

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи

УДК 599.323: 591.5

**ЛЕВЕНЕЦ**  
Ян Владимирович

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

03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

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

Новосибирск – 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	5
ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ОХОТНИЧЬЕ ПОВЕДЕНИЕ ГРЫЗУНОВ .....	13
1.1 Общие представления об охотничьем стереотипе .....	13
1.2 Питание грызунов животной пищей .....	16
1.3 Охотничье поведение грызунов .....	19
1.4 Эволюция охотничьего поведения у грызунов .....	21
1.5 Универсальные адаптации грызунов, позволяющие вести хищнический образ жизни.....	24
1.5.1 Морфологические адаптации .....	24
1.5.2 Поведенческие адаптации .....	26
1.5.3 Физиологические адаптации.....	31
1.6 Онтогенез охотничьего поведения у грызунов .....	34
1.7 Подходы к сравнительному анализу стереотипов поведения .....	36
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	40
2.1 Общие сведения о материале .....	40
2.2 Экологические характеристики исследованных видов.....	41
2.3 Содержание животных в лаборатории и процедура тестирования .....	49
2.4 Исследование проявлений охотничьего поведения у мелких млекопитающих .....	50
2.5 Анализ поведения .....	53
ГЛАВА 3. РЕАКЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПОДВИЖНЫХ НАСЕКОМЫХ.....	61
3.1 Охота на подвижную и малоподвижную добычу.....	61
3.2 Успешность охоты на подвижную добычу .....	62

3.3 Сравнение успешности охоты на подвижную добычу .....	64
<b>ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....</b>	<b>70</b>
4.1. Элементы охотничьего поведения мелких млекопитающих .....	70
4.2 Состав элементов поведения в стереотипах охоты на подвижную добычу ..	78
4.3 Сравнение состава элементов поведения в стереотипах охоты на подвижную добычу .....	81
4.4 Схемы стереотипа охоты на подвижную добычу.....	86
4.5 Сравнение тактик охоты у разных видов .....	88
4.6 Сравнение скорости охоты на подвижную добычу.....	92
<b>ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНОСТИ ОХОТНИЧЬИХ СТЕРЕОТИПОВ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ .....</b>	<b>95</b>
5.1 Сравнение сложности охотничьих стереотипов в первом и втором тестах у полевой мыши и обыкновенной бурозубки .....	95
5.2 Сравнение сложности последовательно демонстрируемых охотничьих стереотипов у серой крысы, полевой мыши и обыкновенной бурозубки .....	96
5.3 Сравнение сложности охотничьих стереотипов, полученных в первом тесте, для серой крысы, полевой мыши и обыкновенной бурозубки.....	98
5.4 Сравнение сложности охотничьих стереотипов пяти видов мелких млекопитающих.....	99
5.5 Сравнительное исследование сложности охотничьих стереотипов в отношении подвижной и малоподвижной добычи на примере серой крысы. ..	104
<b>ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ВЗРОСЛЫХ И МОЛОДЫХ СЕРЫХ КРЫС .....</b>	<b>105</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>113</b>
<b>ВЫВОДЫ .....</b>	<b>115</b>

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	117
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ .....	140
ПРИЛОЖЕНИЕ А .....	142
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	145

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность 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: Kershbaum 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 (Baxter, 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) (Panteleeva et al., 2013) и рыжих полевков (*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 мышей (*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; Shchipanov 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 всплеск 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, 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.** Использованная 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

## 1.1 Общие представления об охотничьем стереотипе

Охотничье поведение наземных позвоночных включает ряд реакций, связанных с ориентацией в направлении добычи, сближением, контактом (нападением), обработкой, последующим умерщвлением и поеданием добычи (Caro, 1980). В поведении животных большую роль играют видотипические стереотипы (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. В общем случае под поведенческим стереотипом понимается последовательность действий, состоящая из устойчиво повторяющихся элементов (Пантелеева и др., 2010; Reznikova et al., 2012). Для обозначения последовательно совершаемых поведенческих актов во время охоты используется также термин «predatory sequence» (Eaton, 1970, 1972; Vincent, Bekoff, 1978; Vargas, Anderson, 1998, 1999). 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).

Один из универсальных вопросов при исследовании видовых стереотипов поведения заключается в выяснении вклада индивидуального опыта и созревания. Возможны различные варианты: от поведения, почти полностью основанного на индивидуальном опыте, но часто единообразного, поскольку оно сформировано сходными требованиями среды, до полностью врожденного поведения, которое проявляется либо по принципу «все и сразу», либо требует созревания (Зорина, Полетаева, Резникова, 2013; Резникова, 2016). Отделить врожденную и приобретенную компоненты при формировании структуры упорядоченной

последовательности действий (стереотипа) затруднительно. Это связано с возможным частичным, либо полным вытеснением у взрослых животных врожденных (инстинктивных) форм поведения приобретенными, и превращение приобретенных форм поведения в столь жестко рутинные последовательности действий, что их становится трудно отличить от генетически детерминированных.

П. Лейхаузен (Leyhausen, 1965; 1973), вслед за К. Лоренцом (Lorenz, 1961) высказывал предположение, что охотничье поведение формируется на основе врожденной программы поведения, на которой строится дальнейшее обучение. Для проверки этого предположения требовалось детальное изучение и сравнение поведения животных на разных этапах онтогенеза. Одним из способов, позволявших получать такие данные, являлся депривационный эксперимент, в котором исследуется поведение «наивных» животных, выращенных без контакта с изучаемым стимулом или группой стимулов. Так, если хищник, не имеющий опыта охоты, первый раз столкнувшись с добычей, успешно ловит и умерщвляет ее, есть основания полагать, что такое поведение имеет врожденную природу. Подобные исследования развития охотничьего поведения были проведены на широком спектре видов. Так, все без исключения «наивные» жуланы *Lanius ludovicianus* атаковали предложенных им мелких грызунов (Smith, 1973), а хищные кузнечиковые хомячки рода *Onychomys* (Baxter, 1979; Langley 1986a) успешно охотились на подвижную добычу – сверчков. Ивер (Ewer, 1968) проводил лабораторные исследования развития охотничьего поведения у отловленных в природе двух видов сумчатых хищников: гребнехвостой сумчатой мыши (*Dasycercus cristicauda*) и тасманийского дьявола (*Sarcophilus laniarius*). Он отмечал, что свою первую добычу – насекомых, молодые особи успешно ловят без всякого опыта. Забота со стороны родителей минимальна: они не кормят детенышей твердой пищей. Несколько иным образом охотничье поведение проявлялось у домашних кошек *Felis catus* (Kuo, 1930; Baerends-Van Roon, Baerends, 1979; Caro, 1980), пустельги *Falco sparverius* (Mueller, 1974), куньих Mustelidae (Wustehube, 1960), койотов *Canis latrans* (Vincent, Bekoff, 1978; Markstein, Lehner, 1980). У этих видов только часть молодых «наивных» особей

при первом предъявлении добычи охотилось успешно. Остальным животным требовалась «доводка», опыт, получаемый в наблюдениях за другими особями или отработке захватов на мертвой добыче.

Если в стабильных условиях стереотипность охотничьего поведения увеличивает эффективность охоты, то при необходимости расширения спектра потенциальной добычи повышается роль гибкого поведения. Например, неспособность карликовых мангуст (*Helogale undulata*) изменять свой охотничий стереотип ограничивает их в выборе размеров потенциальной добычи (Rasa, 1973). Стереотип охоты на мелких млекопитающих у них жестко фиксирован. При столкновении с крупной добычей (крысами или морскими свинками) мангусты применяют характерные для охоты большинства куньих и виверровых укусы, направленные на затылок жертвы. Однако для умерщвления крупной добычи эти укусы неэффективны (Ewer, 1973; Powell, 1978; Rowe-Rowe, 1978). В то же время куница-рыболов (*Martes pennanti*) охотится на американских беляков (*Lepus americanus*), используя те же укусы в затылок, но переключается на укусы в лицевую часть при умерщвлении дикобразов (*Erethizon dorsatum*) (Powell, 1978). Еще один пример различий в гибкости поведения хищников касается двух симпатрических видов куньих (Rowe-Rowe, 1978). Африканский хорек (*Ictonyx striatus*) демонстрирует гибкость охотничьего поведения и широкий спектр пищевых предпочтений, африканская полосатая ласка (*Poecilogale albinucha*) показывает высоко стереотипное охотничье поведение и ограниченный диапазон пищевых предпочтений. Другим представителям семейства куньих – перевязкам (*Vormela peregusna*) вариативность охотничьего стереотипа позволяет эффективно охотиться на добычу разных размеров (Ben-David et al., 1991). Для умерщвления небольших подвижных незащищенных животных перевязки применяют наиболее простой способ, кусая и раздавливая их грудную клетку. Для более крупной добычи – морских свинок – стереотип охоты изменяется: перевязки наносят укусы под горло в шейные позвонки.

