

УДК 57.026; 574.024; 598.243.8

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА «ОТКРЫТОЕ ПОЛЕ» ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ МЕХАНИЗМА ФОРМИРОВАНИЯ СТРАТЕГИЙ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАННЕЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ КОРМОМ

Минина М.А., Друзьяка А.В.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, e-mail: maff14@yandex.ru

У колониальных чайковых подвижность птенцов в большинстве случаев ограничена пределами гнездового участка. Однако у озерной чайки некоторые птенцы уже в возрасте 1–2 недель отличаются более самостоятельным поведением, чем их сверстники, собирая мелких беспозвоночных в окрестностях своего гнезда или ворую еду на соседних гнездах, рискуя пострадать от атак их обитателей. Мы предположили, что такое поведение птенца может быть попыткой компенсировать недостаточное снабжение пищей со стороны родителей. Для проверки этого мы сравнили размеры «активных» и «обычных» птенцов, а также их исследовательскую активность и уровень неофобии. Эти психофизиологические характеристики птенцов оценивали на арене «Открытого поля», впервые адаптировав стандартный тест для применения на колонии чаек. Было установлено, что птенцы, позже получающие пищу от родителей во время кормления, медленнее растут, но при этом они смелее и активнее исследуют новую среду (арену «Открытого поля»). Замедленный рост и высокая активность птенца в «Открытом поле» также коррелировали с частотой перемещений вокруг гнезда. Мы считаем, что у части птенцов озерной чайки подавление страха перед новой средой и ускоренное развитие исследовательской активности может служить реакцией на голодание и отставание в росте, однако, оно не дает полной компенсации недостатка заботы родителей о таких птенцах.

Ключевые слова: открытое поле, снабжение кормом, клептопаразитизм, территориальные конфликты, исследовательская активность, озёрная чайка, индивидуальные поведенческие характеристики.

USAGE OF THE "OPEN FIELD" TEST TO REVEAL THE MECHANISMS OF ONTOGENY OF THE FORAGING STRATEGIES DEPENDING ON EARLY FOOD SUPPLY IN BLACK-HEADED GULL CHICKS

Minina M.A., Druzyaka A.V.

Institute of Systematic and Ecology of Animals SibRAS, 630091, Frunze, 11, Novosibirsk, Russian Federation, e-mail: maff14@yandex.ru

In colonial larids chick mobility in most cases is restricted to the borders of the nest territory. However, some Black-headed Gull chicks at the age of 1-2 weeks demonstrate more independent behaviour than their peers, collecting small invertebrates near the nest, or stealing food on the neighbouring nests, taking the risk of being injured by their territorial hosts. We hypothesized that such behaviour may be a possible way to compensate insufficient parental food supply. To check this, we have compared size of such "active" chicks versus "usual" ones also their exploratory activity and the level of neophobia. These psychophysiological characteristics were estimated on the "Open field" arena, which was developed for testing Larid's chicks directly in a breeding colony. It was found that the chicks which were fed later than their siblings, grew more slowly, but were more courageous and active in exploring a novel environment ("Open Field" arena). Slow growth and high activity of the chick in the "Open field" also showed correlation with the frequency of their movement around the nest. We argue that for some of the Black-headed Gull chicks the suppression of neophobia and the rapid development of exploratory activity can serve as a response to starvation and stunting, however, it does not fully compensate for the lack of parental care.

Keywords: open field, food supply, kleptoparasitism, territorial conflicts, exploratory activity, Black-headed gull, personality.

Рост и выживание птенцов колониальных чайковых зависят прежде всего от количества получаемой пищи, основным источником которой служит корм, приносимый родителями. У озерных чаек родители кормят птенцов до самого подъема на крыло в возрасте

