

УДК 599.322: 57.024 59.084

ТЕСТЫ НА ПОКОРНОСТЬ, СМЕЛОСТЬ И ЛЮБОЗНАТЕЛЬНОСТЬ У ЖЕЛТОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS FULVUS* LICHT. (SCIURIDAE) В ПРИРОДЕ

© 2024 г. Н. А. Васильева*, @, М. О. Маркина**, Н. С. Васильев* **

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия
@E-mail: ninavasilieva@gmail.com

Поступила в редакцию 18.09.2023 г.

После доработки 12.11.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Изучение внутривидовых различий в поведении животных принимает все большие масштабы в современной биологии. Получение сравнимых данных по поведению разных видов требует подбора специфических методик. Мы опробовали три типа поведенческих тестов для детенышей желтого суслика – крупного зимоспящего грызуна. Тесты на покорность с оценкой времени и интенсивности движения зверька, помещенного в мешок, показали низкую повторяемость и оказались малопригодны, поскольку большинство детенышей замирало во время теста. Тесты на смелость с установкой экшн-камеры у норы оказались более перспективными, но и в них суслики долго не покидали нору, оставались настороженными и не исследовали новый объект. Результаты тестов указывают на высокую осторожность желтых сусликов, которая может быть устойчивой характеристикой поведения этого вида.

Ключевые слова: поведенческие тесты, поведение детенышей, наземные беличьи, желтый суслик.

DOI: 10.31857/S1026347024040056, **EDN:** VHTMWU

Представления о поведенческой разнокачественности особей в пределах вида к сегодняшнему дню заняли устойчивую позицию в зоологических работах и широко задействованы в исследованиях самых разных направлений (Шилов, 2001; Bell *et al.*, 2009; Dammhahn *et al.*, 2018). Концепция персональности (“personality”), которая предполагает существование разных устойчивых поведенческих фенотипов в пределах поло-возрастных групп (Gosling, 2001; Sih *et al.*, 2004; Vonk *et al.*, 2017), признается все большим числом ученых. Накопление информации о таких фенотипах в разных группах животных позволило говорить об универсальности характера изменчивости между особями в животном мире (Sih *et al.*, 2004). В первую очередь речь идет об основных осях изменчивости персональностей (Budaev, 1999; Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007; 2010): смелости (shyness – boldness), скорости исследования новых объектов, общей активности, агрессивности и социабельности – стремлении к контактам с конспецификами. Такое сходство между видами открывает возможность для

сравнительного анализа в самых разных группах животных (Gosling, 2001), а устойчивость таких фенотипов может помочь решать как научные, так и прикладные задачи, которые требуют, например, подбора особей с определенными характеристиками (Slabbert, Odendaal, 1999).

В то же время, до сих пор методологические подходы к исследованию персональностей находятся на стадии разработки, особенно для видов, которые трудно содержать в неволе. Для оценки поведенческой разнокачественности особей созданы поведенческие тесты, позволяющие при помещении животного в стандартизованную ситуацию по его реакции на внешние стимулы провести количественную оценку его поведенческих особенностей (Clary *et al.*, 2014; Dosmann *et al.*, 2015a; Aliperti *et al.*, 2021). Однако эти тесты разработаны, в первую очередь, для лабораторных животных, и лишь небольшое число видов на сегодня было исследовано в природе. Проведение поведенческих тестов в дикой природе необходимо для получения объективных представлений о внутри- и межвидовых различиях поведенческих

профилей. Особое значение имеют данные о видах со специфическими особенностями экологии, социальных систем, жизненных циклов, поскольку именно информация о таких видах может пролить свет на механизмы формирования персональностей и эволюцию поведения (Reale *et al.*, 2000; Wolf *et al.*, 2007).

Наземные беличьи (суслики, сурки, луговые собачки) – группа дневных грызунов, которые населяют открытые пространства Евразии, Африки и Америки и многим из которых свойственно проводить существенную часть года в спячке (Michener, 1984; Шилова, 2004). Эта особенность жизненного цикла накладывает ограничения на все жизненные процессы этих видов и, в том числе, определяет специфику размножения, использования пространства, бюджета активности (Шилова, 2000; Dobson, 1984; Armitage, 1986; Waterman, 2007). При этом присутствие спячки в годовом цикле ограничивает возможности для содержания и размножения этих видов в неволе; как следствие, исследования разнообразия поведенческих профилей проводились лишь для нескольких видов наземных беличьих, среди которых до сих пор нет евразийских видов сусликов. Эти немногочисленные работы показали высокую информативность поведенческих тестов в дикой природе для оценки внутривидовой изменчивости персональностей у этих видов и ее связей с другими характеристиками особей. Например, у разных видов наземных беличьих были выявлены ассоциации поведенческих профилей с физиологическими показателями (Clary *et al.*, 2014), иммунным статусом (Dosmann *et al.*, 2015b), использованием пространства (Aliperti *et al.*, 2021), игровым поведением у детенышей (Marks *et al.*, 2017; Hurst-Hopf *et al.*, 2023), получены сведения о наследовании персональностей (Petelle *et al.*, 2015).

Желтый суслик (*Spermophilus fulvus* Licht. 1823) – крупный (до 2 кг) пустынный зеленоядный грызун с длительной спячкой до 9 месяцев; он населяет открытые аридные территории (пустыни и полупустыни) Средней Азии, Ирана, Китая, юга России (Млекопитающие..., 1969; Громов, Ербаева 1995; Thorington *et al.* 2012). Детеныши желтых сусликов впервые выходят из нор и прекращают питаться молоком матери в конце мая–начале июня в возрасте около 20–30 дней, и через 2–3 недели некоторые детеныши начинают расселяться (Млекопитающие..., 1969; Бокштейн и др., 1989; Vasilieva *et al.*, 2022).