## 1.2 Питание грызунов животной пищей

Большинство исследователей конца 19-го века считали грызунов исключительно растительноядными видами, хотя высказывались идеи как о первоначально зерно- или зеленоядном образе жизни, так и о всеядности (обзор: Landry, 1970). Данные о хищном образе жизни некоторых видов грызунов накапливались постепенно. Так, представители рода *Onychomys* были описаны как потребители беспозвоночных (преимущественно насекомых) (Bailey, Sperry, 1929). В состав рода входят три вида: северный кузнечиковый хомячок (*Onychomys leucogaster* Wied-Neuwied, 1841), южный кузнечиковый хомячок (*Onychomys torridus* Coues, 1874), кузнечиковый хомячок Мирнса (*Onychomys arenicola* Mearns, 1896). В их рацион по большей части входят различные насекомые, представители отрядов Orthoptera (прямокрылые), Hemiptera (полужесткокрылые), Lepidoptera (чешуекрылые), Coleoptera (жесткокрылые), Diptera (двукрылые), Odonata (стрекозы), Hymenoptera (перепончатокрылые) (Bailey, Sperry, 1929; Flake, 1973). Помимо насекомых, представители рода *Onychomys* охотятся и на других животных, представителей отрядов Arachnida (паукообразные), Amphibia (земноводные), Reptilia (пресмыкающиеся) и Mammalia (млекопитающих) (Bailey, Sperry, 1929; Johnson, 1961; Flake, 1973). В рационе кузнечиковых хомячков присутствует и растительная пища (Bailey, Sperry, 1929; Flake, 1973; Hansen, 1975). При анализе содержимого желудков северного кузнечикового хомячка (*O. leucogaster*), отловленного в летний период, обнаружено до 7% разнотравья и 4% семян (Hansen, 1975). Наибольшая доля растительной пищи в рационе этого вида наблюдается и в зимний период (Flake, 1973).

К специализированным хищным грызунам также принято относить представителей родов *Selevinia* (Белослюдов, Бажанов, 1938; Bashanov, Belosludov, 1941), *Rhynchomys* (Thomas, 1898; Baletе et al., 2007; Esselstyn et al., 2011), *Chrotomys* (Thomas, 1895, 1898; Esselstyn et al., 2011), *Rhinosciurus* (Harrison, Traub, 1950; Lim, Yeo, 2012) и *Ichthyomys* (Thomas, 1893; Voss, 1988), *Prionomys* (Genest-Villard, 1968), а также подсемейства Deomyinae (Rosevear,

1969). В рационе этих грызунов встречаются различные беспозвоночные, в том числе насекомые, моллюски, членистоногие, пресмыкающиеся, а в случае *Ichthyomys* и рыба.

У многих нехищных грызунов в рационе наряду с растительной пищей могут присутствовать беспозвоночные и их личинки, мелкие рыбы, пресмыкающиеся, земноводные, птицы и млекопитающие (Flake, 1973; Башенина, 1977). При изучении проблемы питания грызунов в первую очередь исследователи обращали внимание на особенности строения зубной и пищеварительной системы. Так, Огнев (1940) отмечал, что строение зубной системы приспособлено к разгрызанию и перетиранию главным образом растительной пищи. Несмотря на это в монографии Тульберга (Tullberg, 1899 (цит. по: Landry, 1970)) описано морфологическое разнообразие строения желудочно-кишечного тракта грызунов, указывающее на разнообразие потребляемой пищи. В результате обобщения данных по типизации корма Наумов (1948) разделил грызунов по типам питания на три группы: 1 – растительноядных потребителей малокалорийной пищи; 2 – потребителей концентрированных кормов – семян, насекомых; 3 – грызунов со смешанным типом питания. Лэндри (Landry, 1970) в своей работе «The rodentia as omnivores» (грызуны как всеядные), обобщив данные о питании и функциональной морфологии грызунов, пытался доказать состоятельность гипотезы о возможном возникновении адаптаций ротового аппарата не только как ответу на растительноядный образ жизни. Он выдвинул предположение о том, что грызуны на ранних этапах эволюции отряда были всеядными, а универсальность возможностей питания была основным фактором, обусловившим высокую адаптивную радиацию отряда.

К настоящему времени известно, что нет ни одного вида грызунов, в рацион которых не входили бы животные корма хотя бы в виде периодически появляющихся примесей (Langley, 1970; Башенина, 1977). На это указывают многочисленные данные анализа содержимого желудков (Воронцов, 1961; Whitaker, 1966; Flake, 1973; Громов, Поляков, 1977; Babinska-Werka, 1981; Wolff, 1985; Кулюкина, 1998; Окулова, Антонен, 2002; Феоктистова, 2008). Как

потребители животной пищи хорошо известны представители рода мышовок *Sicista*, питающиеся предпочтительно насекомыми, хотя в их рационе есть и растительная пища (Шенброт и др., 1995). В степях Тувы и Монголии активным охотником на беспозвоночных является монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus* Allen, 1925). В защечных мешках этих грызунов были обнаружены жужелицы и чернотелки (Флинт, Головкин, 1961).

Среди других представителей семейства хомяковые (Cricetidae) беспозвоночные встречаются в рационе лесных полевок (*Clethrionomys* spp.) и красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846) (Матурова, 1982; Башенина, 1962, 1977, 1981). В их желудках обнаруживались остатки насекомых: имаго и личинки жесткокрылых, чешуекрылых, личинки двукрылых, муравьи рода *Lasius*, наездники и пилильщики. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776), обыкновенная (*M. arvalis* Pallas, 1778) и темная полевка (*M. agrestis* Linnaeus, 1761) поедают жуков, личинок и гусениц, бабочек, пауков, саранчовых, муравьев, улиток, голых слизней и дождевых червей (Башенина, 1962, 1977). Водяные полевки включают в свой рацион моллюсков, пиявок, водных насекомых и их личинок, а также крупных и подвижных наземных жуков (жужелиц, чернотелок, пластиначатоусых) (Пантелеев, 2001).

Высокая пластичность питания грызунов, во многом зависит от географического положения и сезонности: весной и в начале лета – зеленые части растений, осенью и зимой преобладают семена, ягоды и насекомые (Свириденко, 1944; Башенина, 1977; Шубин, 1991; Громов, Ербаева, 1995).

На возможность потребления зеленоядными грызунами насекомых указывает постоянная потребность в диетарном азоте, который необходим для трансформации растительного углевода в белок. Это будет вынуждать зеленоядные виды потреблять даже в малых количествах богатую белком пищу (Башенина, 1977; Варшавский, 2004).

### 1.3 Охотничье поведение грызунов

Среди специализированных хищников охотничье поведение наиболее полно изучено у представителей рода кузнечиковых хомячков *Onychomys* (Ruffer, 1968; Flake, 1973; McCarty, Southwick, 1975, 1977a; Baxter, 1979; Langley, 1986a, 1986b, 1987, 1991, 1994; Timberlake, Washburne, 1989; Sherbrooke, 1991; Rowe, Rowe, 2006).