30–35 дней и некоторое время после. Птенцы, получая корм от родителей на гнезде или рядом с ним, не имеют необходимости покидать пределы гнездового участка, тем более что, заходя на участки соседей, они подвергаются опасности нападения со стороны последних [6]. Однако, по нашим наблюдениям, значительная часть птенцов уже в возрасте 1–2 недель собирает мелких беспозвоночных в окрестностях своего гнезда, или ворует еду у соседних выводков, вступая в конфликты с ними и иногда с их родителями. Ранее в экспериментах было показано, что получение дополнительного корма ускоряет рост птенцов чаек и увеличивает их шансы выжить [2, 3, 8]. Было высказано предположение, что у некоторых видов чаек именно голодание, вызванное долгим ожиданием кормления, может провоцировать выход птенцов за пределы гнездового участка как непосредственную реакцию на чувство голода [5]. Известно, что систематическая пищевая депривация на ранних стадиях онтогенеза может иметь и долгосрочные последствия: меняются психофизиологические характеристики особи, обуславливающие выбор дальнейшей стратегии поведения. Так, у больших синиц пищевая депривация в раннем возрасте ведет к изменению генетически обусловленной «медленной» стратегии исследовательского поведения птиц в направлении «быстрой» стратегии. Носители «медленной» стратегии исследуют новую среду медленно, методично и подробно, а носители «быстрой» – быстро, но более поверхностно [4].

Мы предположили, что у озерной чайки длительный опыт голодания в раннем возрасте может усиливать те психофизиологические характеристики птенца, которые облегчают ему обследование новой, потенциально опасной среды и самостоятельный поиск пищи взамен поведения, направленного на максимизацию получения корма от родителей. Для проверки этой гипотезы нам следовало найти метод, позволяющий оценить уровень неофобии и исследовательской активности птенцов. Мы применили тестирование чайчат в установке «Открытое Поле». Этот тест широко применяется для определения психофизиологических характеристик животных, таких как тревожность, страх перед новой обстановкой, оперативная и долговременная память, когнитивные способности и т.п. Установка представляет собой арену, расчерченную на клетки. Животное помещают в центр арены и фиксируют его поведение за определенный промежуток времени. Чаще всего «Открытое Поле» используется в физиологии и токсикологии для тестирования мышей и крыс [1]. Для птиц такие работы выполнялись исключительно на представителях отряда курообразных (домашние куры, перепела) [7]. Мы впервые применили тест «Открытое Поле» для изучения поведения чайковых птиц, выбрав латентный период начала движения и локомоторную активность как параметры, наиболее подходящие для оценки исследовательской активности птенцов озёрной чайки.

Цель исследования

Оценить влияние голодания в раннем возрасте на развитие неофобии, исследовательской активности и формирование разных стратегий пищевого поведения у птенцов озерной чайки.

При этом ставились следующие задачи:

- 1) Выявить связь между качеством снабжения птенца кормом в раннем возрасте и использованием предполагаемых стратегий питания: стратегии максимального использования кормлений родителями и стратегии частичного перехода на самостоятельное добывание пищи;
- 2) Проверить, связаны ли исследовательская активность птенца и его страх перед новой средой на арене «Открытого поля» с голоданием в предшествующий период жизни;
- 3) Установить, соответствуют ли выбранные птенцами стратегии питания их психофизиологическим характеристикам, оцененным с применением установки «Открытое Поле».

Материалы и методы

Исследования проводились в 2012 году в колонии озерных чаек на займищном участке пресноводного озера на юге Западной Сибири (53,751° с.ш.; 77,975° в.д.). Колония имела размер около 1000 пар, из которых мы выбрали группу в 135 гнезд. В экспериментах были задействованы только полные выводки, в которых было по 3 птенца (27 птенцов из 9 выводков), для выравнивания внутрисемейных отношений среди разных выводков.

Гнездовой участок каждого подопытного выводка снимали на видеокамеру в течение 45 мин. в те дни, когда старшему птенцу выводка исполнялось 9 и 15 дней. Для индивидуального распознавания мы окрашивали спину и крылья птенцов метиленовым синим, бриллиантовым зеленым и фуксином, используя разные комбинации этих цветов.

Для выявления птенцов, использующих стратегию максимального использования кормлений родителями в качестве источника пищи, мы наблюдали за поведением во время кормлений родителями в возрасте 7–9 дней. В результате птенцов разделили на группы: по способности конкурировать с сибсами за порцию корма, получаемого от родителя (подбегавшие к родителю первыми и подбегавшие после сибсов) и по умению собирать остатки корма с гнезда после окончания кормления (собиравшие корм и не собиравшие). Для выявления птенцов, склонных к самостоятельному поиску пищи, мы отслеживали перемещения каждого из птенцов в возрасте 7–9 и 13–15 дней. Передвижения 7–9 дневных птенцов носили характер относительно быстрых переходов или переплываний в окрестностях гнезда с места на место с продолжительными остановками после каждого перехода, во время которых птенцы могли склёвывать мелких беспозвоночных с воды или растительности. Частоту таких перемещений мы использовали как параметр исследовательской активности в

естественной среде. В возрасте 13–15 дней некоторые из птенцов начали посещать гнёзда, занятые соседними выводками. Такое поведение мы также расценивали как склонность к самостоятельному поиску пищи (в данном случае к клептопаразитизму) и выделили птенцов, замеченных при посещении чужих гнёзд, в отдельную группу.

