

На правах рукописи

ЛЕВЕНЕЦ
Ян Владимирович

**ОЦЕНКА ИЗМЕНЧИВОСТИ И СЛОЖНОСТИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ
СТЕРЕОТИПОВ НА ПРИМЕРЕ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2017

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук

Научный руководитель: **Резникова Жанна Ильинична**,
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Громов Владимир Степанович**,
доктор биологических наук,
ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова Российской академии наук,
ведущий научный сотрудник

Кудрявцева Наталия Николаевна,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр
Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук»,
заведующий сектором

Ведущая организация: ФГБОУВО «Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова»

Защита состоится «__» _____ 2017 г. в ___ часов на заседании
диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии
животных СО РАН по адресу: 630 091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Факс:
+7 (383) 2170 973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Института
систематики и экологии животных СО РАН и на сайте www.eco.nsc.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая Людмила
Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. В поведении животных большую роль играют видотипические стереотипы, в различной степени основанные на процессах созревания генетически обусловленных программ и на приобретении индивидуального и социального опыта (Зорина, Полетаева, Резникова, 2013). К. Лоренц (Lorenz, 1932) впервые выделил видоспецифические модели поведения у птиц. Понятие о видотипическом стереотипе поведения было введено А.Н. Промптовым (1940), также на примере птиц. Облигатные стереотипы поведения, такие, как брачные ритуалы, криптические реакции, захват добычи у специализированных хищников, подвержены жесткому давлению отбора и мало изменчивы. Сравнительное исследование факультативных стереотипов, подверженных изменчивости, позволяет развить представления о путях адаптации поведения (Reznikova, 2007).

Количественное сравнение поведенческих стереотипов может быть основано на степени их «сложности». Понятие «сложность поведения» до сих пор носило интуитивный характер и применялось, главным образом, к описанию когнитивной деятельности животных. До сих пор не предпринималось попыток достичь объективной оценки сложности поведенческих стереотипов. В данной работе используется новый подход к оценке сложности поведения, основанный на анализе этограмм как биологических «текстов» с помощью сжатия символьных последовательностей архиваторами (Ryabko et al., 2013). Необходимость в появлении нового метода была вызвана тем, что исследователи часто сталкиваются с необходимостью оценить характеристики «текста» на основе небольшого числа параметров. Один из наиболее популярных подходов заключается в описании последовательностей на основе стохастических процессов, в частности, с применением Марковских цепей (обзор: Kerzhenbaum et al., 2014). Однако эти методы не дают возможности тестирования гипотез с помощью математической статистики, тогда как метод, предложенный Б.Я. Рябко (Ryabko et al., 2013), сочетает идеи Колмогоровской сложности (Колмогоров, 1965) и классический фишеровский подход к тестированию гипотез (Fisher, 1956).

Грызуны обладают изменчивым и разнообразным поведением, что делает их незаменимым объектом для решения многих проблем поведенческой и эволюционной экологии, этологии и общей зоологии, а также модельными организмами физиологических и генетических исследований (Агулова и др., 2008; Большакова и др., 2009, 2011; Громов, 2008, 2013; Жигарев, 2004, 2005;

Котенкова, Мальцев, 2010; Кудрявцева и др., 2014; Перепелкина и др., 2015; Полетаева и др., 2016; Потапов и др., 2010, 2012; Роговин, Мошкин, 2007; Суров, 2006; Феоктистова, 2008; Чабовский, 2005; Шилова, Чабовский, Попов, 2006). Охотничье поведение грызунов может служить хорошей моделью для сравнительной оценки сложности и изменчивости факультативных поведенческих стереотипов и, в конечном итоге, для понимания эволюции хищничества в этой обширной и разнообразной группе видов. Среди грызунов есть специализированные хищники, такие, как кузнечиковые хомячки рода *Onychomys*, обладающие облигатным охотничьим стереотипом (Baхter, 1979; Langley, 1994) и рядом морфологических и физиологических адаптаций к хищничеству (Sarko et al., 2011). Охотничье поведение у эврифагов, проявляющееся факультативно, исследовано, главным образом, на серых крысах (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) (Reboucas, Schmidek, 1997; Comoli et al., 2005) и сирийских хомячках (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) (Polsky, 1977a). У зерноядных и зеленоядных грызунов реакции на потенциальную добычу практически не изучены. Лишь недавно было обнаружено охотничье поведение у полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (Pantelееva et al., 2013) и рыжих полевок (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) (Sadowska et al., 2008; Konczal et al., 2016). Эффективный охотничий стереотип, проявляющийся у полевых мышей по принципу «все и сразу», для семейства Muridae был описан впервые (Пантелеева и др., 2011). До сих пор отмечались только проявления «хищнической агрессии» по отношению к насекомым у линий домовых мыши (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) (обзор: Gammie, 2003). Сравнения реакций на добычу у грызунов и насекомоядных, также обладающих сложным и изменчивым поведением (Щипанов и др., 1998, 2008; Shchirpanov et al., 2005), насколько нам известно, до сих пор не проводилось. Формирование охотничьего стереотипа в онтогенезе детально рассматривалось ранее только у хищных кузнечиковых хомячков и эврифага сирийского хомячка (Polsky, 1977a; Langley, 1994). Вопрос о возможном расширении адаптивного потенциала у зерноядных и растительноядных видов грызунов за счет способности переключения на животную пищу до сих пор не исследовался.

Цель и задачи. Цель работы – выявить и оценить изменчивость и сложность стереотипов охотничьего поведения мелких млекопитающих с разными типами питания и выявить тенденции поведенческих адаптаций к хищничеству у грызунов.

Поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить реакции на подвижных насекомых у видов грызунов с разными типами питания: зерноядных полевой мыши (*Ap. agrarius*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), зеленоядных узкочерепной

(*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779), плоскочерепной (*Alticola strelzovi* Kastschenko, 1899) и тувинской (*A. tuvinicus* Ognev, 1950) полевок, всеядных хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) и серой крысы (*R. norvegicus*).

2. Сравнить эффективность охоты и изменчивость стереотипов охотничьего поведения у грызунов с разными типами питания и у насекомоядного вида обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758).
3. С помощью нового метода, основанного на сжатии последовательностей архиваторами, провести сравнительный анализ сложности факультативных и облигатных стереотипов охотничьего поведения у мелких млекопитающих.
4. На примере серой крысы, сочетая депривационный эксперимент с математическим анализом этограмм, оценить вклад врожденного поведения и индивидуального опыта в формирование факультативного охотничьего стереотипа.