В данном исследовании мы предприняли попытку разработать тесты для оценки внутривидовой изменчивости поведенческих профилей у детенышей желтого суслика. Для этого мы опробовали в дикой природе три вида поведенческих тестов, в основу которых были положены стандартные тесты, широко применяющиеся для млекопитающих (Попов, Клинов, 2009;

Petelle *et al.*, 2013; Clary *et al.*, 2014; Dosmann *et al.*, 2015a): 1) **Тест 1** на покорность (docility) с оценкой **времени** в движении в мешке (bag test, Martin, Réale, 2008; Montiglio *et al.*, 2012); 2) **Тест 2** на покорность с оценкой **интенсивности** движения с использованием акселерометра. 3) **Тест 3** на **смелость** (boldness) и на реакцию на новый объект с установкой экшн-камеры у норы зверька. Поскольку покорность обратно коррелирует со смелостью (Martin, Réale, 2008), мы на основе всех этих тестов предполагали получить оценку поведения сусликов по шкале «shyness – boldness», а на основе Теста 3 еще и склонности к исследованию (exploration). Для Тестов 1 и 2 мы провели оценку повторяемости (repeatability, R; Bell *et al.* 2009) результатов для особей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект и место исследования. Сбор данных мы проводили в природном поселении желтого суслика (*Spermophilus fulvus orlovii* Ogn. 1937) в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района Саратовской области (50°43'88" с. ш. 46°46'04" в. д.) летом 2022 года. Индивидуальное мечение сусликов проводится в поселении с 2001 года, поэтому возраст и происхождение известны практически для всех особей. Мы отлавливали сусликов с помощью сетчатых ловушек оригинальной конструкции и петель с радиопередатчиками, которые при срабатывании мгновенно передавали предупреждающий сигнал по радиоканалу. При отлове сусликов метили с помощью подкожных ветеринарных микрочипов и наносили им индивидуальные метки черным красителем (урзолом) для визуального распознавания. Детальное описание отлова и мечения желтых сусликов см. в ранее опубликованных работах (Васильева и др., 2009; Vasilieva, Tchabovsky, 2014; 2015).

Проведение поведенческих тестов. Мы сосредоточились на оценке покорности, смелости и склонности к исследовательской деятельности (любопытности), поскольку эти характеристики входят в число наиболее часто используемых показателей для исследования персональностей (поведенческих фенотипов) у животных (Reale *et al.* 2007; Dosmann *et al.*, 2015a). Мы выбрали наиболее простые и широко используемые тесты, не требующие специального оборудования и позволяющие получить количественные характеристики поведения, и адаптировали их к специфике вида. Мы использовали два варианта тестов на покорность, так как заранее не знали, какая из характеристик (продолжительность или интенсивность движения) будет иметь распределение, лучше подходящее для статистического анализа, а также комбинированный тест на смелость и любопытность. Переменные,

полученные в Тестах 1 и 2, отражали сопротивление особи и технически были обратны покорности.

Тест 1, на время в движении. При помощи этого теста мы оценивали продолжительность двигательной активности, направленной на попытки освободиться из стесняющих движения условий, то есть он являлся разновидностью оценки ответа на ограничение (response to restraint, Réale *et al.*, 2000; Martin, Reale, 2008). Отловленного зверька после извлечения из ловушки помещали в мешок из хлопчатобумажной ткани и оставляли на гладкой поверхности. С помощью секундомера в течение 60 сек регистрировали визуальное движение суслика и затем рассчитывали суммарное время, в течение которого зверек двигался, пытаясь высвободиться из мешка. Всего провели 91 тест с детенышами: 49 тестов для самок (32 особи), 42 тестов для самцов (30 особей). Тесты проводили на протяжении всего периода наземной активности детенышей: с момента выхода из гнезда и до залегания в спячку. Средний возраст детенышей составлял 20.5 ± 18.0 дней от первого выхода из норы (разброс составил от 1 до 60 дней). Кроме того, было проведено 10 тестов на время в движении для взрослых сусликов в те же даты, чтобы сравнить показатели молодых и взрослых особей.

Тест 2, на интенсивность движения. Этот тест представлял собой альтернативный вариант теста на покорность с количественной оценкой интенсивности движений зверька. Тест 2 проводили после Теста 1. Тканевый мешок со зверьком подвешивали на пружине к пластиковому держателю, на котором был расположен акселерометр; держатель был закреплен на неподвижной опоре (рис. 1). Акселерометр регистрировал в течение 60 сек амплитуду движений зверька в мешке. Роль акселерометра выполнял смартфон с установленным на нем приложением Physics Toolbox Accelerometer для Android. Данные, полученные с акселерометра, представляли собой абсолютное ускорение по трем координатным осям в трехмерном пространстве, которое регистрировалось с частотой 200 раз в секунду. Поскольку даже в том случае, когда визуально суслик был неподвижен, акселерометр регистрировал фоновое движение («шум»), мы для каждого теста вводили поправку: выбирали отрезок записи продолжительностью в несколько секунд, когда зверек не производил видимых движений, для этого отрезка рассчитывали среднее ускорение и затем из всех значений ускорения для данного теста вычитали это значение. Далее все значения ускорения суммировали и получали кумулятивную оценку интенсивности движений зверька за все время теста. Тест 2 проводили только в безветренную погоду; всего было проведено 53 теста с детенышами: 33 для самок (для 26 особей) и 20 для самцов (17 особей). Средний возраст зверьков составлял 28.3 ± 17.5 дней от первого выхода из норы

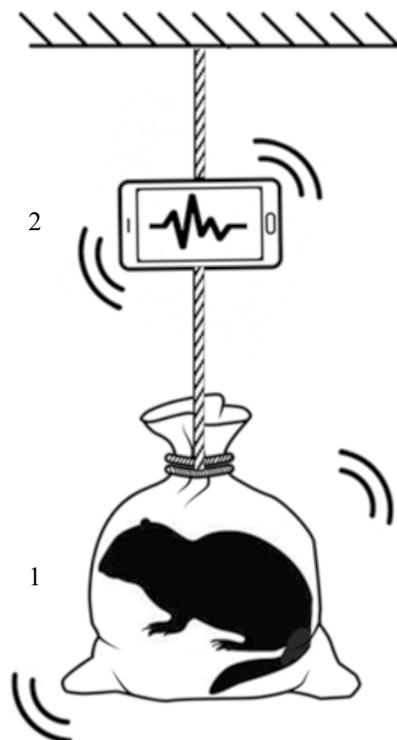


Рис. 1. Схема установки оригинальной конструкции для проведения поведенческого теста на интенсивность движения (Тест 1) у желтого суслика: 1 – суслик в хлопчатобумажном мешке; 2 – смартфон в пластиковом держателе.

(разброс составил от 1 до 60 дней). Также было проведено 7 тестов на интенсивность движения со взрослыми особями в те же даты.