В качестве показателя обеспеченности птенца кормом мы использовали скорость роста головы птенцов в первую неделю жизни (1-й – 8-й день) и размеры головы в последующие дни. У каждого экспериментального птенца измеряли расстояние от кончика клюва до затылка в день выклева, а также на 4-й, 8-й, 10-й, 13-й и 15-й дни жизни. Скорости роста рассчитывали для периодов: 1–4 день и 5–8 день – вычитанием начального размера из конечного с последующим делением на количество дней; и 1–8 день – линейной аппроксимацией кривой роста, построенной по размерам на 1-й, 4-й и 8-й день.

Для оценки психофизиологических характеристик птенцов мы использовали данные теста «Открытое Поле» (Рис. 1), который проводили с птенцами в возрасте 15 дней. Установка и представляла собой круглую, закрытую со всех сторон, звукоизолированную арену диаметром 75 см, расчерченную на 24 клетки, с внутренним освещением, оборудованную веб-камерой, соединенной с компьютером снаружи установки. Птенца сажали в центр арены и оставляли в темноте на 2 минуты, а затем включали свет и в течение 5 минут снимали его поведение на камеру. В качестве параметра двигательной и исследовательской активности учитывали количество пересеченных за время эксперимента линий. В качестве показателя уровня страха использовали продолжительность латентного периода начала перемещений [7].



Рис. 1. Птенец исследует арену «Открытого Поля»

Результаты и обсуждение

Птенцы, в возрасте 7–9 дней, собиравшие корм с гнезда по окончании кормления, в первые 4 дня жизни росли быстрее (Табл. 1). Птенцы, первыми подбегавшие к родителю при кормлении, не имели статистически значимых отличий по скорости роста в первую неделю жизни от тех, кто подбегал вслед за сибсами, но к возрасту 15 дней достигли достоверно

больших размеров (Табл. 1). В возрасте 13–15 дней выделилась группа из 5 птенцов, замеченных за посещением чужих гнёзд. Эти птенцы отличались низкой скоростью роста по сравнению с остальными в возрасте 5–8 дней (Табл. 1). Кроме того, частота перемещений птенцов в окрестностях гнезда в возрасте 7–9 дней отрицательно коррелировала со скоростью роста головы птенцов в первые 8 дней их жизни (Корреляция Спирмена: $n=20$, $R=-0,466$, $p=0,038$) и с размерами головы в последующие дни (Корреляция Спирмена: 8 день: $n=20$, $R=-0,530$, $p=0,016$; 10 день: $n=19$, $R=-0,499$, $p=0,030$; 13 день: $n=20$, $R=-0,472$, $p=0,036$; 15 день: $n=18$, $R=-0,644$, $p=0,004$; Рис. 2).