Научная новизна работы. Впервые детально описан стереотип охотничьего поведения для семи видов мышевидных грызунов с разными типами питания; из них для трех видов реакции на подвижную добычу ранее не исследовались. Выявлена существенная межвидовая и внутривидовая вариабельность проявления факультативного охотничьего поведения у грызунов, и в то же время показана универсальность структуры охотничьего стереотипа у разных видов. Впервые применена формализованная оценка сложности символьных последовательностей к анализу этограмм как «биологических текстов». Это позволило показать, что эврифаги, зерноядные и зеленоядные грызуны обладают столь же структурированным, высоко стереотипным и лаконичным охотничьим поведением, что и специализированный насекомоядный вид – обыкновенная бурозубка. Наиболее сложное и наименее специализированное поведение выявлено у серой крысы, которую можно охарактеризовать как хищника-генералиста.

Для крыс, полевых мышей, хомячков Кэмпбелла и двух видов скальных полевок продемонстрировано проявление охотничьего стереотипа у наивных (не имеющих контактов с добычей) особей по принципу «все и сразу», что говорит о его врожденном характере. На примере серой крысы показано, что схемы стереотипов у молодых и зрелых особей не различаются, но с возрастом поведение становится более лаконичным за счет совершенствования отдельных элементов поведения и связей между ними. На основании различий в характере охотничьих атак у разных видов высказаны предположения о сравнительной филогенетической «продвинутой» реакции на добычу у разных видов мелких млекопитающих. В целом показано, что охотничье поведение всех

исследованных видов грызунов обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Теоретическая и практическая значимость работы. В работе впервые применен к анализу поведения грызунов новый метод оценки сложности символьных последовательностей (Ryabko et al., 2013), который позволил оценить степень специализации охотничьего стереотипа у разных видов и выявить специфику его развития в онтогенезе. Валидизация этого метода имеет значительное теоретическое и практическое значение для зоологических, этологических и эволюционных исследований и для формирования общего методического подхода в этологии и психологии. В статьях, опубликованных в журнале «Экспериментальная психология», предлагается использовать метод оценки сложности для разграничения между стереотипами в нормальном поведении и «стереотипиями», характеризующими расстройства в поведении человека и животных. В работе продемонстрирована возможность объективного количественного сравнительного анализа поведения при решении самых разных задач, от филогенетического сравнения видов до изучения онтогенетического развития стереотипов.

Полученные данные демонстрируют существенную межвидовую и внутривидовую изменчивость охотничьего поведения и в то же время универсальность схемы охотничьего стереотипа у грызунов. Выявлена специфика факультативного охотничьего поведения зерноядных, зеленоядных и эврифагов по сравнению с облигатными стереотипами насекомоядных и специализированных хищных грызунов. Результаты работы, таким образом, обогащают представления об адаптивном значении охотничьего поведения у грызунов с разными типами питания и позволяют расширить поиск эволюционных истоков хищничества у мелких млекопитающих. В практическом плане полученные представления об адаптивном потенциале зерноядных и зеленоядных грызунов могут быть полезны при прогнозировании всплесков численности этих животных, а также устойчивости их популяций к антропогенным воздействиям и к изменениям климата. Результаты, полученные в диссертационном исследовании, могут быть использованы в лекционных курсах по териологии, экологии, общей зоологии, этологии и психологии.

Положения, выносимые на защиту:

1. У восьми видов мелких млекопитающих с различными типами питания выявлены стереотипные последовательности охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым). Охотничьи стереотипы у исследованных видов грызунов проявляются факультативно и характеризуются существенной межвидовой и внутривидовой изменчивостью. Для пяти видов

грызунов описана тактика охоты: полевая мышь и узкочерепная полевка умерщвляют добычу серией быстрых укусов, так же, как это делает насекомоядный вид обыкновенная бурозубка; хомячки Кэмпбелла обездвиживают насекомое, откусывая у него конечности; процесс охоты серых крыс наименее специализирован и заключается в захвате и поедании добычи живьем.

2. Частота проявления и результативность охотничьего поведения у разных видов существенно не различаются, за исключением узкочерепной полевки, у которой оба этих показателя самые низкие. Структура охотничьего стереотипа оказалась универсальной у всех исследованных видов грызунов, независимо от их пищевой специализации. Оценка сложности этограмм показала, что эврифаги – хомячки Кэмпбелла, зерноядные полевые мыши и зеленоядные узкочерепные полевки демонстрируют столь же структурированное, высоко стереотипное и лаконичное охотничье поведение, что и специализированный насекомоядный вид – обыкновенная бурозубка. Наиболее сложное и изменчивое поведение демонстрирует серая крыса, что характеризует ее как хищника-генералиста.

3. Характер охотничьих атак у грызунов и насекомоядных различен: грызуны после захвата добычи зубами осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы, что считается более примитивным в филогенетическом плане охотничьим поведением. Поскольку у исследованных видов грызунов, за исключением хомячка Кэмпбелла, захват лапами следует после захвата зубами, охотничий стереотип у них можно считать более примитивным, чем у специализированных хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys*. Хомячки Кэмпбелла могли начать атаку с захвата как зубами, так и лапами, что характеризует их охотничье поведение как наиболее «продвинутое» среди исследованных видов.

4. Проявление охотничьего стереотипа по принципу «все и сразу» у разных видов говорит о его врожденном характере. На примере серой крысы показано, что схемы стереотипов у молодых и зрелых особей не различаются, но с возрастом поведение становится более лаконичным и менее сложным за счет совершенствования отдельных элементов поведения и связей между ними.

5. Охотничье поведение исследованных видов зерноядных и зеленоядных грызунов обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Степень достоверности результатов и апробация работы. Используемая для проведения исследований методическая база соответствует

поставленным задачам. Для статистической обработки полученного материала применены корректные статистические методы анализа.

Материалы и основные положения диссертации были представлены на Всероссийской конференции молодых ученых «Экология. Генетика. Эволюция» (Екатеринбург, 2015); IV Всероссийской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях» (Нижний Новгород, 2015); Всероссийской конференции с международным участием «Биогеосистемная экология и эволюционная биогеография» (Новосибирск, 2015); Международной конференции «Behaviour 2015» (Австралия, Кэрнс, 2015). Международной конференции «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2016).

Публикации. По результатам исследования опубликовано 9 работ, в том числе 4 статьи в журналах из перечня ВАК (из них 2 по специальности «Зоология»).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Материал изложен на 150 страницах. Работа содержит 33 рисунка (из них 7 в приложении), 13 таблиц (из них 7 в приложении). Список литературы включает 219 источников.

Благодарности. Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (14-14-00603), программы «Живая природа» Президиума РАН, проекта партнерских фундаментальных исследований № 63, Интеграционного проекта СО РАН № 21. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Ж.И. Резниковой за руководство научной работой, а также к.б.н. С.Н. Пантелеевой и всему коллективу лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН за помощь и поддержку. Автор сердечно благодарит д.б.н. Ю.Н. Литвинова, к.б.н. П.А. Задубровского и д.б.н. Е.А. Новикова за плодотворное обсуждение работы. Автор признателен к.б.н. О.Б. Выгоняйловой, к.б.н. В.В. Панову, к.б.н. П.А. Задубровскому за помощь в отлове мелких млекопитающих, М.В. Новикову и Д.А. Реусову за создание вспомогательных компьютерных программ, сотрудникам лаборатории экологии сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН за возможность работы со скальными полевками. Особую благодарность автор выражает своим родным и близким за поддержку.