Тест 3, на смелость и любознательность. Мы оценивали эти характеристики у детенышей сусликов не только потому, что это ключевые составляющие личности особи, но и потому, что они важны для детенышей в процессе расселения (Holekamp, 1986; Marks *et al.*, 2017). Чтобы получить количественную оценку смелости и одновременно оценить любознательность (Budaev, 1999; Sih *et al.*, 2004; Réale *et al.*, 2007, 2010) мы использовали комбинированный тест с экшн-камерой. Отчасти мы ориентировались на исследование личности у суслика Ричардсона (*Urocitellus richardsonii*, Clary *et al.*, 2014). В ходе Теста 3 зверька сначала вынуждали уйти в нору, а затем при помощи экшн-камеры, установленной у выхода из норы и включенной в режиме автоматической фотосъемки, регистрировали его выход из норы и последующее поведение. При этом экшн-камера одновременно выполняла роль и регистратора, и незнакомаго для зверька объекта, с помощью которого было возможно оценить склонность особи к исследовательской деятельности. Процедура

Теста 3 состояла из нескольких этапов: сначала наблюдатель в ходе осмотра территории поселения выбирал индивидуально опознаваемого суслика и медленным шагом (около 0.5 м/сек) приближался к зверьку до тех пор, пока суслик не скрывался в норе. Далее на расстоянии 1.5 м от входа в нору на опоре высотой 50 см наблюдатель устанавливал экшн-камеру Yi 4K Action Camera (Yi Technology) в водонепроницаемом прозрачном аквабоксе. Норы сусликов имеют единственный вход, поэтому зверек не мог покинуть нору, минуя поле зрения камеры. Съемка проводилась с частотой 1 кадр/10 сек и продолжалась 90 минут. Мы провели Тест 3 для 18 детенышей (14 самок, 4 самца) в сроки с 18.07.2022 по 25.07.2022 (в среднем, 53 ± 4 дня после выхода из нательной норы), что соответствовало периоду расселения и подготовки к спячке молодых особей, когда детеныши уже использовали индивидуальные норы и присутствие других особей в норе не могло повлиять на ход эксперимента.

Все манипуляции с животными прошли экспертизу и были одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН, используемые нами методы соответствовали рекомендациям «Руководства по обращению с животными при проведении поведенческих исследований и обучении» (ASAB/ABS, Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching (Buchanan *et al.*, 2012)).

Анализ данных

Анализ данных был проведен в среде R 4.2.2 (R Development Core Team, 2022). Результаты статистических тестов мы считали достоверными при значении $p < 0.05$.

Тест 1. В каждом Тесте 1 мы получали для зверька общую продолжительность времени в движении в секундах, которая отражала сопротивление зверька. В случае, если суслик не производил активных движений на протяжении всего теста, наблюдатель приравнивал общее время в движении к нулю. Большое количество нулевых значений и скошенная форма распределения ограничивали возможности для анализа этих данных. В связи с этим, а также из-за малого объема выборок сравнение времени в движении у детенышей и взрослых особей мы производили с помощью перестановочного теста Фишера-Питмана (approximative two-sample Fisher-Pitman permutation test) с использованием аппроксимации Монте-Карло (N перестановок = 1000) в пакете *coin* (Hothorn *et al.*, 2008). Чтобы иметь возможность построить модель для оценки зависимости времени в движении от пола и возраста детенышей, мы перевели результаты Теста 1 в бинарную переменную «вероятность движения» (есть движение — 1, нет — 0). Была построена обобщенная линейная модель смешанных эффектов (linear mixed effect models) для биномиального распределения остатков

со связующей логит-функцией (logit link function) с помощью функции *glmer* из пакета *lme4* (Bates *et al.*, 2015). Вероятность движения в мешке была включена в качестве зависимой переменной, а пол и возраст зверька (в днях от момента первого выхода из норы) — в качестве независимых переменных. Недостаточное число повторов не позволило включить в модель и номер выводка, и номер особи, поэтому мы в данную модель включили только один случайный фактор — индивидуальный номер особи.

Тест 2. Интенсивность движения сусликов была прологарифмирована для соответствия нормальному распределению. Как и в Тесте 1, сравнение взрослых и молодых особей производили с помощью теста Фишера-Питмана. Мы оценили корреляцию между временем в движении (Тест 1) и интенсивностью движения (Тест 2) с помощью перестановочной корреляции Спирмана из пакета *coin* (approximative Spearman correlation test) с использованием аппроксимации Монте-Карло (N перестановок = 1000). Чтобы исследовать эффекты пола и возраста на результат Теста 2, была построена линейная модель, где зависимой переменной был логарифм интенсивности движения, а независимыми — пол и возраст молодых сусликов (в количестве дней после выхода из норы). Поскольку в выборке с результатами Теста 2 лишь 11 особей из 43 были протестированы 2 раза и более, мы не включали номер особи в модель в качестве случайного фактора и использовали для построения модели функцию *lm* (R Core Team, 2022).

Тест 3. Для сравнения самцов и самок мы использовали тест Фишера-Питмана, а для оценки корреляции между результатами Теста 3 с результатами Тестов 1 и 2 — перестановочную корреляцию Спирмана. Малый объем выборки не позволил построить линейные модели для Теста 3.

Мы провели оценку повторяемости (R; Bell *et al.* 2009) результатов Тестов 1 и 2. В Тесте 1 мы, как и в модели, описанной выше, в качестве зависимой переменной использовали бинарную переменную «вероятность движения». В качестве фиксированного эффекта в модель был добавлен возраст в днях после первого выхода из норы, а номер особи был включен в качестве случайного фактора. Для оценки R в Тесте 2 в качестве зависимой переменной использовали логарифм интенсивности движения; в модель не были включены фиксированные эффекты, номер особи был добавлен в качестве случайного фактора. Модели были построены с помощью функции *rptBinary* для бинарной зависимой переменной (Тест 1) и функции *rtp* для нормально распределенной зависимой переменной (Тест 2) в пакете *rptR* (Stoffel *et al.*, 2017). При этом мы получили оценки средней повторяемости с их ошибками (\pm SE), значимость повторяемости (p-значение) на основе 1000 перестановок и границы 95% доверительного интервала с помощью 1000 бутстрепов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Тест на время в движении (Тест 1). Более чем в половине проведенных тестов (47 из 91, 51.6%, рис. 2а) детеныши не предпринимали попыток высвободиться из мешка и не производили видимых движений (демонстрировали реакцию затаивания), и общее время в движении приравнялось к нулю.