Таблица 1

Связь роста птенцов с их поведением в среде обитания

	дни измерений	очередность подбега к родителю при кормлении на 7–9 день		собирали остатки корма с гнезда на 7–9 день		посещения чужих гнезд на 13–15 день	
		подбежали первыми $n=5$	подбежали вслед за сибсами $n=7$	собирали $n=13$	не собирали $n=8$	посещали $n=5$	не посещали $n=22$
скорость роста головы, мм/день	1-4	2,07 [1,93;2,07]	1,9 [1,77;2,1]	2,03* [1,9;2,1]	1,78* [1,58;1,88]	1,93 [1,67;2,07]	1,92 [1,8;2,1]
	5-8	1,88 [1,73;2,1]	1,75 [1,7;1,93]	1,9 [1,73;2]	1,84 [1,78;1,98]	1,6* [1,5;1,85]	1,86* [1,75;2]
	1-8	1,91 [1,78;2,08]	1,78 [1,76;1,99]	1,95 [1,89;2,01]	1,79 [1,71;1,97]	1,78 [1,63;1,89]	1,94 [1,76;2,01]
размер головы, мм	4	44,5 [43,5;44,7]	43,4 [41,6;44,1]	43,7 [42,7;44,5]	42,2 [41,25;44,35]	42,1 [41,4;42,5]	43,35 [42,2;44,1]
	8	52,3 [50,4;52,9]	50,3 [49,2;51,4]	50,6 [50,4;52,3]	49,35 [48,7; 52,33]	49,5 [47,5;49,9]	50,6 [49,5;52,3]
	10	55,7 [53,9;55,9]	53,8 [52,9;55,1] ($n=6$)	53,9 [53,8;55,7]	53 [52,1;55,6] ($n=7$)	53 [51,2;53,1]	53,8 [53;55,6] ($n=21$)
	13	60 [58,7;60,6]	57,9 [55,6;59,6]	58,8 [57,9;60,1]	58,2 [56,05;59,75]	57,1 [54,3;57,6]	58,65 [57,1;60]
	15	61,8* [61;64]	59,7* [56,7;60,7]	61,8 [59,7;63,1] ($n=11$)	60,3 [57,5;61,85]	58,7 [56,6;60,4]	60,8 [59,2;62,9] ($n=20$)

Примечание. В таблице представлены медианы и квартили [25%; 75%]; * – межгрупповые различия показателей статистически значимы ($p<0,05$, критерий Манна – Уитни); в случаях, когда группа была уменьшена, новое значение n представлено в скобках.

Поскольку скорость роста птенца зависит главным образом от количества получаемого корма, логично предположить, что птенцы, отстающие в росте от своих сверстников, голодали до момента измерения. Значит, приведенные результаты

подтверждают предположение о том, что достаточное снабжение пищей в раннем возрасте приводит к максимальному развитию навыков получения еды от родителей, а раннее голодание, напротив, способствует выбору стратегии частичного перехода на самостоятельное питание.

Скорость роста птенцов в первые 4 дня их жизни была отрицательно связана с количеством перемещений из клетки в клетку в тесте «Открытое Поле» в возрасте 15 дней и положительно – с латентным периодом начала перемещений в том же тесте. Размеры головы с 4-го по 15-й день также отрицательно коррелировали с количеством перемещений в «Открытом Поле» (Табл. 2).

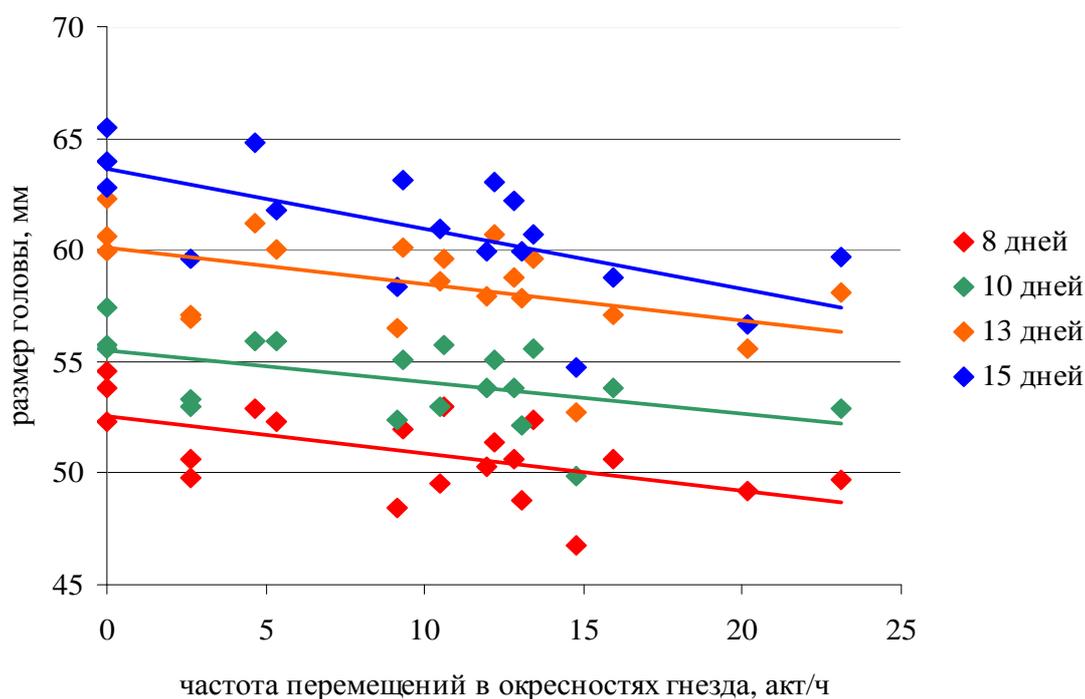


Рис. 2. Связь двигательной активности птенцов в возрасте 7–9 дней и их размеров в последующий период