Наличие охотничьего поведения у грызунов, не являющихся специализированными хищниками, длительное время не вызывало интереса исследователей. Впервые исследователи заинтересовались этим вопросом при изучении социального поведения и межвидового взаимодействия (Karli, 1956). В экспериментах 70% диких (43 из 61) и 12% лабораторных (12 из 101) серых крыс (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) спонтанно атаковали, умерщвляли и поедали мышей, имея при этом *ad libitum* доступ к пище и воде. В большинстве случаев крысы атаковали и умерщвляли добычу сходным образом, направляя укус в затылок жертвы. Отдельно стоит отметить тот факт, что 12 из 16 неохотившихся особей после перенесенного периода длительного голодания не охотились на живых мышей, даже в том случае, если они имели опыт поедания мертвой мыши. Дальнейшее изучение этого феномена проходило в ключе набирающих в конце 60-ых годов популярность исследований агрессивного поведения (Moyer, 1968). Позднее, обобщив накопившиеся данные физиологических и сравнительно-психологических исследований, О'Бойл (O'Boyle, 1974) предложил рассматривать такое взаимодействие в контексте хищник-жертва. Он исходил из следующих представлений: охотничье поведение, как правило, является межвидовым (Lorenz, 1966), тесно связано с приемом пищи (Lorenz, 1966; Moyer, 1968), отчетливо различается с другими формами агонистического поведения (Tinbergen, 1953; Moyer, 1968). Позднее было предложено использовать охотничье поведение грызунов в качестве модели для психофармакологических исследований (Yanai, Ginsburg, 1976). О хищнической природе взаимодействий между грызунами говорят эксперименты по изучению взаимодействий внутри гильдий, то есть между относительно близкими видами, у которых перекрываются потребности в

ресурсах (Polis et al., 1989). Черные крысы (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758) охотятся, убивают и поедают домовых мышей (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) в лесах вблизи городов Новой Зеландии (McQueen, Lawrence, 2008; Bridgman et al., 2013). У крыс наблюдаются отсутствие агрессивных демонстраций при нападении на мышей и тесная связь умерщвления с поеданием добычи. При этом крысы совершали точно такие же последовательности действий, как и другие грызуны, охотившиеся на подвижных насекомых (Timberlake, Washburne, 1989), преследуя (сближаясь), кусая и затем захватывая добычу в передние лапы.

В лабораторных экспериментах охотничье поведение по отношению к другим млекопитающим и насекомым было зафиксировано у грызунов, являвшихся преимущественно эврифагами. Так, серые крысы (*R. norvegicus*), помимо уже описанной охоты на мышей, будучи «наивными», успешно охотились на лягушек (Bandler, Moyer, 1970), сверчков (Haug, Johnson, 1991) и тараканов (Reboucas, Schmidek, 1997; Comoli et al., 2005; Резникова и др., 2014). Сирийский хомячок (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) стал объектом для экспериментов по изучению различных аспектов охотничьего поведения: онтогенеза (Polsky, 1977a; 1977b), роли различных сенсорных систем во время охоты (Langley, 1985), целенаправленному отбору на изменение числа охотников (Polsky, 1978). Успешными охотниками на сверчков оказались олени (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) и белоногий хомячок (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) (Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989; Langley, 1994). Отдельные эксперименты проведены на таких видах, как когтистая песчанка (*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867), каирская мышь (*Acomys cahirinus* Geoffroy, 1803) и щетинистый хлопковый хомяк (*Sigmodon hispidus* Say & Ord, 1825) (Timberlake, Washburne, 1989).

Относительно недавно стало известно о проявлении охотничьего поведения у зерноядных полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в отношении муравьев (Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013). В эксперименте по целенаправленному отбору у зерно-зеленоядного вида – рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) выявлен неожиданно высокий потенциал к проявлению

охотничьего поведения (Sadowska et al. 2008, Konczal et al., 2016). После 13 поколений отбора доля полевок, демонстрирующих охотничье поведение в отдельных линиях в пять раз выше, чем в контрольных группах (Konczal et al., 2016).

#### **1.4 Эволюция охотничьего поведения у грызунов**

Предположительно эволюционные истоки охотничьего поведения наземных млекопитающих исходят от общего всеядно-насекомоядного предка (Ewer, 1973), и эволюционный переход от растительноядного образа жизни к хищническому, менее вероятен, чем от всеядного (Shipman, Walker, 1989). Синтез анатомических, генетических и палеонтологических данных позволил установить, что общим предком плацентарных млекопитающих было небольшое насекомоядное древесное животное (Maredith et al., 2011; O'Leary et al., 2013). Происхождение охотничьего поведения у грызунов остается неясным. Грызуны могли унаследовать уже имевшийся у насекомоядных предков стереотип охоты на мелкую подвижную добычу (беспозвоночных), либо такое поведение сформировалось повторно.

Некоторые представления об эволюционном пути охотничьего поведения у грызунов можно получить, применив сравнительно-этологический подход. Поведенческие признаки, являясь продуктом отбора, могут быть использованы для филогенетических построений. Так, Конрад Лоренц, основываясь на том, что инстинктивные движения имеют систематическое значение, впервые использовал признаки поведения и вокализации для рассмотрения филогении системы утиных (Lorenz, 1941). Впоследствии его ученик Пауль Лейхаузен использовал сходный подход, реконструируя эволюционное древо охотничьего поведения наземных млекопитающих (Leyhausen, 1965; Eisenberg, Leyhausen, 1972). Вместе с Джоном Эйзенбергом они фиксировали последовательности действий, совершаемых хищником во время охоты, представив их в виде этограмм. Исследователи охватили обширное число видов от насекомоядных до приматов, но грызуны не вошли в этот список. В результате обобщения сравнительно-этологических

данных исследователи пришли к ряду заключений. Атака добычи серией укусов (захват и умерщвление добычи только с помощью челюстей) является примитивной формой. Появление в репертуаре охотничьего поведения захвата добычи передними лапами – более прогрессивная в эволюционном плане черта. Смещение функции захвата добычи к передним конечностям стало основой для дальнейшей дифференциации типов укуса: точно направленному одиночному «смертельному укусу» или сохранении серии укусов. «Смертельный укус» является «недавним достижением», а серии укусов характеризуются как более архаичный признак. В эволюционном плане такой ход, когда для захвата и удержания используются передние конечности, а челюсти смыкаются в смертельном укусе, увеличивает эффективность хищника (особенно когда охота идет на крупную или опасную добычу). Уильям Лэнгли (Langley, 1987, 1994) детально исследовал стереотипы охоты на беспозвоночных у специализированных хищных грызунов и грызунов – эврифагов. Лэнгли, опираясь на картину эволюции охотничьего поведения, предложенную Эйзенбергом и Лейзаузенем (Eisenberg, Leyhausen, 1972), классифицировал охотничье поведение грызунов. Он показал, что неспециализированные нехищные грызуны-эврифаги в большинстве случаев начинают атаку на добычу с захвата зубами (укуса), а затем, удерживая ее в зубах, захватывают ее в передние лапы (Langley, 1987, 1994; Timberlake, Washburne, 1989). Принципиально иным образом действуют специализированные хищные кузнечиковые хомячки, которые чаще всего в начале атаки захватывают добычу в передние лапы и только потом умерщвляют (повреждают) добычу одним или несколькими укусами (Langley, 1987, 1994). Различные представители отряда насекомоядных, в частности семейств землеройковые Soricidae, ежовые Erinaceidae, тенрековые Tenrecidae атакуют добычу только сериями укусов, демонстрируя наиболее примитивный тип атаки (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Таким образом, в охотничьем стереотипе грызунов по сравнению с насекомоядными наблюдаются прогрессивные черты (захват добычи лапами), а наиболее прогрессивный и новый стереотип охоты

наблюдается у специализированных хищных кузнечиковых хомячков (Langley, 1994).

Наиболее полно картина эволюционного перехода грызунов к хищническому образу жизни прослеживается на примере специализированного грызуна-хищника северного кузнечикового хомячка (*O. leucogaster*). В конце миоцена кузнечиковые хомячки отделились от рода *Peromyscus* (оленьих хомячков), приняв свой нынешний облик в плейстоцене (Hibbard, 1968; McCarty, 1978). Характер зубной системы ископаемых подвидов *Onychomys*, первоначально адаптированной к более всеядному образу жизни, в плейстоцене заметно изменяется (Carleton, Eshelman, 1979). Моляры приобретают форму, напоминающую аналогичную у летучих мышей, питающихся насекомыми, или насекомоядных, что свидетельствует в пользу перехода к хищническому образу жизни (Carleton, Eshelman, 1979). Есть основания полагать, что предки кузнечиковых хомячков, представители рода оленьих хомячков, обладали охотничьим стереотипом, который наблюдается у ныне живущих представителей этого рода (McCarty, Southwick, 1977b, 1979; Langley, 1987, 1994; Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989). Тем не менее, данные сравнительного анализа охотничьего поведения представителей родов *Onychomys* и *Peromyscus* позволяют утверждать, что существует ряд поведенческих различий между их охотничьими стереотипами (McCarty, Southwick, 1979; Baxter, 1979; Langley, 1981; 1983; 1987; 1989, 1991; 1994; Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989). Предполагается, что радиация *Peromyscus* и последующее возникновение конкуренции за ресурсы, сопряженное с опустыниванием восточной части северной Америки в позднем миоцене, способствовало переходу части грызунов от всеядного к хищническому образу жизни (Riddle, 1995).

