нет, $p > 0,05$) (рис. 9).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные свидетельствуют о том, что опыт предыдущих боёв способен компенсировать разницу в весе в поединке с более массивным неопытным противником, при этом временной интервал между боями не должен превышать 15 минут, а разница в весе — 25%.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абдукаева Н.С., Косенкова Н.С., Галеппо В.А. Медико-биологические аспекты агрессивного поведения пауков *Megalomorphae*. Педиатр. 2010; 1: 16–22.
2. Князев А.Н. Цикл развития сверчка *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) в условиях лабораторного содержания. Энтомол. Обозр., 1985; LXIV(1): 58–73.
3. Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир; 1988.
4. Adamo S., Hoy R. Agonistic behaviour in male and female field crickets, *Gryllus bimaculatus*, and how behavioural context influences its expression. Anim. Behav., 1995; 49: 1491–1501.
5. Alexander R. Aggressiveness, Territoriality, and Sexual Behavior in Field Crickets (Orthoptera: Gryllidae). Behav., 1961; 17(2/3): 130–223.

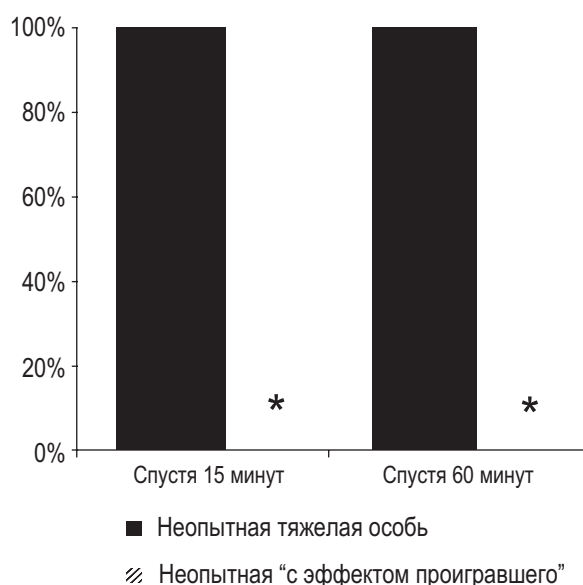


Рис. 9. Результаты агонистического взаимодействия сверчка с «эффектом проигравшего» и неопытного сверчка большей массы (разница > 5%). По вертикали: количество побед (%) (n = 10)

6. Arnott G, Elwood RW. Assessment of fighting ability in animal contests. Anim. Behav. 2009; 77: 991–1004.
7. Beaugrand J., Zayan R., An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). Behav. Process, 1985; 10: 1–52.
8. Briffa M., Lane S.M. The role of skill in animal contests: a neglected component of fighting ability. Proc. R. Soc. B. 2017; 284: 1596.

9. Iwasaki M, Delago A, Nishino H, Aonuma H. Effects of previous experience on the agonistic behaviour of male crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zool Sci.* 2006; 23: 863–72.
10. Khazraie K., Campan M. The role of prior agonistic experience in dominance relationships in male crickets *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae). *Behavioural Processes* 44; 1999: 341–348.
11. Maynard Smith, J., Price, G.R., 1973. The logic of animal conflict. *Nature.* 1973; 246: 15–8.
12. Pellis S.M. Agonistic versus amicable targets of attack and defense: consequences for the origin function and descriptive classification of play fighting. *Aggr. Behav.*, 1988; 14: 85–104.
13. Rillich J., Stevenson P.A. Winning fights induces hyperaggression via the action of the biogenic amine octopamine in crickets. *PLoS ONE* 2011.
14. Stevenson P., Schildberger K. Mechanisms of experience dependent control of aggression in crickets. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 2013; 23: 318–23.
4. Adamo S., Hoy R. Agonistic behaviour in male and female field crickets, *Gryllus bimaculatus*, and how behavioural context influences its expression *Anim. Behav.*, 1995; 49: 1491–1501.
5. Alexander R. Aggressiveness, Territoriality, and Sexual Behavior in Field Crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behav.*, 1961; 17(2/3): 130–223.
6. Arnott G, Elwood RW. Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim. Behav.* 2009; 77: 991–1004.
7. Beaugrand J., Zayan R., An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav. Process.* 1985; 10: 1–52.
8. Briffa M., Lane S.M. The role of skill in animal contests: a neglected component of fighting ability. *Proc. R. Soc. B.* 2017; 284: 1596.
9. Iwasaki M, Delago A, Nishino H, Aonuma H. Effects of previous experience on the agonistic behaviour of male crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zool Sci.* 2006; 23: 863–72.
10. Khazraie K., Campan M. The role of prior agonistic experience in dominance relationships in male crickets *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae). *Behavioural Processes* 44; 1999: 341–348.
11. Maynard Smith, J., Price, G.R., 1973. The logic of animal conflict. *Nature.* 1973; 246: 15–8.
12. Pellis S.M. Agonistic versus amicable targets of attack and defense: consequences for the origin function and descriptive classification of play fighting. *Aggr. Behav.*, 1988; 14: 85–104.
13. Rillich J., Stevenson P.A. Winning fights induces hyperaggression via the action of the biogenic amine octopamine in crickets. *PLoS ONE* 2011.
14. Stevenson P., Schildberger K. Mechanisms of experience dependent control of aggression in crickets. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 2013; 23: 318–23.

REFERENCES

1. Abdukayeva N.S., Kosenkova N.S., Galeppo V.A. Mediko-biologicheskiye aspekty agressivnogo povedeniya paukov Megalomorphae. [Biomedical aspects of the aggressive behavior of Megalomorphae spiders]. *Pediatr.* 2010; 1: 16–22. (In Russian).
2. Knyazev A.N. Tsikl razvitiya sverchka *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) v usloviyakh laboratornogo soderzhaniya. [The cricket development cycle of *Gryllus bimaculatus* Deg. (Orthoptera, Gryllidae) in laboratory conditions]. *Entomol. Obozr.*, 1985; LXIV(1): 58–73. (In Russian).
3. Mak-Farlend D. Povedeniye zhivotnykh. Psikhobiologiya, etologiya i evolyutsiya. [Animal Behavior. Psychobiology, Ethology, and Evolution]. M.: Mir; 1988. (In Russian).