

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича

Российской академии наук (ИППИ РАН)

Лаборатория № 8 (Обработка сенсорной информации)

Московская школа на Юго-Западе №1543

Влияние характера и исхода драк самцов сверчка *Gryllus bimaculatus* на их
социальный статус

Вольф-Троп А. Д.

Научный руководитель:

д.б.н. В. Ю. Веденина

Москва

2018

1

Введение

Эволюция брачных сигналов некоторых животных часто связана с большим риском для самцов. С одной стороны, для привлечения самки самцам нужно подавать специфические коммуникационные сигналы, например, акустические, химические или визуальные сигналы. Специфический сигнал служит, во-первых, для распознавания своего вида на фоне других видов, и во-вторых, для выбора подходящего полового партнера среди других особей своего вида (Веденина, 2005; Тишечкин, Веденина, 2016). Но с другой стороны, специфический сигнал так же сильно привлекает потенциальных хищников или паразитоидов, так что порой богатый разнообразными избыточными элементами сигнал может стоить самцу жизни. У большинства видов животных самцы, выигрывающие в боях за самку, как правило, оказываются более успешными в ухаживаниях за самками. Скорее всего, это происходит из-за того, что самец-победитель оценивается самкой, как более сильный и лучше приспособленный к ее защите во время и после спаривания, а так же как более успешный при добыче пропитания. Кроме того, у более сильного самца больше шансов получить не менее сильное потомство. В то же время, вопрос, по каким критериям оценивает самка самца, не будучи свидетельницей драки, остается дискуссионным. Как может быть отражен статус самца, полученный в результате драки, в его коммуникационном сигнале, независимо от типа сенсорной модальности (химической, акустической или зрительной)? Самцы сверчков *Gryllus bimaculatus* также дерутся за самок. И разные исследования, изучающие зависимость поведения самки от уровня агрессивности самца в драке, показали совершенно неожиданные, противоречащие друг другу результаты. Чтобы понять причины сильной изменчивости поведения самцов в экспериментах с ухаживанием, мы поставили перед собой цель проанализировать и сравнить степень агрессии самцов в двух раундах драк. Во-первых, планировалось исследовать, как поведение в драке первого раунда влияет на поведение в драке второго раунда. Следует заметить, что каждый самец в первом и втором раундах дрался с разными самцами. Во-вторых, стояла задача сравнить поведение самцов во втором раунде драк между четырьмя группами (дважды победителями, дважды побежденными, победителями в первом раунде и победителями во втором раунде). В ходе анализа поведения самцов (а также на основании литературных данных) были выделены различные элементы, свидетельствующие о разном уровне агрессии сверчков, и проведено сравнение различных поведенческих элементов между сверчками-победителями и побежденными сверчками.

Обзор литературы

Ранее было показано, что в экспериментах, в которых самка наблюдала драку двух самцов, самки *Gryllus bimaculatus* почти всегда выбирали победителей (Simmons, 1986; Rantala, Kortet, 2004). Если один из самцов был хозяином «жилья» (норки или укрытия), самка почти всегда выбирала хозяина норки, который к тому же часто выигрывал драку у самца, не владевшего норкой. По результатам одних исследований самки выбирали более крупных и более громко стрекочущих самцов, владеющих жильем, не обращая внимания на уровень его доминантности (Simmons, 1986). В присутствии самки драка была обычно более агрессивная, чем в отсутствие самки, и положительная корреляция прослеживалась именно между уровнем агрессивности самцов и успехом спаривания (Tachon et al., 1999). Проигравший самец практически никогда не ухаживал в присутствии победителя.

В экспериментах при отсутствии выбора, т.е. когда самку сажали с одним из самцов, которые перед этим дрались, самки предпочитали самцов победителей у *Acheta domesticus* (Savage et al., 2005) и *G. assimilis* (Loranger and Bertram, 2016), быстрее с ними спариваясь. Напротив, Нельсон и Нолен (*A. domesticus*: Nelson, Nolen, 1997) и Шеколтон с соавторами (*Teleogryllus commodus*: Shackleton et al., 2005) показали, что самки не различали победителей и побежденных, одинаково быстро спариваясь как с теми, так и с другими самцами.