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ОХОТНИЧЬЕ ПОВЕДЕНИЕ ГРЫЗУНОВ

В главе рассмотрены общие вопросы, касающиеся проявления охотничьего поведения и питания грызунов животной пищей. Затронута проблема

возникновения и эволюции охотничьего поведения в отряде грызунов. Описаны универсальные морфологические, физиологические, поведенческие изменения и адаптации, позволяющие грызунам вести хищнический образ жизни. Рассмотрены особенности онтогенеза охотничьего стереотипа у грызунов. Представлен краткий обзор основных методов, применяемых при анализе этограмм и оценке связанности элементов поведения.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общие сведения о материале. Исследования проводились в лаборатории. Были использованы семь видов мышевидных грызунов: серая крыса *R. norvegicus*, полевая мышь *Ap. agrarius*, малая лесная мышь *S. uralensis*, узкочерепная полевка *L. gregalis*, плоскочерепная полевка *A. strelzowi*, тувинская полевка *A. tuvinicus* и хомячок Кэмпбелла *P. campbelli*. В качестве эталона для сравнения охотничьего поведения выбран насекомоядный вид – обыкновенная бурозубка *S. araneus*. Отловы полевых мышей проводились на территории Приобской лесостепной провинции в 30 км от г. Новосибирска. Отловы малых лесных мышей и узкочерепных полевок проводились на территории Карасукского стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, западнее г. Карасука Новосибирской области. Обыкновенные бурозубки отлавливались в тех же районах. Плоскочерепные и тувинские полевки отловлены сотрудниками лаборатории экологии сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН на территории Юго-Восточного Алтая (хребет Сайлюгем; р-н р. Баян-Чаган, Кош-Агачский р-н, Республика Алтай); Западной Тувы (районы рек Каргы и Моген-Бурен). Общие сведения о материале представлены таблице 1.

Таблица 1 – Общие сведения о материале.

№ п/п	Вид	Отловлены	Рождены в виварии	Всего животных	Всего тестов	Всего часов наблюдений
1	Серая крыса	0	♂77 / 85♀	162	219	40,5
2	Полевая мышь	♂15 / 9♀	♂3 / 6♀	33	51	26,3
3	Малая лесная мышь	♂5 / 2♀	0	7	7	1,2
4	Узкочерепная полевка	♂30 / 29♀	0	59	166	52,9
5	Плоскочерепная полевка	♂5 / 1♀	♂11 / 3♀	20	20	5,5
6	Тувинская полевка	♂3 / 1♀	♂6 / 6♀	16	16	4,1
7	Хомячок Кэмпбелла	0	♂11 / 8♀	19	133	23,6
8	Обыкновенная бурозубка	♂5 / 11♀	0	16	36	8,8
Итого:				332	648	162,9

Содержание животных в лаборатории и процедура тестирования. Все животные содержались в индивидуальных клетках (40×30×20 см), кроме серых крыс, которые содержались по 2-4 особи в клетках (40×30×60 см). В виварии соблюдался 16:8 часовой световой цикл. Все животные имели постоянный доступ к воде и пище.

Для наблюдения и видеозаписи охотничьего поведения животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену размером 45×45×50 см для взрослых крыс и скальных полевок, 30×30×35 см для крысят и остальных видов. После пятиминутной передержки в арену помещали добычу: в одних тестах подвижную добычу (имаго мраморного таракана *Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789), в других – малоподвижную (личинки старших возрастов большого мучного хрущака *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758). Эти насекомые традиционно используются в исследованиях охотничьего поведения грызунов. Добыча в экспериментах была выравнена по размерам. Тем особям, которые охотились при первом предъявлении подвижного насекомого, последовательно предлагали еще до трех единиц добычи. Наблюдения длились до завершения поедания жертвы, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, прекращались через 10 мин.

Полевых мышей (n=26) и обыкновенных бурозубок (n=11) тестировали по 2 раза, узкочерепных полевок (n=34) – 3, а хомячков Кэмпбелла (n=19) – 7 раз, остальные виды тестировали 1 раз. Различное количество тестов для разных видов обусловлено тем, что для сравнения сложности этограмм необходимо получить сопоставимое количество поведенческих последовательностей, а исследуемые виды различались степенью проявления охотничьего поведения. Остальные характеристики охотничьего поведения у всех видов оценивались по первому тесту. У скальных полевок и малой лесной мыши, вследствие малых выборок, исследовались только репертуар и результативность охотничьего поведения.

Получение поведенческих последовательностей. Обработка видеозаписей проводилась в программе The Observer XT 10.1 (Noldus Information Technology), которая позволяет преобразовывать поведение в последовательность из символов. В результате получают поведенческие последовательности, такие, как, например, QWEWE: преследование добычи бегом (Q), укус (W), захват лапами (E), укус (W), захват лапами (E). Для анализа отбирались только случаи успешной охоты, закончившейся поимкой и поеданием добычи. Началом охоты считалось активное взаимодействие с добычей (преследование с последующим укусом или захватом лапами), окончанием – последний элемент поведения перед поеданием добычи, например, укус (W), захват лапами (E) или перехват добычи (R). Полученные поведенческие последовательности переносились через пробел в «суммарные» текстовые файлы в формате (.txt), объединяющие стереотипы одного вида.

Исследование структуры и организации охотничьего стереотипа. В «суммарных» текстовых файлах, содержащих охотничьи стереотипы отдельно для каждого вида, подсчитывалось количество элементов поведения,

рассчитывались их доли, длины отдельных охотничьих стереотипов и скорость охоты (количество совершаемых элементов поведения в единицу времени).

С помощью специальной программы для «суммарного» файла строилась матрица вероятностей перехода от одного элемента поведения к другому (Марковская цепь первого порядка). На основании полученных матриц были построены схемы охотничьих стереотипов, в которых показан порядок совершения элементов поведения и вероятность перехода от одного элемента к другому.

Сравнительное исследование сложности охотничьих стереотипов.

Сложность охотничьих стереотипов оценивалась с помощью метода анализа символьных последовательностей, основанного на сжатии данных архиваторами (Ryabko et al., 2013). Статистически проверяется гипотеза H_0 (последовательности порождаются одним источником) против гипотезы H_1 (последовательности порождаются разными источниками, имеющими разную Колмогоровскую сложность). Практически это можно сделать следующим образом: 1) из последовательностей, которые нужно сравнить, выбираются фрагменты $(x_1...x_t)$ одинаковой длины t так, чтобы к получившимся выборкам можно было применить критерий Манна-Уитни (в каждой из выборок должно быть не менее трех значений признака, в выборочных данных не должно быть совпадающих значений или таких совпадений должно быть очень мало); 2) сложность каждого фрагмента определяется как $K(x_1...x_t) = |\phi(x_1...x_t)| / t$, где ϕ – архиватор, а $|\phi(x_1...x_t)|$ – длина сжатого архиватором фрагмента последовательности; 3) с помощью критерия Манна-Уитни проверяется гипотеза H_0 (между уровнем сложности в рассматриваемых выборках нет существенного различия), против гипотезы H_1 (уровень сложности в рассматриваемых выборках существенно различается).