Таким образом, птенцы, продемонстрировавшие высокую исследовательскую активность и низкий уровень страха в «Открытом Поле», росли хуже, чем их сверстники с низкой исследовательской активностью, что подтверждает предположение о влиянии раннего голодания на психофизиологические характеристики птенцов.

Таблица 2

Связь поведения птенцов в «Открытом Поле» в возрасте 15 дней с ростом в предшествующий период

	дни измерений	латентный период начала перемещений, с, n=26	количество пересеченных линий, n=26

рост головы	скорость, мм/день	1-4	0,449*	-0,405*
		5-8	0,170	-0,300
		1-8	0,353	-0,386
	размер, мм	4	0,369	-0,520**
		8	0,385	-0,520**
		10	0,377 (n=25)	-0,501* (n=25)
		13	0,240	-0,479*
		15	0,299	-0,581*** (n=24)

Примечание. В таблице представлены коэффициенты корреляций Спирмена; межгрупповые различия статистически значимы: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,005$; в случаях, когда группа была уменьшена, новое значение n представлено в скобках.

Птенцы, собиравшие после кормления остатки корма с гнезда, отличались меньшим кол-вом перемещений в «Открытом Поле», так же как и птенцы, первыми подбегавшие к родителю в начале кормления. Последние, к тому же, начинали обследовать установку значительно позже тех, кто подбегал к родителю вслед за сибсами. С другой стороны, птенцы, наиболее активно перемещавшиеся в окрестностях своих гнёзд в возрасте 7–9 дней (кол-во перемещений больше среднего), в 15 дней больше, чем другие, передвигались и по арене «Открытого Поля» (Таб. 3). Можно заключить, что стратегия получения максимального количества еды от родителей связана с низким уровнем исследовательской активности и высоким уровнем страха перед новой средой, а активное исследование естественной среды обитания – с высоким уровнем исследовательской активности в незнакомой обстановке.

Таблица 3

Связь поведения птенцов в «Открытом Поле» в возрасте 15 дней
с их поведением в среде обитания

		латентный период перемещений, с	количество перемещений из клетки в клетку, акт
очередность подбегания к родителю при кормлении на 7–9 день	подбегали первыми, n=5	300* [123,5; 300]	3* [2;4]
	подбегали вслед за сибсами, n=6	18,5* [5,5; 56]	12* [7;39]
собираение остатков корма с гнезда на 7–9 день	собирали, n=13	300 [20,5; 300]	2* [2;4]
	не собирали, n=7	39,5 [25,5; 123,5]	6* [4;24]
перемещения за пределами гнезда на 7–9	количество перемещений больше 12,2 раз/ч (среднее), n=8	42,5" [14; 90,5]	9* [4;26]

день	количество перемещений меньше 12,2 раз/ч (среднее), n=12	300" [32,5; 300]	2* [2;5]
посещения чужих гнезд на 13–15 день	посещали, n=5	235,5 [53; 237]	6 [4;12]
	не посещали, n=21	73 [23; 300]	4 [2;13]

Примечание. В таблице представлены медианы и квартили [25 %; 75 %]; * межгрупповые различия статистически значимы ($p < 0,05$, критерий Манна – Уитни); межгрупповые различия близки к статистически значимым ($p < 0,1$, критерий Манна – Уитни).

Чайчата, замеченные в возрасте 13–15 дней при посещении чужих гнезд, не имели достоверных отличий по параметрам «Открытого Поля» от своих сверстников (Таб. 3). Правда, выборка птенцов – потенциальных клептопаразитов, мала (5 из 27), и это, возможно, связано с ограниченным временем наблюдения: птенцы, не замеченные в попытках проникнуть на чужую территорию или украсть еду, могли делать это и в то время, когда находились вне поля зрения исследователей. Поэтому отсутствие достоверных различий между этими группами нельзя рассматривать как доказательство отсутствия связи между психофизиологическими характеристиками птенцов и выбором стратегии частично самостоятельного питания.