Даже в тех тестах, где наблюдалось движение зверьков в мешках, его продолжительность в большинстве случаев была очень мала: в 23 из 44 тестов с движением она составляла менее 5 сек из 60. Как следствие, распределение результатов теста на время в движении оказалось сильно скошенным и с большим количеством нулевых значений (рис. 2а). Время в движении у детенышей ($N = 91$)

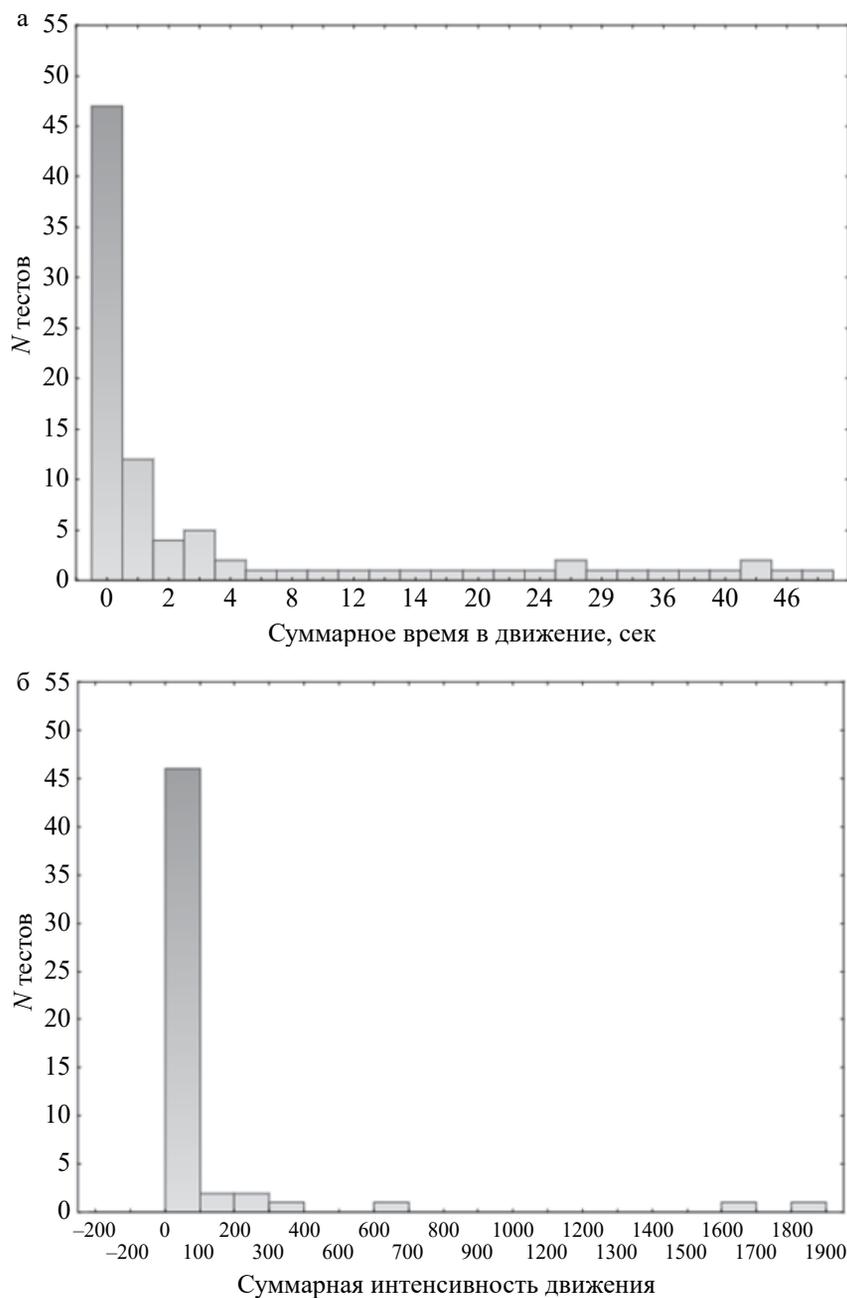


Рис. 2. Распределение результатов на покорность у детенышей желтого суслика. (а) Тест 1, на время в движении, $N = 91$, продолжительность теста 60 сек; (б) Тест 2, на интенсивность движения, $N = 53$, продолжительность теста 60 сек, по оси абсцисс безразмерная величина, характеризующая суммарную амплитуду движений зверька, складывающуюся из суммарного ускорения по трем координатным осям в трехмерном пространстве, которое регистрировалось с частотой 200 раз в секунду, за вычетом уровня «шума», специфического для каждого теста.

не отличалось от времени движения в аналогичных тестах, проведенных для взрослых особей ($N = 10$; перестановочный тест Фишера-Питмана, $Z = 1.1$, $p = 0.3$). Вероятность движения не зависела от пола особи (обобщенная модель смешанных эффектов, $B = 0.90 \pm 0.56$, $z = 1.6$, $p = 0.1$) и незначительно снижалась с возрастом детеныша ($B = -0.59 \pm 0.31$, $z = -1.9$, $p = 0.05$).

Тест на интенсивность движения (Тест 2). В большинстве тестов с акселерометром детеныши также демонстрировали низкую двигательную активность (рис. 26). Логарифмированная интенсивность движения не отличалась в тестах с детенышами ($N = 54$) и со взрослыми особями ($N = 7$; перестановочный тест Фишера-Питмана, $Z = 0.8$, $p = 0.5$), при этом интенсивность движения в Тесте 2 положительно коррелировала с временем в движении в Тесте 1: те особи, которые при отлове дольше двигались в тесте на время в движении, более интенсивно двигались и в тесте с акселерометром (перестановочная корреляция Спирмана, $Z = 2.5$, $p = 0.008$). Интенсивность движения в Тесте 2 не зависела ни от пола (общая линейная модель, $B = -0.07 \pm 0.10$, $t = -0.4$, $p = 0.7$), ни от возраста детенышей ($B = -0.02 \pm 0.08$, $t = -0.2$, $p = 0.8$).