Наконец, получены новые результаты на *Gryllus bimaculatus* (Vedenina, Shestakov, in press): в экспериментах в отсутствие выбора самки быстрее копулировали с побежденными самцами, чем с победителями. В экспериментах с ухаживанием авторы использовали самцов, которые участвовали в двух раундах драк, причем самок ссаживали либо с дважды победителями, либо с дважды побежденными самцами. Такой метод использовали для того, чтобы усилить разницу между самцами разного статуса. Несмотря на то, что самки быстрее выбирали побежденных самцов, самцы разного статуса достоверно не различались по числу копуляций. Более того, в пределах каждой из двух групп самцов наблюдали большую изменчивость по латентным периодам и длительности различных элементов ухаживания.

Метод с двумя раундами драк сверчков использовался разными авторами (Shackleton et al., 2005; Savage et al., 2005). Преимущество этого метода (кроме озвученного выше) заключается еще и в том, что каждый самец всегда соревнуется с самцом такого же статуса. Это важно, так как ранее было показано, что у сверчков успех в предыдущих драках увеличивает вероятность победы в последующих (Kharzraie, Campan, 1999; Hofman, Stevenson, 2000; Savage et al., 2005).

Материалы и методы

Мы использовали отснятые ранее видеоклипы (Веденина, Шестаков, не опубл.) с первым и вторым раундами драк сверчков *Gryllus bimaculatus*. Все самцы были индивидуально маркированы метками на переднеспинке.

Видеоклипы обрабатывали в программе BORIS (Friard, Gamba, 2016). Согласно алгоритмам работы программы, каждый поведенческий элемент характеризовался как ‘stateevent’ и ‘pointevent’ (имеющим и не имеющим длительность, соответственно).

Чтобы исследовать, как характер и исход драки первого раунда влияет на характер второго раунда, мы проанализировали четыре группы сверчков – дважды победителей (aa), дважды проигравших (bb), проигравших в первом раунде и выигравших во втором раунде (ba), и выигравших в первом раунде и проигравших во втором раунде (ab). В процессе статистического анализа мы считали медианы и квартили для каждого элемента поведения сверчка каждого статуса по двум параметрам – латентному периоду (на какой секунде сверчок начинает определенное действие) и процентной составляющей данного действия от остального видео драки. Для оценки достоверности различий использовали программу Statistica. Всего было обработано 36 ссаживаний.

В ходе анализа мы выделили следующие поведенческие элементы:

Pause– сверчок стоит на месте более десяти секунд

Movement– сверчок двигается, никак не взаимодействуя с другим сверчком

Chasing– сверчок преследует противника

Withdraw– сверчок убегает от противника

Singing– сверчок агрессивно поет по отношению к противнику

Rock body– сверчок трясется всем телом

Antennal contact– один сверчок касается другого антенной

Mandible spreading– сверчок раскрывает мандибулы, но еще не сцепляясь ими с другим самцом

Grapple – сверчки сцепляются друг с другом мандибулами

Singing courthip– сверчок поет так же, как и при ухаживании за самкой

Turning– сверчок поворачивается спиной к противнику, принимая его за самку и собираясь ухаживать

Following– сверчок преследует противника, но не агрессивно, а ухаживая, как за самкой

По последним трем элементам (**singing courtship**, **turning** и **following**) у нас оказалось слишком мало данных, чтобы что-либо о них говорить, так как эти действия производились редко.

Если то или иное действие среди самцов определенной группы встречалось менее трехраз, на графиках мы его не учитывали.