С помощью специальной программы из «суммарных» файлов случайным образом вырезались последовательности, которые переносили в отдельные текстовые файлы заданного объема (например, 200 байт). Полученные три или более, для каждого отдельного вида, текстовых файла одинакового объема, состоящие из случайного набора поведенческих последовательностей, архивировались при помощи программы 7-zip, метода сжатия BZip2 в архив в формате (.bz2). После чего рассчитывалась степень сжатия файла – отношение объема полученного архива к объему исходного текстового файла. Различия в степени сжатия файлов отражают различия в сложности записанных в них поведенческих последовательностей. Чем меньше степень сжатия, тем выше стереотипность поведенческих последовательностей записанных в файле, и наоборот, чем хуже сжимается файл, тем выше их сложность.

ГЛАВА 3. РЕАКЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПОДВИЖНЫХ НАСЕКОМЫХ

При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение продемонстрировали 67,9% (55 из 81) взрослых особей серой крысы, 65,4% (17 из 26) полевых мышей, 28,6% (2 из 7) малых лесных мышей, 18,5% (9 из 46) узкочерепных полевок, 70% (14 из 20) плоскочерепных полевок, 75% (12 из 16) тувинских полевок, 36,8% (7 из 19) хомячков Кэмпбелла и 100% обыкновенных бурозубок (n=11).

Таким образом, в отличие от насекомоядного вида с облигатным проявлением охотничьего поведения, у исследованных грызунов охотничье поведение проявлялось факультативно. Во всех случаях у «наивных» грызунов проявление успешного охотничьего поведения не требовало предварительного опыта, что указывает на его врожденный характер. Отметим, что узкочерепные полевки были отловлены в естественных условиях и могли иметь опыт охоты.

Межполовых различий в долях охотившихся и неохотившихся особей, а также результативности охоты не выявлено (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p > 0,05$ для всех случаев). Доля успешных охот оказалась наименьшей у узкочерепных полевок, при этом все остальные виды грызунов демонстрировали такой же высокий уровень успешности охоты, что и обыкновенные бурозубки (рисунок 1). Отметим, что для малоизученных зеленоядных видов скальных полевок охотничье поведение (и притом высокоэффективное) выявлено впервые.

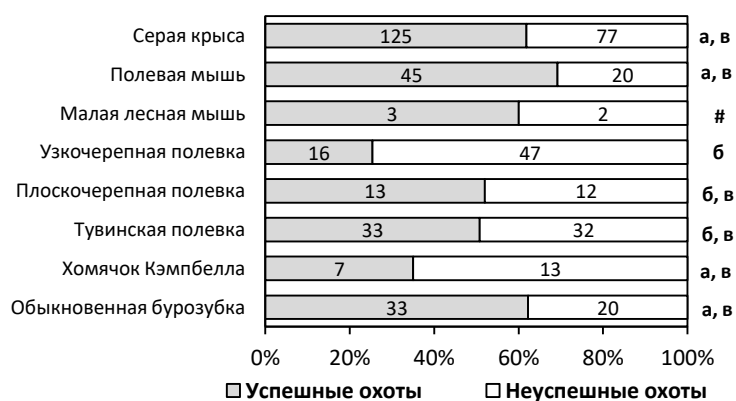


Рисунок 1 – Соотношение успешных и неуспешных актов охоты у исследованных видов в первом тесте. Цифрами обозначены количества особей. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,001$). # – статистических сравнений не проводилось.

ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТНИЧЬЕГО СТЕРЕОТИПА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сравнительный анализ охотничьего поведения мелких млекопитающих

У всех исследованных видов в сумме было выделено 19 элементов охотничьего поведения, которые разделили на 3 типа:

1. «Ключевые элементы» – без которых совершение стереотипа невозможно. К ним относятся элементы поведения: «укус» (W), «захват добычи

лапами» (E) (только у грызунов), которые встречались в 100% охотничьих стереотипов. Охота на подвижную добычу включает различные активные формы преследования, поэтому элементы поведения «преследование добычи спокойным шагом (S) или бегом (Q)» также были отнесены к ключевым элементам.

2. «Дополнительные элементы» – «приготовления» к охоте и поеданию добычи, присутствовали не во всех стереотипах. К ним относятся следующие элементы поведения: «принюхивание» (D), «перехват добычи» (R) (только у грызунов), «придерживание добычи одной (N) или двумя лапами (M)» (только у бурозубки), «перенос добычи в зубах» (G) и «откусывание конечностей добычи» (H). Элементы «перехват», «придерживание добычи одной или двумя лапами» и «откусывание конечностей добычи» относятся к обработке добычи – специфической форме поведения хищника позволяющей быстрее приступить к поеданию добычи.

3. «Шумовые элементы» – не влияющие на совершение стереотипа: «замирание» (C), «поворот корпуса на 90°» (V), «разворот корпуса на 180°» (B), «поворот головы» (F), «стойка с поддержкой» (Y), «стойка» (I), «движение назад» (U), «прыжок» (J) и «чистка» (X).

Для сравнения стереотипов поведения использовали «суммарные» текстовые файлы, в которых были записаны все полученные поведенческие последовательности стереотипов охоты на подвижную добычу: 61 охотничий стереотип у обыкновенной бурозубки (объем файла 1736 байт), 125 – у серой крысы (2867 байт), 83 – у полевой мыши (3343 байт), 34 – у узкочерепной полевки (1086 байт) и 43 – у хомячка Кэмпбелла (1716 байт).

Самые низкие доли ключевых элементов поведения и высокие доли дополнительных и шумовых элементов выявлены у серых крыс и обыкновенных бурозубок (рисунок 2). Наибольшая доля ключевых элементов поведения зафиксирована в охотничьем стереотипе полевых мышей.