## **1.5 Универсальные адаптации грызунов, позволяющие вести хищнический образ жизни**

Переход от всеядного или растительноядного к хищническому образу жизни сопровождается формированием различных адаптаций, от морфологических и физиологических до поведенческих (Landry, 1970; Polsky, 1975b; Shipman, Walker, 1989).

### **1.5.1 Морфологические адаптации**

Основными анатомическими адаптациями грызунов к добыванию и переработке пищи являются: 1) постоянно растущая эмаль резцов без корней; 2) появление диастемы между резцами и коренными зубами; 3) преобразование суставной головки и ямки нижней челюсти (Landry, 1970). Размещение эмали в виде плотного скопления на передней стороне резца и отсутствие эмали на задней стороне из-за неравномерного стачивания позволяют постоянно поддерживать форму острого долота, а также значительно увеличивает прочность резца. Эмаль на 97% состоит из апатита и крайне малого количества коллагена, что позволяет достигать высокой устойчивости к деформации при сжатии. Следует отметить, что у всех млекопитающих покрытие эмалью резцов имеет тенденцию быть толще на передне-вентральной поверхности нижних резцов или передней поверхности верхних для повышения устойчивости к деформации при сжатии. В связи с развитием у грызунов постоянно растущих резцов, между ними и коренными зубами возникает диастема. Первоначальное разрастание корней резца приводило к уменьшению размера зубов в области щеки. Промежуточные этапы развития диастемы, у грызунов, предположительно, напоминали условия формирования нижних челюстей землероек, где увеличенный корень резца способствовал уменьшению размера задних резцов, а клыка – передних премоляров. Диастема разделяет челюсть на две функциональные части: открытую часть – резцов и закрытую – моляров. За счет резцов достигается высокая устойчивость к деформации на сжатие (укус), а за счет коренных зубов и костных частей – устойчивость к деформации на растяжение (жевание).

Суставная головка нижней челюсти вытянута вдоль, а суставная ямка имеет вид продольного желобка, вследствие чего нижняя челюсть движется свободно вперед и назад, но совершает лишь весьма ограниченные боковые движения. Такая адаптация направлена на предотвращение вывиха нижней челюсти.

В обзоре Лэндри (Landry, 1970) высказывается предположение, что адаптации грызунов, в частности, остроконечные «самозатачивающиеся» резцы и преобразования в анатомии челюстей, позволившие потреблять различную растительную пищу, не обязательно отрицают тот факт, что современные грызуны имеют разнообразную диету. Всеядное или хищное поведение может быть вторичной адаптацией. Эволюционные изменения, в результате которых челюсти приняли вид некоего подобия «кусачек», позволяет грызунам откусывать куски от пищи без дополнительных затрат энергии со стороны мышц шеи, как это происходит у копытных (Landry, 1970). Подобная адаптация сходна с адаптациями, которые приобрели челюсти истинных хищников, развивающиеся в направлении эффективного захвата и разделывания животной пищи (Shipman, Walker, 1989). Так, у большинства хищных видов ограничена вращательная подвижность в височно-нижнечелюстном суставе, наблюдается увеличение режущей и снижение жевательной поверхности моляров (Ewer, 1973; Van Valkenburgh, Ruff, 1987).

Если изменение подвижности в височно-нижнечелюстном суставе характерны для всех грызунов, то изменения формы моляров наблюдается только у хищных грызунов, например, представителей рода *Onychomys* (Carleton, Eshelman, 1979). При этом механизм захвата добычи зубами (укуса) у грызунов схож с насекомоядными. Так, бурозубки хватают свою добычу с помощью удлиненных нижних резцов, которые смыкаются с верхними, повреждая и одновременно удерживая добычу (Landry, 1970).

Важной особенностью, связанной с поеданием различной, в том числе и животной пищи, является разработка эффективного механизма повреждения и разделывания пищи на более мелкие куски для последующего заглатывания (Landry, 1970). При изучении экологии питания в качестве меры

производительности принято выделять показатели силы укуса и ширины открытия рта (Williams et al., 2009). Развитие жевательной мускулатуры внутри отряда грызунов происходило в двух взаимоисключающих направлениях, позволяющих либо эффективно грызть резцами, либо жевать при помощи коренных зубов (Cox et al., 2012). У представителей надсемейства мышиных Muroidea, в частности семейства Muridae, благодаря особенностям анатомии жевательных мышц, достигается оптимальное соотношение возможности грызть и жевать, а укусы обоих типов наиболее эффективны (Cox et al., 2012). Максимальная сила укуса резцами у крыс, оленьих и кузнечиковых хомячков достигается при 40-50% от максимальной возможности раскрытия рта (Nordstrom, Yemm, 1974; Williams et al., 2009). При этом хищные северные кузнечиковые хомячки *O. leucogaster* демонстрируют большую силу укуса резцами, чем близкий всеядный вид – олений хомячок *P. maniculatus* (Satoh, Iwaku, 2006; Williams et al., 2009).

### 1.5.2 Поведенческие адаптации

Исследование поведенческих адаптаций к хищническому образу жизни у грызунов носит во многом дискуссионный характер. Это касается, прежде всего, проблемы соотношения между агрессией и хищничеством, которая исследуется с середины прошлого века. Внутривидовые столкновения (агрессивные контакты с конспецификами) у грызунов напрямую не связаны хищническим поведением (Ruffer, 1968; Langley, 1987; Bridgman et al., 2013), но при этом проявление хищного поведения может повысить общий уровень агрессии, проявляемой к другим видам (Langley, 1987). В совокупности с наличием актов умерщвления и поедания, такое поведение может быть интерпретировано не как агрессия, а как хищничество.

Раффер (Ruffer, 1968) провел серию экспериментов, направленных на изучение агрессивного поведения хищных северных кузнечиковых хомячков *O. leucogaster* (наблюдая за поведением в лаборатории и частично в природных условиях). В каждом из 23 тестов парного ссаживания кузнечиковые хомячки

атаковали и убивали кенгуровых прыгунов Орда (*Dipodomys ordii* Woodhouse, 1853), щетинистых прыгунов (*Chaetodipus hispidus* Baird, 1858), западных хомячков (*Reithrodontomys megalotis* Baird, 1857), оленьих хомячков (*P. maniculatus*), белоногих хомячков (*P. leucopus*), щетинистых хлопковых хомячков (*S. hispidus*) и домовых мышей (*M. musculus*). Во всех случаях в течение 3 часов с момента первого контакта в живых оставался только кузнечиковый хомячок, даже в случае парного ссаживания с самцами щетинистого хлопкового хомяка, масса которых в три раза больше. Атака кузнечикового хомячка начиналась с преследования до момента, когда жертва была захвачена в передние лапы. Затем, удерживая в лапах заднюю часть туловища жертвы, хомячки наносили один или несколько укусов в теменную область черепа. После этого, в случае успешной атаки, в течение 10 секунд жертва умирала. Интересно отметить, что как грызуны-эврифаги (Timberlake, Washburne, 1989; Bridgman et al., 2013), так и хищные кузнечиковые хомячки атакуют представителей других видов грызунов точно так же, как при охоте на беспозвоночных (Baxter, 1979; Langley 1994).

Обсуждая результаты экспериментов, направленных на изучение межвидовых взаимодействий, в которых только часть диких или лабораторных серых крыс умерщвляли и поедали лабораторных мышей, Карли (Karli, 1956), являясь биопсихологом, рассматривает «агрессивность», как некую «черту темперамента» животных, которая могла бы объяснить полученные результаты. Даже в случае существенных ограничений в пище, некоторые крысы не нападали (убивали) и поедали живых мышей, вплоть до смерти от истощения. Интерпретация межвидовых актов умерщвления с этологической точки зрения рассматривалась как хищничество, а представителями психологического направления – как одна из форм агрессии (обзор: Polsky, 1975b). Мойер (Moyer, 1968) представил доказательства того, что неврологическая основа хищнического поведения отличается от других видов агрессии, обозначив ее в отдельный тип – «хищническую агрессию».