Результаты и обсуждение

Сверчки, выигравшие в обоих раундах драк, значительно чаще преследовали противника (тест Фишера, two-tailed, $p=0.0000$), пели (two-tailed, $p=0.0000$), сцеплялись мандибулами (two-tailed, $p=0.0000$) и тряслись телом (two-tailed, $p=0.0003$), чем проигравшие в обоих раундах (табл. 1). В то же время, они довольно мало убегали по сравнению с проигравшими в обоих раундах (two-tailed, $p=0.0002$).

Примечательно, что выигравшие в обоих раундах драк сверчки не отличались достоверно от сверчков, которые проиграли в первом раунде и выиграли во втором. Дважды доминанты отличались от тех, кто проиграл во втором раунде и выиграл в первом, – выигравшие в обоих раундах драк чаще преследовали (two-tailed, $p=0.0001$), пели (two-tailed, $p=0.0020$) и тряслись телом (two-tailed, $p=0.0027$), но реже убегали (two-tailed, $p=0.0006$).

Таблица 1. Частота встречаемости разных элементов поведения во втором раунде драк для сверчков четырех групп. aa – самцы, победившие в обоих раундах, ab – самцы, победившие в первом раунде и проигравшие во втором, ba – самцы, проигравшие в первом раунде и победившие во втором, bb – самцы, проигравшие в обоих раундах. В скобках указано значение в процентах.

Элемент поведения	aa (N=18)	ab (N=18)	ba (N=18)	bb (N=18)
pause	13 (72,2%)	14 (77,7%)	13 (72,2%)	16 (88,9%)
movement	18 (100%)	17 (94,4%)	17 (94,4%)	16 (88,9%)
chasing	16 (88,9%)	4 (22,2%)	15 (83,3%)	2 (11,1%)
withdraw	3 (16,6%)	14 (77,7%)	1 (5,5%)	15 (83,3%)
singing	15 (83,3%)	5 (27,7%)	13 (72,2%)	0 (0%)
rock body	10 (55,5%)	1 (5,5%)	7 (38,8%)	0 (0%)
antennal contact	1 (5,5%)	1 (5,5%)	5 (27,7%)	4 (22,2%)
mandible spreading	6 (33,3%)	4 (22,2%)	0 (0%)	0 (0%)
grapple	15 (83,3%)	15 (83,3%)	1 (5,5%)	1 (5,5%)
singing courtship	1 (5,5%)	0 (0%)	1 (5,5%)	0 (0%)
turning	1 (5,5%)	0 (0%)	1 (5,5%)	0 (0%)
following	0 (0%)	1 (5,5%)	1 (5,5%)	1 (5,5%)

Анализ латентных периодов (рис. 1, табл. 2) показал достоверные различия по началу паузы (медианный тест, $p=0.03$), преследования ($p=0.01$) и пения ($p=0.008$). У дважды победителей и победителей в первом раунде пауза начиналась позже, чем у сверчков двух других групп. Так же дважды победители начинали раньше преследовать и петь, чем победители только во втором раунде.

Анализ относительной длительности различных поведенческих элементов (рис. 2, табл. 3) не показал достоверных различий между группами сверчков.