По нашим данным, птенцы, обделенные родительским пропитанием в первые дни их жизни, достигают меньших размеров впоследствии. Прогрессирующие различия в размерах могут увеличивать и разрыв в способностях sibсов конкурировать за заботу родителей. Одновременно, голодание в раннем возрасте приводит к повышению исследовательской активности и снижению страха перед новой средой. Эти птенцы также более склонны к самостоятельному питанию в окрестностях своего гнезда и кражам еды с чужих гнезд. Подобное поведение связано с риском получить травму или погибнуть в результате нападения соседей, но, в случае удачи, оно, видимо, позволяет голодающим птенцам выжить. Кроме того, эти птенцы частично или полностью (в случае гибели) выходят из числа конкурентов за родительский корм. В годы депрессии пищевых ресурсов это может увеличивать сезонный репродуктивный выход родителей, поскольку оставшимся птенцам достаётся больше корма, что позволяет им гарантированно выжить. Те птенцы, размеры которых на ранних сроках жизни свидетельствовали о достаточном обеспечении кормом, демонстрировали высокий уровень неофобии и сниженную исследовательскую активность. У озерной чайки с ее развитым территориальным поведением это, очевидно, играет роль защитного механизма, не позволяя благополучно растущим птенцам заходить за пределы территории и подвергаться нападениям соседей. В то же время у «благополучных» птенцов достигают своего максимального развития особенности поведения, необходимые для

успешного получения еды от родителей: подбегание к родителю перед кормлением, сбор корма с собственного гнезда в конце кормления и, возможно, другие, не рассмотренные в данной работе (демонстрации выпрашивания). Таким образом, обеспеченность птенцов озерной чайки кормом на ранних сроках жизни может влиять на формирование таких фундаментальных психофизиологических признаков, как уровень неophobia и исследовательской активности, и одновременно обуславливает выбор одной из альтернативных стратегий пищевого поведения.

Заключение

Мы впервые применили метод «Открытое Поле» для оценки психофизиологических характеристик чайковых птиц. Это позволило обнаружить зависимость уровня неophobia и исследовательской активности у птенцов озёрной чайки от условий раннего развития и дало возможность частично выявить механизм формирования различных стратегий пищевого поведения птенцов.

Исследования проведены в рамках проекта, поддержанного Российским научным фондом (грант № 14-14-00603). Авторы благодарны А.Ю. Зотову, А.И. Ожерельевой за помощь в полевых экспериментах, Ж.И. Резниковой за научное руководство.

Список литературы

1. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения животных. – М. 1999. – 768 с.
2. Bukacinski D., Bukacinska M., Spaans A., 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* // Ibis – V. 140 – № 3. – P. 422-430.
3. Brouwer A., Spaans A., Dewit A.A.N., 1995. Survival of Herring Gull *Larus argentatus* chicks: an experimental analysis of the need for early breeding // Ibis. – V. 137. – № 2. – P.272-278.
4. Carere C., Drent P.J., Koolhaas J.M., Groothuis T.G.G., 2005. Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition // Behavior – V. 142. – № 9-10. – P. 1329-1355.
5. Feterolf P.M. Infanticide and non-fatal attacks on chicks by ring-billed gulls // Animal Behavior – 1983. – V. 31. – P. 1018-1028.
6. Hunt G.L., Meloon S.C. Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality // Auk. – 1975. – V.92. – P.523-527.

7. Nordquist R.E., Heerkens L.T., Rodenburg T.B., Boks S., Ellen E.D., Staay F. J., 2011. Laying hens selected for low mortality: Behaviour in tests of fearfulness, anxiety and cognition. // Applied Animal Behaviour Science. – V.131.– P.110-122.
8. Wellicome T.I., Todd L.D., Poulin R.G., Holroyd G.L., Fisher R.J., 2013. Comparing food limitation among three stages of nesting: supplementation experiments with the burrowing owl // Ecology and Evolution. – V.3. – № 8. – P. 2684-2695.

Рецензенты:

Вартапетов Л.Г., д.б.н., заместитель директора по научной работе, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск;

Юдкин В.А., д.б.н., старший научный сотрудник лаборатории зоомониторинга, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск.