

С. П. МАСЛОВ, И. А. ШИЛОВ, Д. А. КАМЕНОВ

**РОЛЬ УРОВНЯ РАЗЛИЧИЙ ЖИВОТНЫХ ПО ПОДВИЖНОСТИ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ВОЗНИКНОВЕНИИ «НЕСОВМЕСТИМЫХ»
ГРУППИРОВОК МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ**

(Представлено академиком С. С. Шаарцем 24 I 1974)

Исследование процессов формирования системы взаимоотношений между особями в искусственных группировках («модельных популяциях») грызунов привело к возникновению представлений о существовании так называемых «несовместимых популяций» (1). Определение «несовместимости» носит описательный, качественный характер. Этот термин употребляется для характеристики групп животных, в которых высокий уровень агрессивности особей, обычный при взаимных контактах в период формирования групп у большинства видов, не снижается при совместном существовании неопределенно долгое время, сопровождается высоким уровнем стресса в группе и гибелью значительного числа особей. Описан случай иного характера: в группе домовых мышей, состоящей из двух самцов и одной самки, не обнаружили обычного для этого вида проявления агрессии между самцами, животные жили «мирно». Однако в этой группе так и не началось размножение (2). Общей чертой «несовместимости» в этих крайних вариантах является «неспособность» животных сформировать систему взаимоотношений в группе, обеспечивающую адаптацию особей к совместному существованию и устойчивость группы как целого. Казуальные исследования, посвященные анализу природы возникновения «несовместимых» групп и факторов, количественно определяющих степень их «несовместимости», насколько известно авторам настоящей работы, отсутствуют.

Можно было полагать, что в число таких факторов входит уровень различий между особями, входящими в группу, по адаптивно важным признакам. Адаптивное значение величины различий по конкурентно-важным признакам было показано Ч. Дарвином (3). Известно, что структура взаимоотношений особей и зависящие от нее процессы авторегуляции в популяции связаны с морфо-физиологической и функциональной неоднородностью входящих в нее животных (4, 5). Ранее было показано, что ранговое положение самцов домовых мышей (*Mus musculus* L.) в структуре искусственных групп зависит от свойств их нервной системы, в частности — от подвижности и силы нервных процессов (6). Дополнительный анализ позволил обнаружить связь величины различий животных в группе по подвижности нервных процессов со степенью «несовместимости» группы. Опыты выполнены на самцах домовых мышей, отловленных зимой (декабрь — март) в природных популяциях (Звенигородская биостанция МГУ, Окский государственный заповедник, г. Москва)*. У подопытных животных, содержащихся в лаборатории поодиночке, определяли индивидуальный уровень подвижности нервных процессов методом одновременной выработки пары условных рефлексов (на звук и свет) по электрооборонительной методике (7). Количественным показателем служило число ошибок, сделанных животным начиная со второго

* В группах, составленных из одних самок, агрессивность животных и уровень реакции напряжения у них в период формирования системы взаимоотношений гораздо ниже, а различия между группами выражены слабее (8). Создание смешанных групп из самцов и самок осложнило бы наблюдаемую картину и является задачей отдельного исследования.

опыта до момента, когда в течение одного опыта не было сделано ни одной ошибки. Через 3—5 дней после окончания нейрофизиологических опытов животных объединяли в группы по 5 особей. Группа № 1 сформирована только из особей с большой подвижностью нервных процессов (количество ошибок за время выработки условных рефлексов не более 7); в остальных группах распределение животных было случайным. В подопытных группах регистрировали поведение животных, учитывали количество погибших в течение недели особей и определяли уровень реакции напряжения в период наиболее агрессивных контактов (вторые сутки после ссаживания) и через неделю. К этому времени в «совместимых» группах агрессивные столкновения уже сменяются сложными формами ритуального поведения, и уровень реакции напряжения заметно понижается, а в «несовместимых» группах практически прекращается гибель животных и заметно снижается количество агрессивных контактов, в первую очередь в результате гибели животных, наиболее ответственных за создание ситуации «несовместимости»; группы становятся более совместимыми. Естественно, что в дальнейшем отличие их от «совместимых» групп начинает постепенно уменьшаться, хотя, по-видимому, никогда не исчезает совсем. Критерием уровня стресса была степень снижения потребления кислорода после подкожного введения амитала натрия (120 мг/кг), выраженная в процентах к исходной (до введения препарата) величине. Показано, что степень подавления дыхания амиталом натрия хорошо отражает индивидуальную интенсивность реакции напряжения в разных экологических ситуациях⁽⁸⁾. Предварительный анализ не обнаружил достоверной связи рангового положения и гибели животных с их весом в момент создания группы, а также связи среднего веса животных в группе со степенью ее несовместимости. Поэтому соответствующие данные в статье не рассматриваются.