Феномен факультативно проявляющегося охотничьего поведения у крыс (Karli, 1956; Bandler, Moyer, 1970; O'Boile, 1974) в сочетании с его спонтанным проявлением, не требующим предварительного опыта, давал возможность предположить его врожденную природу. В дальнейшем, были выведены линии домовых мышей с различными формами охотничьего поведения (Thomas, 1969). Задержки перед нападением и затрачиваемое на поедание сверчков время у мышей линии Is/Bi/Crgl были меньше, чем у линии C57BL/Crgl. При помещении в общую клетку мыши линии Is/Bi/Crgl раньше вступали в схватки и наносили серьезные повреждения конспецификам, в то время как в линии C57BL/Crgl продолжительные агрессивные контакты отсутствовали.

В серии экспериментов по изучению особенностей онтогенеза охотничьего поведения у сирийского хомячка были обнаружены различия в тенденции атаковать подвижных нимф саранчи (Polsky, 1977a, 1977b). В результате было высказано предположение, что экспрессия этого поведения зависит в определенной степени от силы основного генетического компонента и начат эксперимент по двунаправленному разведению (Polsky, 1978). Отбор шел в направлениях: хомячки-охотники, обладавшие наименьшей задержкой перед нападением – «ловцы» (captors) и особи, обладавшие максимально долгой задержкой перед нападением или не охотившиеся совсем (non-captors). В результате на протяжении восьми поколений наблюдались возрастающие расхождения в продолжительностях задержки перед атакой. В восьмом поколении «охотников» средняя задержка перед атакой составляла 296 секунд, а в группе (не-охотников) – 1532 секунды. Отдельно стоит отметить, что внутри каждой из групп различий между самцами и самками не наблюдалось.

Исследования особенностей наследования и генетических механизмов, отвечающих за проявление охотничьего поведения у инбредных линий мышей, показали, что высокий уровень «хищной агрессии» является доминантным признаком (Никулина, Попова, 1983). Гены, отвечающие за проявление охотничьего поведения, локализованы в аутосомах.

Результаты эксперимента по контролируемой эволюции («быстрой эволюции») расширяют представления о потенциале развития хищнического поведения (Sadowska et al., 2008). В качестве модельного объекта исследователи использовали грызунов-эврифагов – рыжих полевков *Myodes (Clethrionomys) glareolus*, обладающих очень разнообразной диетой (Wereszczynska et al., 2007). Смещение вектора отбора в сторону интенсивности проявления охотничьего поведения в селектированных линиях привело к значительному увеличению доли охотящихся особей, но не к повышению производительности в поимке добычи. После тринадцати поколений отбора в селектированных линиях доля полевков, демонстрирующих охотничье поведение, была в пять раз выше, чем в контрольных (Konczal et al., 2016). Примечательно, что, несмотря на предварительное 12-часовое голодание, охотничье поведение у полевков из контрольных и селектированных линий проявлялось факультативно (не во всех тестах). Одно и то же животное могло охотиться в первом тесте, но не охотиться в последующих тестах или наоборот. Также интересным является тот факт, что время, затраченное на поимку сверчка (только для случаев успешной поимки и поедания добычи), в селектированных линиях незначительно ниже, чем в контрольных группах. По мнению исследователей, это связано с отсутствием конкуренции среди охотящихся полевков. В норме большинство полевков, по-видимому, не рассматривает сверчков как потенциальную добычу. Несмотря на это, особи, которые способны охотиться на сверчков, получают возможность размножаться наравне с другими особями. В природе может возникнуть ситуация, когда популяция сталкивается с резким изменением окружающей среды. Если пища, к которой вид приспособлен, временно недоступна, то несколько особей, которые «решают» использовать другую пищу, могут значительно увеличить свое селективное преимущество, даже если их эффективность охоты низка по сравнению со специализированными видами (истинными хищниками). Таким образом, в популяциях могут сохраняться признаки (в данном случае – поведенческие), способные обеспечивать формирование адаптивного разнообразия наземных позвоночных.

Одним из направлений дальнейших исследований в рамках этого эксперимента стало изучение генетической основы охотничьего поведения (Konczal et al., 2016). Наибольшие различия между линиями «охотников» и контрольными линиями наблюдались в генах, связанных с голодом, агрессивностью, биологическими ритмами и функционированием нервной системы.

Важной поведенческой адаптацией к хищническому образу жизни является возможность оценки рисков при выборе добычи (Rowe, Rowe, 2005; Panteleeva et al., 2013). Такая оценка может происходить в любой фазе охотничьего стереотипа: поиске или распознавании добычи (Panteleeva et al., 2013), ее преследовании, атаке и обработке (умерщвлении или повреждении) (Vermeij, 1982).

Полевые мыши (*Ap. agrarius*) способны эффективно оценивать количество такой опасной добычи как рыжие лесные муравьи (Panteleeva et al., 2013). По условиям эксперимента на арену с грызуном помещались прозрачные пластиковые контейнеры с дверцей, внутри которых находилось разное количество муравьев (типы тестов: 5 и 15, 5 и 30, 10 и 30). Мыши могли свободно входить в туннели и охотиться там, а муравьи являлись одновременно добычей и источником опасности. Во всех трех типах испытаний полевые мыши демонстрировали четкую тенденцию выбирать меньшее количество муравьев, обеспечивая тем самым комфортную охоту.

Согласно теории оптимальной фуражировки, хищник должен использовать стратегию атаки, которая максимизирует шансы на успех (Curio, 1976). Исследования охотничьего поведения грызунов не дают однозначного ответа на вопрос о способности грызунов к подобным оценкам. Специализированные хищные грызуны способны научиться оценивать риски на фазе нападения или обработки добычи, максимизируя вероятность успеха за счет изменения тактики охоты (нападения) (Whitman et al., 1986; Langley, 1981b). Например, сразу откусывая все конечности у пойманных сверчков, атакуя в голову жуков чернотелок, способных брызгать едким секретом из брюшка или первоначально начинать атаку с откусывания (повреждения) жала скорпионов. Тем не менее, как

это ни парадоксально, другие исследования показывают, что кузнечиковые хомячки не оценивают опасность добычи непосредственно перед нападением, без колебаний атакуя любой движущийся объект определенного («подходящего») размера (Langley, 1989, 1991; Rowe, Rowe, 2005). Нанесенные на потенциальную добычу химические агенты, обладающие неприятным отталкивающим запахом, не останавливают атаку кузнечиковых хомячков (Langley, Knapp, 1982). В то же самое время у нехищных грызунов-эврифагов – сирийских хомячков после нескольких контактов со сверчком, обработанным таким агентом, наблюдается стойкое снижение частоты проявления охотничьего поведения (Langley, Knapp, 1984).

В других исследованиях кузнечиковые хомячки сразу атаковали любую как опасную, так и безопасную добычу: крупных высоко токсичных скорпионов рода *Centruroides*, небольших нетоксичных скорпионов рода *Vaejovis* и домашних сверчков *Acheta domesticus* (способных к активному спасению бегством) (Rowe, Rowe, 2005). Проводя сравнительно-этологические исследования, Лэнгли (Langley, 1987, 1991) отмечал у хищных кузнечиковых хомячков высокую устойчивость тенденции атаковать добычу. По мнению Лэнгли, такая особенность имеет адаптивное значение для небольших хищников, обитающих в условиях ограниченности ресурсов, таких как пустыни. Отсутствие подавляющих (тормозящих) механизмов позволяет кузнечиковым хомячкам продолжать атаковать, несмотря на наличие аверсивных или вредных раздражителей, делая это достаточно быстро, так чтобы добыча имела мало шансов на спасение (Langley, 1981). Тем самым успех будет зависеть от сохранения напористости атаки (Langley, 1987, 1991).

### **1.5.3 Физиологические адаптации**

Наиболее важными физиологическими адаптациями позволяющим вести хищнический образ жизни у грызунов являются адаптации сенсорных систем и пищеварительного тракта.