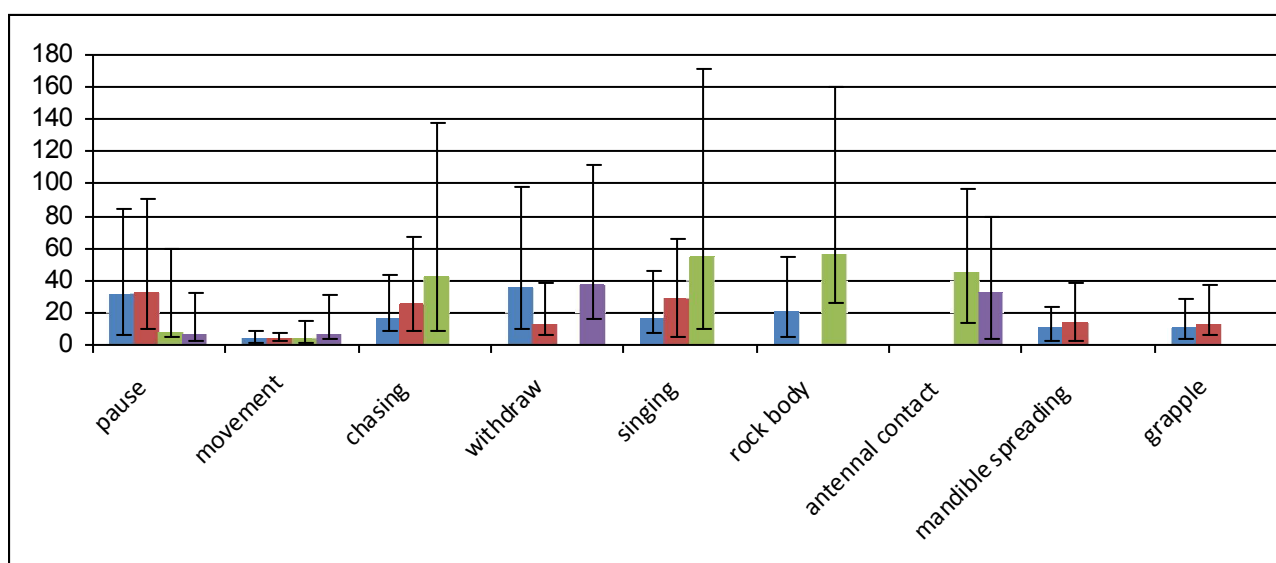


Рисунок 1. Медианы и квартили латентного периода у сверчков aa, ab, ba и bb.

Таблица 2. Медианы латентных периодов у сверчков aa, ab, ba и bb.

	pause	movement	chasing	withdraw	singing	rock body	antennal contact	mandible spreading	grapple
aa	31,217	3,1815	15,74	34,532	16,05	20,436		10,4935	9,501
ab	32,6185	3,295	24,5155	12,791	28,021			13,2965	12,037
ba	6,89	4,284	42,437		54,683	55,256	44,536		
bb	6,127	5,807		36,795			32,231		

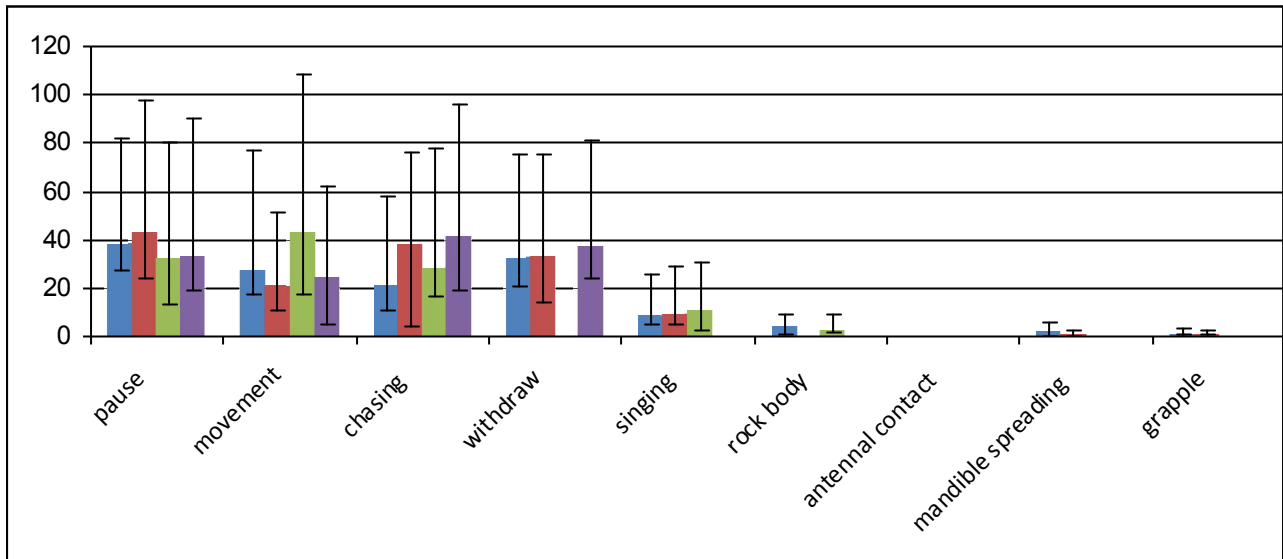


Рисунок 2. Медианы и кватили относительной длительности у сверчков aa, ab, ba и bb.