Оценка повторяемости (R) в Тестах 1 и 2. Мы оценивали R только для особей, для которых соответствующий тест проводился дважды и более раз. Для вероятности движения в мешке мы включили в модель возраст детеныша, но не включили пол, опираясь на оценку значимости этих эффектов в модели, описанной выше; R в Тесте 1 не была значимой ($N = 24$, $p > 0.05$, время между тестами составляло 18 ± 12 дней). В тесте на интенсивность движения мы также не выявили достоверной повторяемости результатов ($N = 11$, $p > 0.1$, время между тестами 15 ± 11 дней) (табл. 1).

Тест 3, на смелость и любознательность. Лишь 13 из 18 детенышей показали из норы в течение 90 минут с момента установки камеры, при этом на все четыре лапы вышли на поверхность лишь девять особей (табл. 2). Те особи, которые показали из норы, почти все время пребывали в настороженной позе (табл. 2). Только шесть особей начали корчиться во время эксперимента, и только три особи проявляли исследовательское поведение по отношению к камере — приближались к камере вплотную и осматривали ее с расстояния менее 30 см, стоя в настороженной позе. Ни один зверек не прикасался к камере за время теста. В статистическом анализе

Таблица 1. Средняя повторяемость (R) со стандартными ошибками (SE) и 95% доверительными интервалами (CI) для тестов на время в движении и тестов на интенсивность движения

Модель	R \pm SE	CI	p-значение
Вероятность движения в мешке*	Link-scale R = 0.21 ± 0.21 Original-scale R = 0.2 ± 13.5	Link-scale CI = $0 - 0.79$ Original-scale CI = $0 - 1.01$	0.09
Интенсивность движения**	0.0 ± 0.2	$0 - 0.57$	1.0

Примечание. * — обобщенная линейная модель смешанных эффектов для бинарной зависимой переменной, в качестве фактора добавлен возраст детенышей в днях от первого выхода из норы, N особей = 24; ** — линейная модель смешанных эффектов, N особей = 11.

Таблица 2. Средние значения и стандартные отклонения параметров в тесте на смелость и реакцию на новый объект у сеголетков желтого суслика

Параметр	Среднее \pm SD
Время до появления на поверхности, мин.	43 ± 27
Время до выхода на четыре лапы, мин.	54 ± 32
Время до начала кормового поведения, мин.	71 ± 26
Настороженная поза, % от времени в поле зрения камеры	92 ± 9 %
Проявление исследовательского поведения по отношению к камере	Да — 3 зверка (17%) Нет — 15 зверков (83%)

Примечание. В случае, если зверек не выполнял соответствующего действия за время эксперимента (за 90 мин), ему присваивали 90 мин в качестве значения соответствующего параметра.

мы использовали только время до появления на поверхности, т.е. оценку смелости, как переменную с наибольшей изменчивостью, так как для остальных переменных из табл. 2 было много нулевых значений. Самцы ($N = 4$) выходили из норы несколько раньше самок ($N = 14$), но эти различия не были достоверны (перестановочный тест Фишера-Питмана, $Z = 1.6$, $p = 0.1$). Результаты теста на время в движении и теста на интенсивность в движении, ближайших по времени к моменту Теста 3, не коррелировали с временем появления зверька из норы (перестановочная корреляция Спирмана, Тест 1: $Z = 1.0$, $p = 0.3$; Тест 2: $Z = -0.1$, $p = 0.9$).

Результаты исследования показали, что в тестах на покорность детеныши и взрослые особи показали низкую двигательную активность. В большинстве тестов они просто замирали, демонстрировали реакцию затаивания (freezing behavior, Sousa *et al.*, 2006) и не только не делали попыток освободиться из мешка, но и вообще не производили активных движений. Для тестов на покорность мы не выявили достоверной повторяемости результатов. В тестах на смелость и любознательность детеныши проявляли чрезвычайную осторожность, подолгу не покидали нору и не стремились исследовать новый объект.

В других работах по мелким млекопитающим, включая наземных беличьих, в тестах на покорность в мешке или ловушке зверьки, напротив, редко оставались полностью неподвижными на протяжении всего теста (напр., *Marmota flaviventris*, Petelle *et al.*, 2013; *Trichosurus vulpecula*, Mella *et al.*, 2015; *Tamias striatus*, Montiglio *et al.*, 2012; *Callospermophilus lateralis*, Aliperti *et al.*, 2021; *Urocitellus beldingi*, Hurst-Hopf *et al.*, 2023). В тех работах, в которых методика проведения теста в мешке совпадала с методикой нашего Теста 1, среднее время нахождения в неподвижном состоянии было существенно меньше, чем у желтого суслика и не превышало 50% от продолжительности теста. Например, у суслика Белдинга доля времени в неподвижном состоянии составляла около 40% (*Urocitellus beldingi*, Dosmann *et al.*, 2015a), у бурндуков 12% (*Tamias striatus*, Careau *et al.*, 2015), у пищух 24% (*Ochotona curzoniae*, Qu *et al.*, 2018). Во всех процитированных выше работах была выявлена значимая повторяемость результатов тестов на покорность, причем и в работах по детенышам, и по взрослым особям, что указывает на существование устойчивых внутривидовых различий поведенческих профилей у этих видов млекопитающих. У желтого суслика повторяемость в тестах на покорность не была достоверной; такой результат, возможно, отчасти объясняется переводом переменной в бинарный вид в сочетании с малым объемом выборки.

Оценка интенсивности движения с помощью акселерометра в тестах на покорность

у млекопитающих ранее в дикой природе не проводилась. Планируя эту работу, мы предполагали получить простой и объективный метод количественной оценки покорности, в противоположность ранговым и субъективным оценкам, которые зачастую применяются в подобных тестах (напр., Petelle *et al.*, 2013; Aliperti *et al.*, 2021). Однако для желтого суслика испробованный нами протокол Теста 2 не позволил получить переменную, пригодную для полноценного исследования поведенческих характеристик, поскольку, как и в Тесте 1, в Тесте 2 зверьки практически не двигались. Наши данные показали, по сути, непригодность стандартных тестов с мешком («bag tests», Qu *et al.*, 2018) для желтых сусликов. При такой низкой подвижности зверьков результаты тестов не могут быть использованы для количественной оценки изменчивости поведенческих профилей сусликов.

В то же время, мы предполагаем, что, несмотря на негативные результаты данного пилотного исследования, устойчивые различия детенышей *S. fulvus* по уровню покорности все-таки существуют: во-первых, на это указывают пограничные значения повторяемости для теста на время в движении (табл. 1, $p = 0.09$): R в нашем исследовании была близка к достоверной и составила около 21%, при том, что в разных таксонах животных повторяемость переменных в исследованиях персональности в среднем составляет около 35% (Bell *et al.*, 2009), а в аналогичных тестах в мешке для наземных беличьих она составляла около 16–28% (Montiglio *et al.*, 2012; Careau *et al.*, 2015; Aliperti *et al.*, 2021). Кроме того, оценки покорности из Теста 1 и 2 коррелировали между собой, что говорит в пользу существования реальных различий в поведении детенышей при отловах. Возможно, для желтого суслика для анализа покорности больше подошли бы ранговые оценки нескольких составляющих поведения на протяжении всей процедуры отлова зверька и манипуляций с ним (Petelle *et al.*, 2013; Aliperti *et al.*, 2021), что требует дальнейшего исследования.

Тест на смелость и любознательность показал, что для детенышей желтого суслика приближение человека и быстрая, практически бесшумная установка фотокамеры у норы являлись настолько пугающими событиями, что после этого более полутора часов некоторые особи не показывались из норы. Исходя из нашего предыдущего опыта работы с желтыми сусликами можно сказать, что эти зверьки действительно остро реагируют на приближение человека: зачастую минимальное беспокойство суслика служит для него поводом не выходить из норы более суток (Васильева и др., 2023). Чрезвычайную осторожность желтого суслика отмечали исследователи еще в начале XX века (Материалы..., 1929). Результаты данной работы показывают отличия поведения желтых сусликов от других

наземных белых. Например, суслики Ричардсона (*U. richardsonii*) в ходе теста, аналогичного нашему, показывались из норы через несколько минут после установки камеры, исследователь не уходил от норы дальше 15 метров (мы полностью покидали территорию на время теста), и регистрировал поведение зверьков в течение 10 мин, в то время как суслики активно исследовали новые объекты (Clary *et al.*, 2014). В другой работе после того, как золотистые суслики уходили в нору от наблюдателя (*Callospermophilus lateralis*), они возобновляли нормальную активность в считанные минуты (Aliperti *et al.*, 2021), а калифорнийские суслики (*Otospermophilus beecheyi*) в аналогичном тесте – через 25 мин (Ortiz-Jimenez *et al.*, 2022). В случае желтого суслика 90 мин оказалось недостаточным даже для появления зверька из норы, а исследование нового объекта (камеры) за это время практически ни одна особь не начала. Тем не менее, тест с установкой экшн-камеры, с нашей точки зрения, может быть использован для оценки поведенческой разнокачественности особей при условии большого размера выборки, поскольку большинство особей все же показывались из норы за время теста; для оценки любознательности и исследовательского поведения необходимо разрабатывать другие методики.

Во многих исследованиях млекопитающих для оценки смелости в тестах, аналогичных Тесту 3, измеряют дистанцию от приближающегося наблюдателя до зверька, в момент, когда животное пугается и начинает движение в укрытие (flight initiation distance, FID, Stankowich, Blumstein, 2005; Petelle *et al.*, 2013; Clary *et al.*, 2014; Qu *et al.*, 2018). В случае желтого суслика измерение этой дистанции было невыполнимой задачей, так как зверьки, зачастую, пугались наблюдателя и бежали к норе с расстояния более 100 м, в отличие от близких видов, а на таких расстояниях на FID начинает влиять множество посторонних факторов, таких как рельеф, растительность и т.п.

В целом, результаты всех тестов показывали острую реакцию желтых сусликов на контакт с незнакомыми условиями и с человеком, и эта пугливость практически не изменялась по мере взросления зверька и не зависела от пола особи. Можно предположить, что она является видовой характеристикой *S. fulvus*. Известно, что представители близких видов животных могут иметь устойчивые различия по комплексу поведенческих характеристик, и эти различия могут определять направление естественного отбора и ход эволюционного процесса (Uher *et al.*, 2008). Поведенческие характеристики определяют склонность вида к инвазии в чужие сообщества (Réale *et al.*, 2010; Charple *et al.*, 2012), возможности для синантропного образа жизни, выживания в агроценозах

(Réale *et al.*, 2010; Debecker *et al.*, 2016), особенности содержания в неволе, перспективы одомашнивания животных. Пугливость желтого суслика может объясняться тем, что он до сих пор является промысловым видом (Лисовский и др., 2019). Однако, возможно, такое поведение имеет причины в особенностях его жизненного цикла и, возможно, в более низкой популяционной плотности по сравнению с близкими видами (Слудский, 1969), так как существуют данные о взаимосвязях между персональностями особей и плотностью популяции (Weiss, 2018). Пустынный образ жизни в сочетании с зеленоядностью определяют высокую продолжительность летне-зимней спячки в годовом цикле желтого суслика. Такой длительный период гипотермии, и соответственно, краткий сезон наземной активности, задает распорядок событий годового цикла и определяет характер и течение всех основных процессов в жизни этого вида: краткость периода родительской заботы, высокую скорость роста детенышей, их раннее расселение и созревание, их высокую смертность, низкую популяционную плотность (Васильева и др., 2009; Васильева, Чабовский, 2017; Vasilieva, Tchabovsky, 2015; 2020; Vasilieva *et al.*, 2022). Этот комплекс признаков можно назвать стратегией «быстрой и одиночной жизни» (fast-solitary life, Vasilieva *et al.*, 2022). В свете этого чрезвычайная осторожность детенышей может иметь адаптивное значение в условиях раннего окончания родительской заботы и ранней самостоятельности молодых сусликов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наше исследование не столько позволяет судить о внутривидовой разнокачественности поведения детенышей и взрослых особей, сколько дает информацию о видовой специфике поведенческого профиля желтого суслика. Чрезвычайную осторожность желтого суслика следует принимать во внимание при планировании исследований, в том числе, предполагающих учеты численности, визуальные наблюдения, установку фотоловушек, а также в решении прикладных задач по менеджменту популяций и при планировании природоохранных мероприятий. В то же время, для изучения поведенческих синдромов и персональностей у желтого суслика необходимо искать новые методики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Л.Е. Савинецкой, А.В. Чабовскому, Н.В. Сидорчук, Е.В. Кузнецовой, А.А. Лупыреву, Т.Б. Демидовой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00610, <https://rscf.ru/project/22-24-00610/>.