У специализированных хищных грызунов – кузнечиковых хомячков, в качестве адаптации к питанию беспозвоночными в желудке возникает специальный фундальный мешочек (Horner et al., 1964). Он защищает пищеварительные железы от давления твердого хитина и тем самым позволяет большому количеству пищи, преимущественно насекомым, легко усваиваться.

Роль различных сенсорных систем, задействованных во время охоты, зачастую не равноценна (Ewer, 1973). При поиске добычи находящейся на расстоянии, грызуны, как правило, полагаются на звуковые сигналы (стимулы) (Langley, 1983b; Langley, 1985). У хищных кузнечиковых хомячков возможность слышать потенциальную добычу приводила к снижению частоты потерь добычи и задержек перед нападением во время охоты на подвижную добычу – сверчков. При нахождении на расстоянии хомячки предпочитали следовать на слуховые сигналы, указывающие на движение добычи (Langley, 1983b). При непосредственной близости от добычи, обонятельные сигналы предположительно будут играть заметную роль в решении о нанесении смертельного укуса (Langley, 1981b). Основной причиной подобных изменений в приоритетах использования сенсорных систем является преимущественно ночной образ жизни вида (Jahoda, 1972; Langley, 1983b). Интересно также отметить, что кузнечиковые хомячки локализуют звуки точнее, чем нехищные грызуны, но уступают в данных возможностях истинным хищникам и различным крупным видам крыс (Heffner, Heffner, 1988). Новейшие исследования организации соматосенсорного кортекса мозга кузнечиковых хомячков показывают существенное доминирование в неокортексе крупных визуальных соматосенсорных участков, и меньшей степени слуховой зоны коры (Sarko et al., 2011). Несмотря на то, что эти данные несколько противоречат вышеописанным результатам более ранних исследований, развитие визуальных участков неокортекса согласуется с представлениями о возможности хомячков к визуальному распознаванию различных типов добычи (Langley, 1981b, 1989).

Немаловажным источником информации для «охотников» выступает тактильная чувствительность. У грызунов одним из путей ее получения могут

выступать осязательные механочувствительные волоски – вибриссы (Kemble, Lewis, 1982; Hartmann et al., 2003; Nelson, MacIver, 2004; Favaro et al., 2011; Mitchinson et al., 2011). Исключительное значение вибрисс в поведении различных групп животных, в том числе и грызунов, отмечается в течение длительного периода (обзор: Alh, 1986), дополняясь и расширяясь в настоящее время (Brecht et al., 2011; Favaro et al., 2011; Mitchinson et al., 2011). Удаление вибрисс у хищного северного кузнечикового хомячка значительно увеличивало время, которое зверьки затрачивали для того, чтобы окончательно умертвить добычу (Kemble, Lewis, 1982). У животных нарушалась координация повторных захватов добычи передними лапами, в том случае если после потери она находилась на близком расстоянии (1-3 см).

На сегодняшний день известно, что проявление охотничьего стереотипа в отношении насекомых у крыс связано с экспрессией белка Fos в боковой части промежуточного слоя верхнего двухолмия (Comoli, Canteras, 1998). Кроме того, верхнее двухолмие получает соматосенсорную информацию от вибрисс напрямую от тройничного нерва, неопределенной зоны и ретикулярной формации. Это позволяет предположить, что контакт добычи с вибриссами является вероятным стимулом для запуска охотничьего стереотипа (Favaro et al., 2011). Удаление вибрисс у крыс ухудшает способность удерживать тараканов после захвата и быстро начать преследовать добычу в случае ее бегства.

Высокая устойчивость тенденции атаковать добычу у хищных кузнечиковых хомячков оказалось связана с физиологическими адаптациями (Rowe, Rowe, 2008; Rowe et al., 2013). В аридных регионах западной части Северной Америки – местах обитания этих видов, спектр доступных пищевых ресурсов сокращается. В рацион начинают включаться различные защищенные типы добычи, имеющей острые придатки или обладающей высокой токсичностью (Flake, 1973; Hansen, 1975). Очевидным ответом на такое воздействие будет выработка устойчивости к токсинам и повышение болевого порога или полное нивелирование боли. Яд древесного скорпиона (*Centruroides exilicauda*) вызывает боль у многих млекопитающих (домовых мышей, крыс, человека) путем

активации потенциал-зависимого Na<sup>+</sup> канала NaV1.7. У южного кузнечикового хомячка (*O. torridus*) показано, что за передачу болевых сигналов в центральную нервную систему отвечает канал NaV1.8 (Rowe et al., 2013). Этот канал имеет варианты аминокислот, которые связываются с пептидами яда и тормозят понижающий в канал поток, что в свою очередь приводит к блокированию болевого сигнала вместо его дальнейшей передачи. Таким образом, высокая толерантность представителей рода *Onychomys* к боль-индуцирующим ядам позволяет беспрепятственно и незамедлительно атаковать опасную добычу. Также интересным является факт внутри- и межвидовой изменчивости по уровню устойчивости к боль-индуцирующим ядам (Rowe, Rowe, 2008). Южный кузнечиковый хомячок (*O. torridus*) и кузнечиковый хомячок Мирнса (*O. arenicola*) более устойчивы к яду древесных скорпионов, чем сверенный кузнечиковый хомячок (*O. leucogaster*). Причиной таких различий, по мнению исследователей, являются различия в особенностях питания. По-видимому, южный кузнечиковый хомячок и кузнечиковый хомячок Мирнса рассматривают скорпионов в качестве потенциальной добычи чаще, чем северный вид.

### 1.6 Онтогенез охотничьего поведения у грызунов

Наиболее полно развитие охотничьего поведения грызунов на ранних этапах развития изучено у эврифагов сирийских хомячков (*M. auratus*) (Polsky, 1977a, 1978; Langley, 1987) и хищных северных (*O. leucogaster*) и южных кузнечиковых хомячков (*O. torridus*) (Baxter, 1979; Langley, 1986a, 1987, 1994).

Возраст является одним из важных факторов в развитии охотничьего поведения у сирийских хомячков (Polsky, 1977a). Первые проявления охотничьего поведения у «наивных» особей этого вида отмечались в 30-дневном возрасте, однако охотились не все особи. С возрастом и количеством проведенных тестов, наблюдался рост доли охотившихся особей, и уменьшалось время задержки перед нападением на добычу. Так, если в первом тесте доля успешных охотников составляла только 30%, то после проведения шести тестов она составляла 80-90%. Количественный анализ элементов поведения в этограмме этого вида показал

существенное снижение с возрастом средней частоты укусов и неуспешных захватов добычи. Это означает, что индивидуальный опыт имеет большое значение для созревания стереотипа охотничьего поведения у сирийского хомячка. При этом на формирование охотничьего поведения влияло предварительное ознакомление с потенциальной добычей. В группе молодых наивных особей, имевших в течение 15 дней возможность ознакомиться с запахом живой добычи (саранчи), существенно уменьшалось время задержки перед нападением на добычу. В группе особей, имевших возможность наблюдать живых нимф саранчи в герметичном прозрачном кубе и в контрольной группе (пустой куб) время задержки перед нападением не различалось, но было ниже, чем в первой группе. Таким образом, именно запах потенциальной добычи важен для формирования охотничьего поведения у этого вида.

У кузнечиковых хомячков стереотип охотничьего поведения проявляется по принципу «все и сразу» (Baxter, 1979; Langley, 1986a). В экспериментах уже в 22-дневном возрасте охотничье поведение проявлялось у всех особей без предварительного опыта (Langley, 1986a). При этом состав элементов поведения, входящих в стереотип, был сходным как у молодых («наивных»), так и опытных 70-дневных особей. Южные кузнечиковые хомячки в результате опыта, полученного в контактах с опасной добычей, способны корректировать свой охотничий стереотип (Langley, 1981, 1989). Первоначально неопытные животные атакуют скорпионов, пытаясь схватить и нанести серию смертельных укусов в голову, также как если бы они охотились на незащищенную добычу, например, сверчков. Со временем тактика охоты на скорпионов изменяется. Опытные животные концентрируют атаку на каудальной части скорпиона, стремясь серией укусов повредить жало, после чего переключаясь на голову добычи. Следует отметить, что при этом относительно жесткий стереотипный порядок действий сохраняется (захват лапами, за которым следует один или несколько укусов).