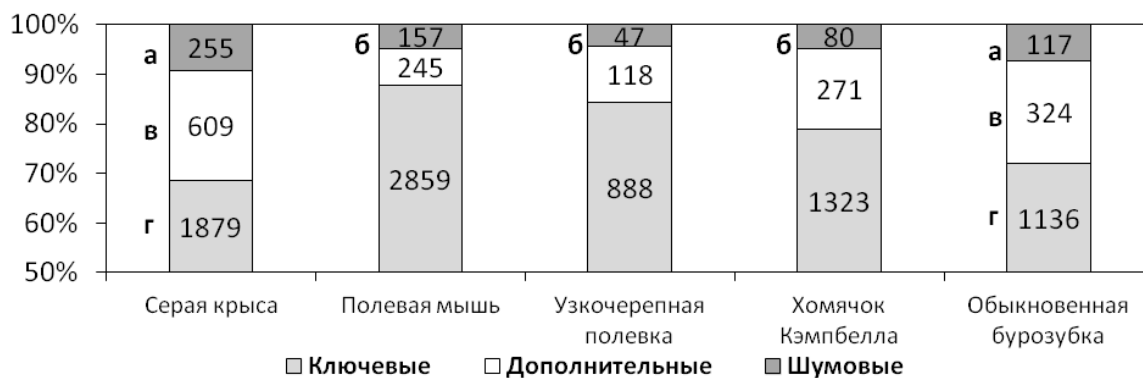


Рисунок 2 – Доля различных типов элементов поведения в охотничьих стереотипах. Все различия между однотипными группами элементов у разных видов, кроме данных отмеченных буквами **а**, **б**, **в** и **г**, значимы (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,001$).

При дальнейшем количественном анализе учитывались те элементы поведения, доля которых хотя бы у одного из видов была равна или превышала 10%: укус (W), откусывание конечностей добычи (H), а также захват добычи лапами (E) и перехват добычи (R), встречавшиеся только у грызунов.

Наименьшее количество элементов поведения «укус» отмечено в стереотипах крыс, а наибольшее – в стереотипах полевых мышей и бурозубок (рисунок 3). Хомячки чаще, чем другие исследованные виды, хватали добычу лапами и откусывали ее конечности. Серые крысы чаще, чем другие грызуны, перехватывали добычу лапами.



Рисунок 3 – Количество различных элементов поведения в одном охотничьем стереотипе. Указанны некоторые наиболее важные различия, данные, отмеченные буквами а, б, в и г, достоверно различаются (*H*-тест с поправкой Бонферрони, $p < 0,001$).

Вся совокупность элементов поведения «укус» была разделена на 3 группы: одиночные, двойные (два последовательно совершаемых «укуса») и множественные (3 и более «укусов» подряд) (рисунок 4).

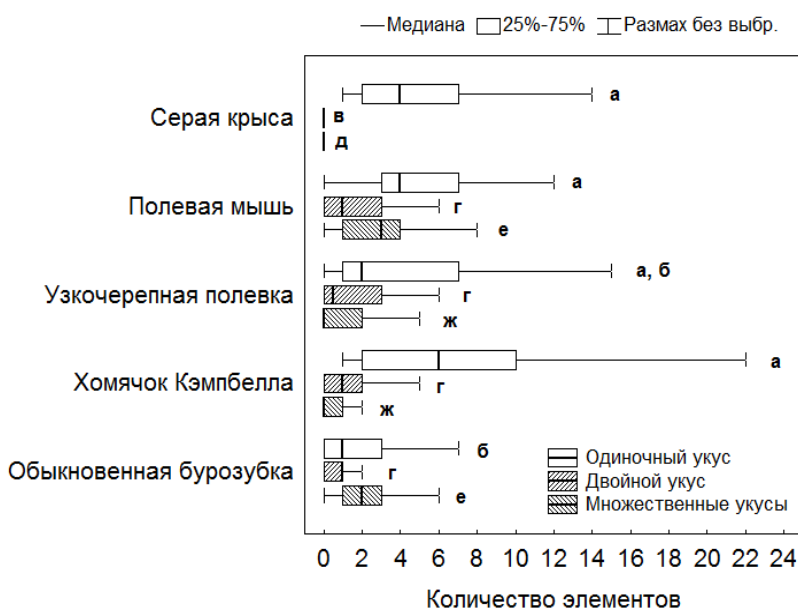


Рисунок 4 – Количество одиночных, двойных и множественных укусов в одном охотничьем стереотипе. Данные, отмеченные буквами (одиночные укусы: а, б; двойные укусы: в, г; множественные укусы: д, е, ж), достоверно различаются (*H*-тест с поправкой Бонферрони, $p < 0,001$).

Количество одиночных укусов у разных видов грызунов (за исключением узкочерепной полевки) не различалось, и было выше, чем у бурозубок. Для серых крыс характерны практически только одиночные укусы, в то время как у

полевых мышей, узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла в значительной мере присутствовали все три типа укусов. Различий в количестве двойных укусов между мышами, полевками, хомячками и буроzubками не выявлено, однако среди перечисленных видов хомячки и полевки демонстрируют самый низкий уровень содержания в стереотипе множественных укусов.

Схемы стереотипа охоты на подвижную и малоподвижную добычу

У всех исследованных видов охотничий стереотип, как правило, начинался с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), в редких случаях, когда добыча сама приближалась слишком близко, охотничий стереотип мог начинаться без фазы преследования. Затем могло следовать принюхивание (D). Далее, у серых крыс, полевых мышей и узкочерепных полевок захват добычи в основном происходил зубами – «укус» (один или несколько подряд) (W). У хомячков Кэмпбелла с большей вероятностью следовал захват зубами – «укус» (W), или захват добычи лапами (E) (с меньшей вероятностью). В отличие от хомячков, попытки начать атаку с захвата лапами у других исследованных видов грызунов были крайне редки и притом, как правило, безуспешны. С этого момента схемы стереотипов грызунов и обыкновенной буроzubки расходятся. После «укуса» грызуны захватывают добычу обеими передними конечностями (E) для поедания. У буроzubок этот элемент поведения отсутствует, они изредка одной (N) или двумя (M) передними конечностями прижимают добычу ко дну арены, продолжая наносить ей укусы. В охотничьих стереотипах серых крыс после захвата добычи лапами чаще встречались перехваты (R) – манипуляции с удерживаемой в лапах добычей (повороты, перевороты). Очень редко такое поведение наблюдалось у узкочерепных полевок и не наблюдалось у обыкновенных буроzubок. В дальнейшем все исследованные виды могли откусывать конечности добычи (H). У хомячков подобный акт мог предшествовать перехватам добычи и начинаться сразу после поимки добычи передними лапами. Схемы стереотипов представлены на рисунке 5.

Существенное различие между охотой грызунов и буроzubки состоит в том, что грызуны используют передние конечности для захвата добычи, а буроzubки используют только зубы. Буроzubки атакуют подвижную добычу только быстрыми укусами, что считается более примитивной чертой по сравнению с захватом лапами – относительно недавним достижением в филогенезе (Eisenberg, Leyhausen, 1972).

Отметим, что отношение размеров хищника к размеру добычи было максимальным для серой крысы. Однако, у взрослых крыс и ювенильных особей, размеры которых сопоставимы с размерами других исследованных видов грызунов, тактики охоты не различались (подробно в главе 6).