Таблица 3. Медианы и кватили относительной длительности у сверчков aa, ab, ba и bb.

	pause	movement	chasing	withdraw	singing	rock body	mandible spreading	grapple
aa	37,85	26,9	20,7	32,6	7,9	3,9	1,35	1
ab	43,3	20,4	38,1	33,2	8,9		1,1	1,1
ba	32,5	42,9	28,3		10,65	2,7		
bb	33,1	24,2	41,6	37,65				

Полученные данные свидетельствуют о том, что сверчки, выигравшие в первом раунде, во втором ведут себя более активно, позже останавливаются, в то время как проигравшие в первом раунде останавливаются достаточно быстро.

Получилось так, что статус самца в первой драке повлиял на его поведение во второй драке лишь по одному параметру.

Драки двух субординантов во втором раунде были более мягкими, чем драки двух доминантов, об этом говорит разная частота сцеплений мандибулами в драках между ними – доминанты в сумме сцеплялись 15 раз, а субординанты всего 1 (табл.1).

Выводы:

1. Статус самца в первой драке практически не влияет на его поведение во второй драке
2. Как правило, драки между двумя доминантами более агрессивные, чем драки между двумя субординантами.

Благодарности:

Барваре Юрьевне Ведениной за организацию экспериментальной части и помощь с написанием работы.

Льву Сергеевичу Шестакову за помощь в обработке данных.

Список литературы:

1. Веденина В. Ю. Акустическая коммуникация и половой отбор у прямокрылых насекомых (Insecta: Orthoptera). Журнал общей биологии, 2005, Т. 66 №4, с. 336-345.
2. Тишечкин Д. Ю., Веденина В. Ю. Акустические сигналы насекомых: репродуктивный барьер и таксономический признак. Зоологический журнал, т. 95, № 11, с. 1240-1276.
3. Friard O., Gamba M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, v. 7, p. 1325-1330.
4. Khazraie K., Campan M. Stability of dyadic dominance status and recognition of the opponent in male crickets *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae). *J. Behavioural Processes*, 1997, v. 40, №1, p. 27-34.
5. Loranger M. J., Bertram S. M. The effect of male dominance on female choice in a field cricket (*Gryllus assimilis*). *Animal Behaviour*, 2016, №114, p. 42-52.
6. Nelson C. M., Nolen T. G. Courtship song, male agonistic encounters, and female mate choice in the house cricket, *Acheta domesticus* (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Insect Behaviour*, 1997, №10(4), p. 557-570.
7. Rantala M. J., Kortet R. Courtship song and immune function in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, №79(3), p. 503-510.
8. Savage, K. E., Hunt, J., Jennions, M. D. & Brooks, R. Male attractiveness covaries with fighting ability but not with prior fight outcome in house crickets. *Behavioral Ecology*, 2005, №16, p. 196–200.
9. Shackleton, M. A., Jennions, M. D. & Hunt, J. Fighting success and attractiveness as predictors of male success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the effectiveness of no-choice tests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2005, №58, p. 1–8.
10. Simmons L.W. Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Animal Behaviour*, 1986, №34, p. 567-579.
11. Stevenson P. A., Hofmann H. A., Schoch K., Schildberger K. The fight and flight responses of crickets depleted of biogenic amines. *Developmental Neurobiology*, 2000, №43(2), p. 107-120.

12. Tachon, G., Murray, A.-M., Gray, D. & Cade, W. H. Agonistic displays and the benefits of fighting in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. Journal of Insect Behavior, 1999, №12, p. 533–543.