Другое исследование особенностей развития охотничьего стереотипа на более поздних этапах развития проведено на примере двух всеядных видов – белоногого и оленьего хомячков (*P. leucopus* и *P. maniculatus*) (Kreiter,

Timberlake, 1988). В лабораторных экспериментах был выявлен стереотип охотничьего поведения этих зверьков по отношению к подвижным сверчкам. Хомячки захватывали добычу передними лапами и наносили укусы в голову или грудь насекомого, повреждая нервные ганглии и обездвиживая. Роль опыта оказалась различной у двух видов. У *P. leucopus* эффективность поимки сверчка возрастала постепенно, в зависимости как от возраста, так и от возможности манипулировать с добычей, и для совершенствования стереотипа хомячкам этого вида требовалось много сеансов взаимодействия со сверчками. Представителям *P. maniculatus* нужна была лишь незначительная «шлифовка» врожденного охотничьего стереотипа. Эффективная последовательность точных движений сохранялась у них и после годичного содержания в изоляции от живой добычи. В целом, это согласуется с экологическими особенностями этих видов, с большим разнообразием местообитаний, занимаемых *P. leucopus*, а у *P. maniculatus* – с его положением генералиста в относительно стабильной среде.

### 1.7 Подходы к сравнительному анализу стереотипов поведения

Одна из важных проблем в изучении поведения животных – это поиск надежного критерия для оценки изменчивости и сложности поведенческих последовательностей. В эволюционной биологии изменчивость известна как важный механизм видообразования у животных, и различия во врожденных поведенческих стереотипах имеют высокую диагностическую ценность для идентификации видов. Для исследования эволюционной преемственности поведения важно не только выделять ключевые элементы и их совпадение в стереотипах разных видов, но и степень их связности (Spruijt, Gispen, 1983).

Одна из первых попыток сравнительно-эволюционного исследования охотничьего поведения разных видов основана на анализе этограмм у семейств виверровых *Viverridae* и кошачьих *Felidae* (Leyhausen, 1965). В результате дальнейшего обобщения сравнительно-этологических данных была предпринята попытка исследования эволюции охотничьего поведения у млекопитающих

(Eisenberg, Leyhausen, 1972), в которой были обобщены описательные сравнения этограмм охотничьего поведения различных видов.

Дальнейшее развитие методов сравнительного анализа этограмм с применением частотных (Spruijt, Gispen, 1983), а затем и стохастических характеристик позволило получать количественные оценки связности отдельных элементов поведения между собой (Casarrubea et al., 2008, 2009).

Для анализа связанности элементов, представленных в этограммах, применяются различные методы. Одним из первых был предложен метод матриц перехода (transition matrix) (Spruijt, Gispen, 1983). Метод позволял отразить частоты, с которой один элемент поведения следовал за другим. Интерпретация результатов, полученных таким методом, затруднительна. Ряд трудностей связан с оценкой значения каких-либо переходов между элементами поведения (Casarrubea et al., 2009). В дальнейшем на базе этого метода, через различные преобразования матриц перехода, были предложены иные подходы к оценке связанности элементов поведения: кластерный анализ, анализ скорректированных остатков, стохастический анализ (цепи Маркова) (Casarrubea et al., 2008, 2009; Kershenbaum et al., 2014).

Кластерный анализ позволяет отразить связанность поведенческих элементов в виде дендрограммы, где наиболее связанные элементы поведения будут располагаться ближе друг к другу (Casarrubea et al., 2008, 2009). Для этого матрица переходов преобразуется в матрицу сходства через определенный алгоритм, позволяющий идентифицировать поведенческие кластеры (Mos et al., 1987). Анализ скорректированных остатков позволяет сравнивать несколько матриц переходов, опираясь на разницу между наблюдаемыми и ожидаемыми значениями для данного перехода (полученными на основе случайного распределения) (Tavare, Altham, 1987). Матрица переходов превращается в матрицу, содержащую скорректированные остатки. Для каждого отдельного перехода рассчитывается разница между наблюдаемым и ожидаемым значением. Положительные остатки указывают на то, что переходы происходят чаще, чем ожидалось; отрицательные остатки – наоборот.

Один из наиболее популярных подходов заключается в описании поведенческих последовательностей на основе стохастических процессов, в частности, с применением Марковских цепей (обзор: Kershenbaum et al., 2014). Цепь Маркова порядка  $n$  характеризует последовательность событий (символов), вероятности которых зависят от того, какие  $n$  событий предшествовали данному. Таким образом, выявляются закономерности, позволяющие оценить связанность элементов внутри некоего упорядоченного процесса.

Оценку связанности элементов поведения можно проводить не только в рамках вероятностных характеристик, но и с учетом времени. Для этого применяется T-pattern анализ, позволяющий оценить значимые отношения (т.е. критические интервалы) между событиями в течение времени (Magnusson, 2000).

Количественное сравнение поведенческих последовательностей 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. В случае гибкого поведения «сложность» связана с решением задач и принятием решений, а при рассмотрении стереотипов – с внутренней организацией и «логикой» стандартных реакций на повторяющиеся ситуации (Пантелеева и др., 2010). Для анализа крупных поведенческих блоков, состоящих из большого числа элементов, необходим надежный критерий, позволяющий количественно оценить и «вскрыть» закономерности поведения. В таком случае методы, основанные на стохастическом «описании» последовательности действий – цепи Маркова, требуют большого объема данных для статистической оценки их значимости (Ryabko et al., 2013). В качестве инструмента для количественного описания стереотипов поведения и оценки их сложности Б.Я. Рябко был предложен метод, основанный на применении идей, связанных с понятием Колмогоровской сложности (Колмогоров, 1965). Этот метод объединил в себе идеи теории информации и математической статистики (Ryabko et al., 2013). Сложность последовательности букв, по Колмогорову, это длина в двоичном алфавите

минимальной программы, которая порождает эту последовательность. В своих исследованиях Колмогоров (Колмогоров, 1965) определил, что сложность последовательности символов взаимосвязана такими характеристиками как хаотичность и избыточность. Под хаотичностью понимают неопределенность (непредсказуемость) появления в последовательности какого-либо символа из алфавита, а под избыточностью – меру предсказуемости появления последующего элемента, обусловленную предшествующими элементами последовательности. Необходимо отметить, что вычисление Колмогоровской сложности является алгоритмически неразрешимой задачей. Однако можно получить достижимое приближение к Колмогоровскому минимальному описанию, за счет применения алгоритмов сжатия данных, реализованных в программах-архиваторах. Последовательность, сжатая архиватором, представляет собой некоторую «программу», которая затем при декодировании интерпретируется таким образом, что на выходе мы видим исходную последовательность символов. Эта «программа» и является приближением к Колмогоровской минимальной программе (Ryabko et al., 2006). Таким образом, случайные непредсказуемые последовательности символов с низкой избыточностью будут сжиматься хуже, чем последовательности, обладающие высокой предсказуемостью. На основании этого свойства можно судить об относительной сложности последовательности символов, «записанной» в файлах, допускающих разные степени сжатия архиваторами.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Общие сведения о материале

Регистрировалось охотничье поведение разных видов при охоте на подвижную и малоподвижную добычу. 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*).

Общая информация об объеме исследованного материала представлена в таблице 1. Особи серой крысы (n=162) – беспородные, являются потомками линейных животных. Аутбредные хомячки Кэмпбелла (n=19) предоставлены вивариумом Института цитологии и генетики СО РАН, где они содержались на протяжении 20 поколений. Полевые мыши были отловлены в естественных условиях (n=24), либо являлись потомками диких животных, содержащихся в виварии на протяжении двух поколений (n=9). Часть особей плоскочерепных полевок (n=6) – «дикие», остальные являются их потомками первого (n=2) и второго поколения (n=12). Часть тувинских полевок была отловлена в естественных условиях (n=4), остальные животные являлись их потомками первого поколения (n=12). Малые лесные мыши (n=7), узкочерепные полевки (n=58) и обыкновенные бурозубки (n=11) отловлены в природе. В отлове диких животных в разные годы принимали участие сотрудники института: О.Б. Выгоняйлова, В.В. Панов, П.А. Задубровский. Отловы полевых мышей проводились в 2012-2014 гг. на территории Приобской лесостепной провинции в 30 км от г. Новосибирска. Отловы малых лесных мышей и узкочерепных полевок проводились в 2014-2015 гг. на территории Карасукского стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, западнее г. Карасука Новосибирской области. Обыкновенные бурозубки отлавливались в 2014 году в тех же районах.