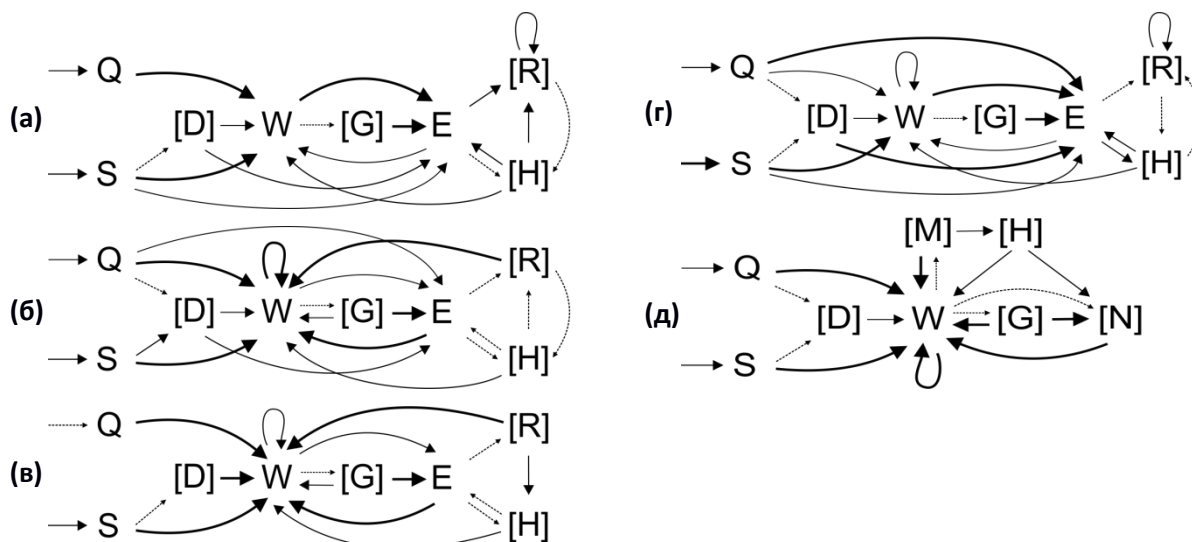


Рисунок 5 – Схемы охотничьих стереотипов по отношению к подвижной добыче: (а) серой крысы, (б) полевой мыши, (в) узкочерепной полевки, (г) хомячка Кэмпбелла, (д) обыкновенной бурозубки. На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ($p < 0,2$). Простой черной линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами поведения ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы поведения.

Таким образом, взаимодействие с подвижной добычей включало все компоненты стереотипного охотничьего поведения: ориентацию в направлении добычи, сближение, нападение, обработку (обездвиживание и перехватывание добычи), умерщвление и поедание (Саго, 1980).

Взаимодействуя с малоподвижной добычей, животные демонстрировали меньше поведенческих элементов и переходили к поеданию без обработки и умерщвления. Грызуны приближались к такой добыче спокойным шагом (S), кусали ее (W), захватывали лапами (E) и поедали. Обыкновенные бурозубки после сближения спокойным шагом (S) сразу переходили к поеданию.

Сравнение тактик охоты у разных видов

Тактики охоты оказались сходными у полевой мыши, узкочерепной полевки и обыкновенной бурозубки: быстрое повреждение добычи продолжительной серией укусов. Элемент поведения «укус» в стереотипах этих видов оказывается наиболее связанным с другими элементами поведения и обладает высокой циклической повторяемостью. Тактика серых крыс заключается в захвате добычи зубами и затем лапами, манипуляциях с ней и поедании живьем. Хомячки Кэмпбелла после поимки добычи обездвиживают насекомое, откусывая у него все конечности. Примечательным является начало атаки. На примере кузнечикового хомячка было показано, что начало атаки с захвата добычи лапами является одним из показателей хищнической

специализации и, соответственно, эволюционной продвинутой охотничьего поведения (Langley, 1994). В наших экспериментах крысы, мыши и полевки чаще всего начинали атаку с захвата насекомого зубами («укуса»), а затем хватали его лапами. Хомячки Кэмпбелла могли начать атаку как с укуса, так и с захвата лапами, что характеризует их охотничий стереотип как наиболее прогрессивный среди исследованных грызунов. Бурозубки атаковали добычу только с помощью зубов.

Обыкновенные бурозубки охотились с большей скоростью, чем грызуны (рисунок 6). Естественно, бурозубка является эффективным хищником, способным быстро умертвить добычу. Среди грызунов наибольшая скорость охоты наблюдалась у полевой мыши и узкочерепной полевки, а наименьшая – у серой крысы. У хомячка Кэмпбелла скорость охоты невысока, возможно, потому, что его тактика обездвиживания жертвы (откусывание конечностей добычи) не требует быстроты реакции.

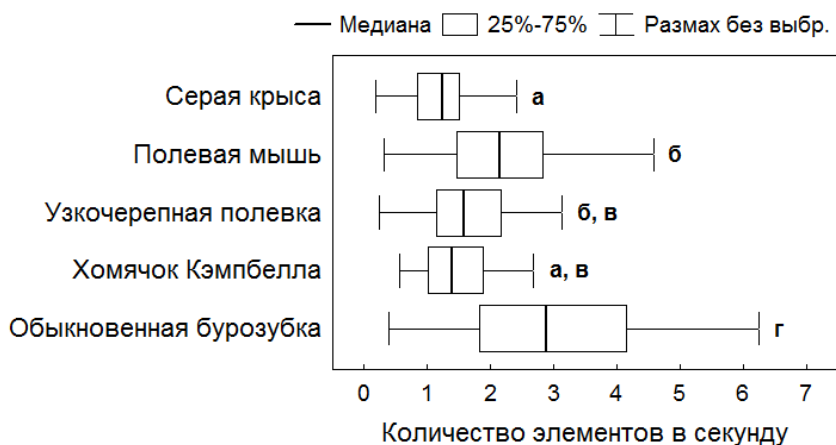


Рисунок 6 – Количество элементов поведения в секунду в охотничьих стереотипах (скорость охоты). Данные, отмеченные буквами а, б, в и г, достоверно различаются (*H*-test с поправкой Бонферрони, $p < 0,005$).

ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНОСТИ ОХОТНИЧЬИХ СТЕРЕОТИПОВ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Из «суммарных» файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьих стереотипов 5 видов (серая крыса, полевая мышь, узкочерепная полевка, хомячок Кэмпбелла и обыкновенная бурозубка), генерировались текстовые файлы заданного объема. Получено 3 текстовых файла объемом 300 байт, содержащих охотничьи стереотипы узкочерепных полевок и по 5 файлов для каждого из остальных видов, а также по 5 текстовых файлов объемом 200 байт для крыс, мышей, хомячков и бурозубок и 4 текстовых файла для полевок. Текстовые файлы объемом 200 и 300 байт, содержащие охотничьи стереотипы крыс сжимались хуже, чем у других исследованных видов, т.е. обладали большей сложностью (критерий Манна-Уитни, $p < 0,01$). Степени сжатия файлов с охотничьими стереотипами полевой мыши, узкочерепной полевки, хомячка Кэмпбелла и обыкновенной бурозубки достоверно не различались (рисунок 8).