Для каждой группы вычисляли среднее значение показателя подвижности нервной системы (число ошибок за время выработки условных рефлексов), коэффициент вариации числа ошибок, использованный в качестве меры различия животных в группе по этому признаку, и среднюю величину подавления дыхания амиталом на 2 и 8 сутки, а также коэффициенты корреляции между значениями исследованных показателей. Данные, характеризующие погибших животных, включены в расчет наравне с остальными. Лишь в четвертой группе мышь погибла в первый день после создания группы, остальные гибли между вторым и восьмым днем после помещения в группу. Исключение измерений, полученных на этих животных, не меняет существенно наблюдаемую картину. Полученные результаты представлены в табл. 1.

Сопоставление коэффициентов корреляции показывает, что в условиях нашего опыта степень «несовместимости» групп существенно зависела от уровня различия животных в группе по подвижности нервных процессов. При уменьшении неоднородности группы по этому признаку заметно увеличивается уровень стресса в группе на 2 и 8 день совместного существования, и часть животных начинает погибать в результате агрессивных столкновений (наличие связи для всех трех показателей статистически достоверно, $P < 0,05$). Наиболее четко степень «несовместимости» группы отражает показатель стресса на 8 день совместного существования животных. Число погибших животных в группе оказывается гораздо более грубым показателем. Еще менее точным показателем (на границе статистической достоверности) является показатель стресса в группе на второй день совместного существования. Это понятно, потому что в первые дни формирования взаимоотношений животных в группе вспышки агрессивных столкновений и вызываемое ими обострение стресса возникают и в «совместных» группах.

Связь среднего уровня подвижности нервных процессов у животных в группе с показателями ее «несовместимости» не может быть признана

Таблица 1

Соотношение подвижности нервных реакций, уровня различий по этому признаку, показателей «несовместимости» и их взаимная корреляция в экспериментальных группах

№ группы и показатели	Уровень различия животных по подвижности нервных реакций, C (коэффициент вариации)	Средний показатель подвижности реакций в группе, M_c (число ошибок)	Показатель подвижности нервной системы доминанта, M_d (число ошибок)	Число погибших животных, L	Средний процент подавления дыхания амиталом при совместном существовании	
					2 сутки, A_2	8 сутки, A_8
1	18,9	5,8	4	2	53,3	68,2
	40,8	13,6	9	0	55,0	41,1
9	43,7	14,6	14	1	60,7	45,0
8	47,2	13,8	4	1	39,2	45,6
	56,0	13,0	13	1	56,8	40,2
3	56,4	14,6	4	0	65,4	38,4
2	56,7	13,4	7	1	40,6	34,1
4	58,0	20,0	12	0	28,0	41,4
3	66,4	11,6	7	0	26,7	32,3
5	69,9	13,2	2	0	40,2	29,5
7	73,8	12,2	7	0	28,6	28,9
Коэффициент корреляции						
C		0,450	-0,039	-0,751	-0,553	-0,955
M_c			0,445	-0,574	-0,175	-0,463
M_d				0,026	0,268	-0,003
L					0,356	0,787
A_2						0,419

* M_c — mobilitas congregationis.

** M_d — mobilitas domini.

существенной. Лишь для числа погибших животных коэффициент корреляции превосходит 5-процентный уровень достоверности. Однако даже эта величина не имеет самостоятельного значения, а обусловлена случайно возникшей корреляцией среднего уровня подвижности нервных процессов животных в группе с показателем величины различий по этому признаку (в основном в результате искусственного формирования группы 1). В этом легко убедиться, вычислив частные коэффициенты корреляции при постоянном значении показателей среднего уровня подвижности нервных процессов и величины различия особей по подвижности нервных процессов⁽⁹⁾, — прием, предложенный Т. В. Терентьевым для выявления корреляционных плед⁽¹⁰⁾. Результаты такого расчета представлены в табл. 2. Видно, что придание постоянного значения показателю среднего уровня подвижности нервных процессов (M_c) практически не меняет величины связи показателей «несовместимости» группы с уровнем различия животных в группе по подвижности нервных процессов. В то же время при постоянном значении коэффициента вариации подвижности нервных процессов у животных в группе (C) связь показателей «несовместимости» со средним уровнем подвижности нервных процессов исчезает.

Степень «несовместимости» группы, очевидно, не зависит также от абсолютного значения показателя уровня подвижности нервных процессов у отдельно входящих в нее животных, занимающих одинаковое ранговое положение в группе. Конечно, в кратковременных опытах трудно оценивать иерархическое положение подчиненных животных близких рангов. Однако выявление доминанта не представляет серьезных методических трудностей. Несомненно, что роль доминанта в формировании характера взаимоотношений в группе наиболее велика. Но даже в этом случае не обнаруживается сколь-нибудь существенной связи между числом ошибок, сделанных животным за время выработки условных рефлексов,

Частные коэффициенты корреляции между исследованными показателями при постоянном значении C и постоянном значении M_c

Показатели *	M_d	L	A_2	A_3	Показатели	M_d	L	A_2	A_3
При постоянном значении C					При постоянном значении M_c				
M_c	0,519	-0,399	0,099	-0,126	C	-0,300	-0,674	-0,539	-0,943
M_d		-0,005	0,296	-0,138	M_d		0,384	0,392	0,256
L			-0,107	0,374	L			0,317	0,718
A_2				-0,439	A_2				0,388

и показателем «несовместимости» группы (табл. 1). Вычисление частных коэффициентов корреляции не изменяет положения (табл. 2). Этот факт особенно примечателен потому, что между числом ошибок, сделанных животным за время выработки условных рефлексов, и его ранговым положением в группе существует четкая связь. Довольно высокое значение коэффициента корреляции числа погибших животных с уровнем стресса на восьмой день совместного существования (табл. 1) находит свое объяснение во взаимной корреляции этих двух показателей с коэффициентом вариации подвижности нервных процессов у животных в группе. Вычисление частного коэффициента корреляции при постоянном значении коэффициента вариации нервных процессов наглядно это демонстрирует (табл. 2).

Таким образом, наши данные позволяют полагать, что существенной причиной возникновения «несовместимых» групп в экспериментальных условиях является низкий уровень различия входящих в них животных по адаптивно важным эколого-физиологическим признакам. В описанной выше серии экспериментов такой причиной оказался низкий уровень различия животных по подвижности нервной системы. Нельзя, конечно, думать, что в любой экспериментальной ситуации низкий уровень именно этого показателя или совокупности эквивалентных показателей по типологическим характеристикам нервной системы животных обязательно будет основной причиной возникновения «несовместимости» в группе. Несомненно, что, в зависимости от условий опыта, причиной возникновения «несовместимости» может оказаться недостаточный уровень различий животных по любым другим адаптивно важным признакам.

Можно также полагать, что и в природных условиях низкий уровень различия животных по адаптивно важным признакам может быть причиной снижения устойчивости популяции и экологических группировок. Однако возникновение «несовместимости» популяций в форме, описанной в опытах в природе кажется маловероятным: из-за своей неустойчивости такие группировки недолговечны и будут распадаться.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
10 I 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. Н. Southwick, Science, v. 143, № 3601, 55 (1964). ² П. И. Гуральник, С. И. Квашнин, А. В. Князев, Сборн. Поведение животных, Экологические и эволюционные аспекты. Первое всесоюзное совещание по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных. Реф. докл., М., 1972, стр. 232. ³ Ч. Дарвин, Сочинения, т. 3, Происхождение видов путем естественного отбора, М.-Л., 1939. ⁴ И. А. Шилов, И. Н. Ивашкина и др., Научные доклады высшей школы, биологические науки, № 4, 1969, стр. 17. ⁵ И. А. Шилов, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 77, в. 3, 21 (1972). ⁶ Д. А. Каменов, Докл. совещ. молодых ученых по экологии и морфологии животных, посвящен. 50-летию образования СССР (29-31 января 1973). Депонированы в ВИНТИ. ⁷ Д. А. Каменов, Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 6, 125 (1973). ⁸ С. П. Маслов, В сборн. Биохимические, фармакологические и токсикологические аспекты исследований адаптаций, Матер. к III Всесоюзн. совещ. по экологической физиологии, биохимии и морфологии, Новосибирск, 1967, стр. 159. ⁹ В. Ю. Урбах, Биометрические методы, «Наука», 1964, стр. 317. ¹⁰ П. В. Терентьев, Вестн. Ленингр. унив., № 9, 137 (1959).