This research was supported by the Russian Science Foundation, project number 22-24-00610, <https://rscf.ru/project/22-24-00610/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспертиза Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН. Номера протоколов, соответствующих нашим заявкам в комиссию по биоэтике: № 44 от 29.03.2021 и 44а от 08.04.2022.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бокштейн Ф. М., Кучерук В. В., Тушикова Н. В. Использование территории и взаимоотношения желтых сусликов (*Citellus fulvus* Licht., 1823) // Экология. 1989. Т. 5. С. 45–50.
- Васильева Н. А., Лупырев А. А., Васильев Н. С. Суточная активность желтого суслика *Spermophilus fulvus* Licht. (Sciuridae): первый опыт инструментального исследования // Известия РАН. Сер. Биологическая 2023. № 6. С. 659–668.
- Васильева Н. А., Савинцевская Л. Е., Чабовский А. В. Крупный размер тела и короткий период наземной активности не препятствуют быстрому росту желтого суслика *Spermophilus fulvus* // Зоол. Журн. 2009. Т. 88. № 3. С. 339–343.
- Васильева Н. А., Чабовский А. В. Принятие репродуктивных решений в контексте “быстрого” жизненного цикла (на примере желтого суслика *Spermophilus fulvus*) // Жур. Общ. Биол. 2017. Т. 78. № 1. С. 3–14.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 1995. 522 с.
- Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П., Ермаков О. А., Козлов Ю. А., Смирнов Д. Г., Стахеев В. В., Глазов Д. М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2019. Т. 56. 191 с.
- Материалы к познанию фауны нижнего Поволжья. Вып. IV / Ред. Траут И. И., Орлов Е. И. Саратов: Изд. отдела применения Нилов. 1929. 122 с.
- Млекопитающие Казахстана. Т. 1 / Ред. Слудский А. А. Алма-Ата: Наука. 1969. 455 с.
- Попов С. В., Клинов А. Б. Устойчивость индивидуальных характеристик поведения монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в тесте “выход из укрытия” // Журнал высшей нервной деятельности им. ИП Павлова. 2009. Т. 59. С. 750–756.
- Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана / Ред. Слудского А. А. А.: Наука. 1969. С. 236.
- Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа. 2001. 512 с.
- Шилова С. А. Земляные белки // Природа. 2004. № 3. С. 41–48.
- Шилова С. А. Пространственная и социальная организация земляных белок (р. *Spermophilus*, *Xerus*, *Sunomys*) как модель эколого-этологических исследований // Усп. Совр. Биол. 2000. Т. 120. № 6. С. 559–572.
- Aliperti J. R., Davis B. E., Fanguie N. A., Todgham A. E., Van Vuren D. H. Bridging animal personality with space use and resource use in a free-ranging population of an asocial ground squirrel // Anim. Behav. 2021. V. 180. P. 291–306.
- Armitage K. B. Individual differences in the behavior of juvenile yellow-bellied marmots // Behav. Ecol. Soc. 1986. V. 18. P. 419–424.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” J. Stat. Softw. 2015. V. 67. P. 1–48.
- Bell A. M., Hankison S. J., Laskowski K. L. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // Anim. Behav. 2009. V. 77. P. 771–783.
- Buchanan K., Burt de Perera T., Carere C., Carter T., Hailley A., Hubrecht R., Jennings D., Metcalfe N., Pitcher T., Peron F., Sneddon L., Sherwin C., Talling J., Thomas R., Thompson M. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching // Anim. Behav. 2012. V. 83. P. 301–309.
- Budaev S. V. Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis // Pers. Individ. Differ. 1999. V. 26. P. 801–813.
- Careau V., Montiglio P. O., Garant D., Pelletier F., Speakman J. R., Humphries M. M., Réale D. Energy expenditure and personality in wild chipmunks // Behav. Ecol. Soc. 2015. V. 69. P. 653–661.
- Chapple D. G., Simmonds S. M., Wong B. B. Can behavioural and personality traits influence the success of unintentional species introductions? // Trends Ecol. Evol. 2012. V. 27. P. 57–64.
- Clary D., Skyner L. J., Ryan C. P., Gardiner L. E., Anderson W. G., Hare J. F. Shyness–Boldness, but not Exploration, Predicts Glucocorticoid Stress Response in Richardson’s Ground Squirrels (*Urocitellus richardsonii*). // Ethology. 2014. V. 120. P. 1101–1109.
- Dammhahn M., Dingemanse N. J., Niemelä P. T., Réale D. Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history // Behav. Ecol. Soc. 2018. V. 72. P. 1–8
- Debecker S., Sanmartín-Villar I., de Guinea-Luengo M., Cordero-Rivera A., Stoks R. Integrating the pace-of-life