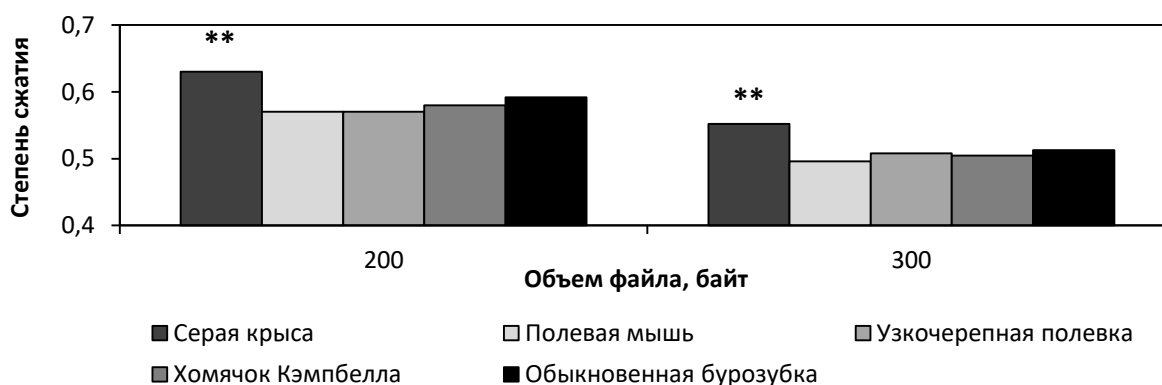


Рисунок 8 – Различия в степени сжатия файлов разного объема (критерий Манна-Уитни, ** $p < 0,01$).

В поисках ответа на вопрос о возможных причинах различий в сложности охотничьих стереотипов грызунов и обыкновенной бурозубки был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона для степени сжатия файлов и различных параметров охотничьего поведения (таблица 2).

Длина стереотипа (количество в нем элементов) и доля ключевых элементов поведения (таких как общая доля укусов, доли двойных и множественных укусов) отрицательно коррелировали со степенью сжатия текстового файла. Это означает, что данные параметры охотничьего поведения уменьшают сложность стереотипа. Количество стереотипов в исходном файле, доли одиночных укусов, дополнительных и шумовых элементов поведения положительно коррелируют со степенью сжатия, увеличивая его сложность.

Таблица 2 – Значения коэффициента корреляции Пирсона (r) для степени сжатия и различных параметров охотничьего поведения (** $p < 0,01$; * $p < 0,05$).

Характеристики поведения	r -критерий Пирсона для файлов 200 байт	r -критерий Пирсона для файлов 300 байт
Количество стереотипов	0,174	0,481*
Длина стереотипа	-0,174	-0,478*
Доля ключевых элементов	-0,712**	-0,647**
Общая доля «укусов»	-0,481*	-0,450*
Доля одиночных укусов	0,23	0,403
Доля двойных укусов	-0,504*	-0,401
Доля множественных укусов	-0,38	-0,409
Доля дополнительных элементов	0,606**	0,602**
Доля шумовых элементов	0,581**	0,475*

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ВЗРОСЛЫХ И МОЛОДЫХ СЕРЫХ КРЫС

Для оценки индивидуальной изменчивости и проверки гипотезы о наличии врожденного охотничьего стереотипа по отношению к насекомым проведено сравнительное исследование охотничьего стереотипа у взрослых серых крыс

(adultus) и крысят в возрасте 30-40 дней (juvenis). Все животные были «наивными» по отношению к добыче.

Проявление охотничьего стереотипа у взрослых и ювенильных крыс носит факультативный характер, то есть встречается не у всех особей. У крысят стереотип начинал проявляться в возрасте 30-34 дней. Тестирование начинали с этого возраста, так как предварительно на группе из семи 25-дневных крысят было показано полное отсутствие интереса к добыче. Индивидуальная вариабельность и возраст проявления охотничьего стереотипа у крыс оказались сходными с эврифагом сирийским хомячком (*Mesocricetus auratus*) (Polsky, 1977).

Большинство (67,9%, 55 из 81) взрослых животных охотились успешно, что свидетельствует об отсутствии критического периода созревания стереотипа. Молодые животные продемонстрировали большее количество успешных охот (88,5%, 46 из 52) (точный тест Фишера, $p < 0,01$). Охотничьи стереотипы крысят оказались длиннее ($35,2 \pm 2,3$ элементов поведения), чем у взрослых животных ($21,9 \pm 1,7$) (t -тест, $t = 4,7$, $p < 0,01$). Крысята активнее атаковали добычу, демонстрируя во время охоты в среднем $1,6 \pm 0,08$ элементов поведения в секунду, что достоверно больше чем у взрослых крыс $1,2 \pm 0,05$ ($t = 3,5$, $p < 0,01$).

Результаты количественного анализа представлены на рисунке 9. Крысята чаще, чем крысы последовали добычу бегом. Среднее количество элементов поведения «укус» и «захват лапами» в стереотипах крысят больше, чем у крыс. Эти элементы поведения оказались тесно связаны между собой, при этом на один охотничий стереотип крысенка приходилось больше связок элементов поведения «укус – захват лапами», чем у взрослых крыс ($t = 4,3$, $p < 0,01$). По-видимому, у крысят созревание сенсомоторных систем не завершено и им требуется опыт отработки атаки на добычу (связки элементов поведения «укус – захват лапами»).

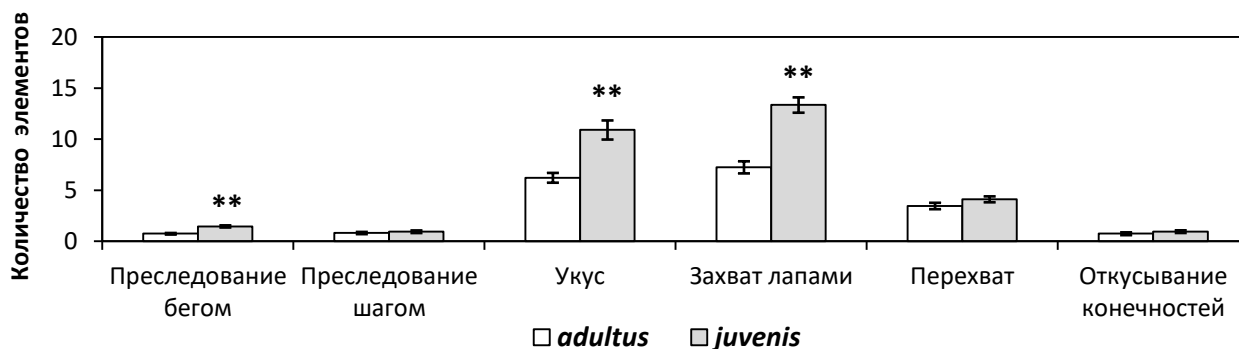


Рисунок 9 – Среднее количество элементов поведения в одном охотничьем стереотипе (t -тест, ** $p < 0,01$). Приведены средние значения, усы – стандартная ошибка среднего.