- syndrome across species, sexes and individuals: covariation of life history and personality under pesticide exposure // *J. Anim. Ecol.* 2016. V. 85. P. 726–738.
- Dobson F. S. Environmental influences on sciurid mating systems // *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels* / Eds Murie J. O., Michener G. R. Lincoln, L.: Univ. Nebraska Press. 1984. P. 227–249.
- Dosmann A. J., Brooks K. C., Mateo J. M. Within-individual correlations reveal link between a behavioral syndrome, condition, and cortisol in free-ranging Belding's ground squirrels. // *Ethology.* 2015a. V. 121. P. 125–134.
- Dosmann A. J., Brooks K. C., Mateo J. M. Evidence for a mechanism of phenotypic integration of behaviour and innate immunity in a wild rodent: implications for animal personality and ecological immunology // *Anim. Behav.* 2015b. V. 101. P. 179–189.
- Gosling S. D. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? // *Psychol. Bull.* 2001. V. 127. P. 45–86.
- Holekamp K. E. Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). // *Ecol. Monogr.* 1986. V. 56. P. 365–391.
- Hothorn T., Hornik K., van de Wiel M. A., Zeileis A. Implementing a class of permutation tests: The coin package // *Journal of Statistical Software.* 2008. V. 28 P. 1–23.
- Hurst-Hopf J. S., Monroy Montemayor M. P., Leonardi N. N., Nunes S. Juvenile social play predicts docility in Belding's ground squirrels // *Behav. Ecol. Soc.* 2023. V. 77. P. 62.
<https://doi.org/10.1007/s00265-023-03341-7>
- Marks K. A., Vizconde D. L., Gibson E. S., Rodriguez J. R., Nunes S. Play behavior and responses to novel situations in juvenile ground squirrels // *J. Mammal.* V. 2017. V. 98. P. 1202–1210.
- Martin J. G., Réale D. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus* // *Anim. Behav.* 2008. V. 75. P. 309–318.
- Mella V. S. A., Ward A. J. W., Banks P. B., McArthur C. Personality affects the foraging response of a mammalian herbivore to the dual costs of food and fear // *Oecologia.* 2015. V. 177. P. 293–303.
- Michener G. R. Age, sex and species differences in the annual cycles of Ground-Dwelling Squirrels: implications for sociality. // *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels* / Eds Murie J. O., Michener G. R. Lincoln, L.: Univ. Nebraska Press. 1984. P. 295–320.
- Montiglio P. O., Garant D., Pelletier F., Réale D. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus* // *Anim. Behav.* 2012. V. 84. P. 1071–1079.
- Ortiz-Jimenez C. A., Michelangeli M., Pendleton E., Sih A., Smith J. E. Behavioural correlations across multiple stages of the antipredator response: do animals that escape sooner hide longer? // *Anim. Behav.* 2022. V. 185. P. 175–184.
- Petelle M. B., Martin J. G., Blumstein D. T. Heritability and genetic correlations of personality traits in a wild population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) // *J. Evol. Biol.* 2015. V. 28. P. 1840–1848.
- Petelle M. B., McCoy D. E., Alejandro V., Martin J. G., Blumstein D. T. Development of boldness and docility in yellow-bellied marmots // *Anim. Behav.* 2013. V. 86. P. 1147–1154.
- Qu J., Fletcher Q. E., Réale D., Li W., Zhang Y. Independence between coping style and stress reactivity in plateau pika // *Physiol. Behav.* 2018. V. 197 P. 1–8.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. 2022. Available from: <https://www.R-project.org/>.
- Réale D, Gallant B Y, Leblanc M, Festa-Bianchet M. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history // *Anim. Behav.* 2000. V. 60. P. 589–97.
- Réale D., Garant D., Humphries M. M., Bergeron P., Careau V., Montiglio P. O. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 2010. V. 365. P. 4051–4063.
- Réale D., Reader S. M., Sol D., McDougall P. T., Dingemanse N. J. Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biol. Rev.* 2007. V. 82. P. 291–318.
- Sih A., Bell A. M., Johnson J. C., Ziemba R. E. Behavioral syndromes: an integrative overview // *Q. Rev. Biol.* 2004. V. 79. P. 241–277.
- Slabbert J. M., Odendaal J. S. J. Early prediction of adult police dog efficiency – A longitudinal study // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1999. V. 64. P. 269–288.
- Sousa N., Almeida O. F. X., Wotjak C. T. A hitchhiker's guide to behavioral analysis in laboratory rodents // *Genes Brain Behav.* 2006. V. 5. P. 5–24.
- Stankowich T., Blumstein D. T. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment // *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2005. V. 272. P. 2627–2634.
- Stoffel M. A., Nakagawa S., Schielzeth H. rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models // *Methods Ecol. Evol.* 2017. V. 8. P. 1639–1644.
- Thorington Jr. R. W., Koprowski J. L., Steele M. A., Whetton J. F. *Squirrels of the world.* JHU Press, Maryland. 2012. 472 p.
- Uher J. Comparative personality research: methodological approaches // *Eur. J. Pers.* 2008. V. 22. P. 427–455.
- Vasilieva N. A., Savinetskaya L. E., Tchabovsky A. V. Juvenile survival curves in a solitary ground squirrel with a prolonged hibernation: effects of individual characteristics, environment, and maternal investment. // *Current Zoology.* 2022.
<https://doi.org/10.1093/cz/zoac097>
- Vasilieva N. A., Tchabovsky A. V. A shortage of males causes female reproductive failure in yellow ground squirrels // *Science Advances.* 2015. V. 1. № 9. e1500401.
- Vasilieva N. A., Tchabovsky A. V. Timing is the only thing: Reproduction in female yellow ground squirrels

- (*Spermophilus fulvus*) // Can. J. Zool. 2014. V. 92. P. 737–747.
- Vasilieva N. A., Tchabovsky A. V. Early predictors of female lifetime reproductive success in a solitary hibernator: Evidence for “silver spoon” effect // Oecologia. 2020. V. 193. P. 77–87.
- Vonk J., Weiss A., Kuczaj S. A. (Eds). Personality in non-human animals. Berlin, Germany: Springer International Publishing. 2017. 326 p.
- Waterman J. M. Male mating strategies in rodents // Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective / Eds Sherman P. W., Wolff J. O. Chicago: Univ. Chicago Press. 2007. P. 27–41.
- Weiss A. Personality traits: A view from the animal kingdom. J. Personality // 2018. V. 86. P. 12–22.
- Wolf M., van Doorn G. S., Leimar O. Weissing F. J. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities // Nature. 2007. V. 447. P. 581–584.

Measuring Docility, Boldness, and Exploration in the Free-Living Yellow Ground Squirrel *Spermophilus fulvus* Licht. (Sciuridae)

© 2024 N. A. Vasilieva^{a,*}, M. O. Markina^b, and N. S. Vasiliev^{a,b}

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^bFaculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: ninavasilieva@gmail.com

Studying intraspecific variation in animal behavior is one of the key trends in recent biology. Comparative behavioral studies of different species require developing an adequate methodology for every new species. We performed three types of behavioral tests with juveniles of the yellow ground squirrel, a large hibernating rodent. Docility tests with an estimation of the time and intensity of the animal locomotor activity in a bag showed low repeatability and appeared to be inappropriate for this species since most of the pups demonstrated freezing behavior. Boldness tests with an action camera installed near the squirrel's burrow were more promising, but the juveniles still did not emerge aboveground for a long time after they escaped to their burrows, remained vigilant, and did not explore the new object. Test results indicate that yellow ground squirrels are very shy and cautious, which may be a persistent behavioral trait of this species.

Keywords: behavioral tests, juvenile behavior, ground squirrels, yellow ground squirrel