У всех охотившихся крысят стереотип проявлялся сходным образом. Перечень проявляемых ключевых и дополнительных элементов поведения и порядок их совершения в стереотипах, как молодых, так и взрослых крыс одинаков, то есть стереотип проявлялся в полном объеме. Схемы охотничьего стереотипа молодых и взрослых крыс были схожи (рисунок 5а). Степени сжатия файлов (объемом 300, 400 и 500 байт), содержащих охотничьи стереотипы взрослых крыс и крысят, не различались (критерий Манна-Уитни, $p > 0,05$) (рисунок 10). Это подтверждает, что уровень связанности элементов поведения и порядок их совершения, отраженный в схемах стереотипа охоты у молодых и взрослых животных, сходен.

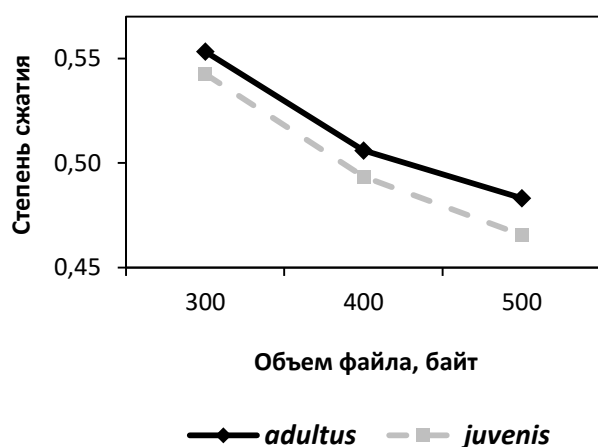


Рисунок 10 – Степени сжатия файлов разного объема.

Таким образом, у крыс стереотип охотничьего поведения, проявляется по принципу «все и сразу» и может считаться врожденным. Стереотип проявляется одинаково у животных в разном возрасте. Оптимизация охоты с возрастом достигается за счет созревания моторных стереотипов и совершенствования отдельных элементов поведения и связей между ними.

ВЫВОДЫ

1. У восьми видов мелких млекопитающих с различными типами питания выявлены стереотипные последовательности охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым). Для трех видов, в том числе малоизученных скальных полевков, охота на подвижную добычу описана впервые.

2. У грызунов охотничьи стереотипы проявляются факультативно и характеризуются существенной межвидовой и внутривидовой изменчивостью. Для пяти видов мелких млекопитающих описаны тактики охоты: полевые мыши и узкочерепные полевки умерщвляют добычу серией быстрых укусов, так же, как это делает насекомоядный вид обыкновенная бурозубка; хомячки Кэмпбелла обездвигивают насекомое, откусывая у него конечности; процесс охоты серых крыс наименее специализирован и заключается в захвате и поедании добычи живьем.

3. Частота проявления и результативность охотничьего поведения у исследованных мышевидных грызунов и обыкновенной бурозубки сходны, за исключением узкочерепной полевки, у которой эти показатели существенно

ниже. Структура охотничьего стереотипа у грызунов не зависит от их пищевой специализации. Оценка сложности этограмм с помощью теоретико-информационного метода показала, что эврифаги – хомячки Кэмпбелла, зерноядные полевые мыши и зеленоядные узкочерепные полевки демонстрируют столь же стереотипное и лаконичное охотничье поведение, что и бурозубка. Наиболее неспециализированное, сложное и изменчивое поведение демонстрирует серая крыса, что характеризует ее как хищника-генералиста.

4. Проявление охотничьего стереотипа по принципу «все и сразу» у разных видов говорит о его врожденном характере. На примере серой крысы показано, что схемы стереотипов у молодых и зрелых особей не различаются, но с возрастом поведение становится более лаконичным.

5. Характер охотничьих атак у грызунов и насекомоядных различен: грызуны после захвата добычи зубами осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы, что считается более примитивным в филогенетическом плане охотничьим поведением. Хомячки Кэмпбелла начинают атаку как с захвата зубами, так и с захвата лапами, что приближает их охотничий стереотип к наиболее эволюционно продвинутому среди грызунов поведению хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys*.

6. В целом, охотничье поведение исследованных видов зерноядных и зеленоядных грызунов обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК

по специальности «Зоология»:

1. **Левенец, Я.В.** Сравнительные экспериментальные исследования охотничьего поведения мелких млекопитающих / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 6. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=25813> (дата обращения: 01.02.2017).
2. **Левенец, Я.В.** Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Евразийский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 6. – № 6. – С. 550–554.

по специальности «Психология»:

3. Резникова, Ж.И. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей Колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в

этологии и психологии / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева, **Я.В. Левенец** // Экспериментальная психология. – 2014. – Т. 7. – № 3. – С. 112–125.

4. **Левенец, Я.В.** Сравнительный анализ стереотипного поведения на примере процесса охоты у мелких млекопитающих / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Экспериментальная психология. – 2016. – Т. 9. – № 4. – С. 68–78.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:

5. **Левенец, Я.В.** Применение Колмогоровской сложности для сравнения поведения животных / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Сборник научных трудов по материалам Всероссийской конференции молодых ученых «Экология. Генетика. Эволюция» (Екатеринбург, 13–17 апреля 2015). – ИЭРиЖ УрО РАН – Екатеринбург, Голицынский, 2015. – С. 87–95.
6. Panteleeva, S. Look who behave like true insect hunters: voles and mice / S. Panteleeva, Zh. Reznikova, **J. Levenets** // Материалы 34 международной конференции «Поведение» (34th International ethological conference «Behaviour», Австралия, Кэрнс, 9–14 августа 2015) URL: <http://www.behaviour2015.org/assets/behaviour-2015/Behaviour-2015ABSTRACTS.pdf> (дата обращения: 24.08.2015).
7. **Левенец, Я.В.** Применение нового метода, основанного на Колмогоровской сложности, к анализу биологических «текстов» на примере охотничьих стереотипов мелких млекопитающих / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова, Б.Я. Рябко // Сборник научных трудов по материалам четвертой Всероссийской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях» (Нижний Новгород, 21–25 сентября 2015). – Нижний Новгород: Институт прикладной физики РАН, 2015. – С. 132–136.
8. **Левенец, Я.В.** Экспериментальный анализ охотничьего поведения мелких млекопитающих / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Материалы международной конференции «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 1–5 февраля 2016) – Москва: товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 222.
9. **Левенец, Я.В.** Сравнительный анализ охотничьего поведения у взрослых и молодых серых крыс / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016. – № 8(5). – С. 741–746. URL: <http://www.applied-research.ru/ru/article/view?id=10160> (дата обращения: 23.10.2016).