*Alticola ssp.* 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) и Западной Тувы (районы рек Каргы и Моген-Бурен) в 2014 году.

Таблица 1 – Общие сведения об объеме исследованного материала.

№ 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
<b>Итого:</b>				<b>332</b>	<b>648</b>	<b>162,9</b>

## 2.2 Экологические характеристики исследованных видов

### Серая крыса *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)

Распространена всемирно (кроме Антарктиды). Исходно на равнинах севера и северо-востока Китая, Забайкалья, Приамурья, Приморья, Японских островах (Млекопитающие России:..., 2012).

Эврифаг, взрослые особи отдают предпочтение животной пище (Громов, Ербаева, 1995). В рацион входят насекомые, моллюски, рыба, лягушки, ящерицы, мелкие грызуны и птицы (Формозов, 1945; Яковлев, 1949; Романов, 1963). Способность охотиться на широкий спектр добычи позволяет рассматривать вид как хищника-генералиста.

В естественных условиях активность сумеречная и ночная, в антропогенной среде легко адаптируется, изменяя ритмы активности (Громов, Ербаева, 1995). В природных условиях роет простые норы, располагающиеся группами, реже одиночные; бескамерные, имеющие характер ходов сообщения, или с гнездовыми камерами. Ведет как одиночный, так и групповой, а в естественных условиях – колониальный образ жизни (Громов, Ербаева, 1995). Этим обусловлена пластичность пространственно-этологической структуры популяций. Синантропные популяции размножаются круглогодично, дикие популяции, как правило, ограничены теплым сезоном года. Самка приносит до 3 пометов в год, по 7-9 детенышей.

#### **Полевая мышь** *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)

Ареал вида разорван. Его западная часть (Европейско-Сибирско-Казахстанская) – от центральной Европы до верховий Ангары без северных регионов (в Карелии только до г. Кондопоги) и пустынь. Южная граница по северу Балканского полуострова, Предкавказью, низовьям Волги, северному Казахстану до Иртыша, где поворачивает к Балхашу, идет по его юго-восточному берегу до Или и по юго-западным предгорьям Тянь-Шаня поворачивает на север, проникая краевой частью в северо-западные районы Китая, и через низкогорья Алтае-Саянской горной страны к верховьям Ангары. Восточная часть ареала (Дальневосточно-Китайская) включает юго-восточное Забайкалье, Приамурье, запад и юг Приморья, Корейский полуостров, широко по восточному и центральному Китаю до восточного Тибета на западе и побережья Южно-Китайского моря на востоке; остров Тайвань (Млекопитающие России:..., 2012). Полевая мышь придерживается кустарниковых зарослей на лугах и полях; осенью собирается в копнах, скирдах и ометах; часто зимует в постройках человека (Громов, Ербаева, 1995).

Зернояд, склонен к эврифагии, в питании хорошо выражена сезонная смена кормов: весной и в начале лета – зеленые части растений, осенью и зимой преобладают семена и ягоды. Большое значение в питании имеют насекомые,

особенно весной и осенью (Свириденко, 1944; Шубин, 1991; Громов, Ербаева, 1995). В разнообразных природных популяциях в желудках полевых мышей по различным данным наблюдается от 7 до 30% различной животной пищи (Gebczynska et al., 1989; Окулова, Антонец, 2002; Москвитина, Сучкова, 2009; Окулова и др., 2011). Лабораторные исследования показывают, что в роли потенциальной массовой добычи в естественных условиях для полевых мышей могут выступать рыжие лесные муравьи (Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013). В городской среде доля животной пищи в желудках полевых мышей резко возрастает, порядка 70% останков принадлежит беспозвоночным, преимущественно гусеницам перепончатокрылых, жукам и губоногим (Babinska-Werka, 1981; Babinska-Werka, Garbarczyk, 1981).

Проявляет хорошо выраженную дневную активность (Наумов, 1948; Шубин, 1991), в целом относится к видам с монофазной активностью преимущественно в ночное время (Ердаков, 1984). Тип пространственно-этологической структуры – система относительно устойчивых агрегаций взрослых разнополых особей с частично перекрывающимися участками обитания (Громов, 2008). Норы имеют по 3-4 входных отверстия и 1-2 камеры, расположенные на глубине 30-35 см. Охотно селится в прикорневых пустотах, среди завалов камней, образующихся на краях полей после их расчистки. В местах, заливаемых талыми водами, строит шарообразные гнезда на кустах и в траве (Громов, Ербаева, 1995). Размножается 2-3, реже 4 раза в году. Выводок состоит в среднем из 5-7 детенышей.

#### **Малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811)**

Распространенный вид в умеренных широтах восточной Европы и Западной Сибири. Западная часть ареала надвида, юго-восточная граница строго не определена (Млекопитающие России..., 2012). Характерный обитатель широколиственных, смешанных и хвойных лесов с незначительной примесью широколиственных пород. Селится в безлесных местах: целинной высокотравной

степи; зарослях бурьяна на межах и пустошах; в горах – альпийском высокоотравье и каменистых россыпях (Громов, Ербаева, 1995).

Преимущественно семеноядный вид, однако наряду с семенами (в основном древесных растений) в рационе присутствуют ягоды и насекомые, в меньшей степени – зеленые части растений (Наумов, 1948; Громов, Ербаева, 1995; Окулова, Антонец, 2002). В широколиственных лесах Средней России и Кавказа в течение года наблюдается отчетливая смена кормов: ранней весной мыши поедают остатки прошлогоднего урожая семян, с началом вегетации – зеленые части растений; после созревания некоторых семян и ягод в середине-конце июня доля зеленого корма снижается. К концу лета в рационе вновь начинают преобладать зеленые корма, а также насекомые, в сентябре-октябре по мере созревания семян их доля в рационе возрастает, мышь делает зимние запасы семян в норах и дуплах. Характерны сезонные кормовые миграции (Громов, Ербаева, 1995).

Активность преимущественно в сумеречное и ночное время (Громов, Ербаева, 1995; Дьяченко, Панасюк, 2015). Социальная организация элементарных внутрипопуляционных группировок малоизучена. Селится в естественных убежищах, часто дуплах, расположенных на значительной высоте. В степной зоне роет несложные норы под корнями деревьев. В зимнее время года может поселяться в жилых и хозяйственных постройках (Громов, Ербаева, 1995). Отличается высокой интенсивностью размножения (Окулова, Антонец, 2002), в теплые зимы и после большого урожая семян (желудей, буковых орешков) способны размножаться круглогодично, наиболее интенсивно – с апреля по август. Число выводков у зимовавших самок 2-4, у сеголетков 1-2, в каждом помете 5-7 детенышей (Громов, Ербаева, 1995).

#### **Узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779)**

Ареал состоит из нескольких участков. Встречается в тундрах от устья Печеры до Ямала, восточнее от Анабара до Колымы. Изолят в остепененной зоне центральной Якутии по долинам Лены, Вилюя, Алдана. Южная часть ареала

проходит от верхнего Урала, Тобола, Оби и Иртыша, захватывая восточный Казахстан и северный Тянь-Шань, далее на восток по степям Саянского региона, Монголии, Прибайкалья, юго-востока Забайкалья и районов с обеих сторон от Большого Хингана. Изоляты в степях среднего Приамурья и в среднем течении Хуанхэ (Млекопитающие России:..., 2012).

Типичный «зеленояд», питается разнообразными наземными и подземными частями диких и культурных растений, предпочтение отдается бобовым и злакам (Громов, Ербаева, 1995). Однако наряду с растительной пищей в желудках узкочерепных полевок обнаруживаются остатки хитинового покрова, фрагменты волосяного покрова мышевидных грызунов и мышц позвоночных (Строганов, Потапкина, 1950).

Образ жизни изучен слабо. Активность круглосуточная, предположительно полифазная (Ердаков, 1984), в теплое время года высока вечерняя и ночная активность. Пространственно-экологическая структура – слабо консолидированные семейные группы (Громов, 2008), предположительно занимающие несколько убежищ разного назначения (гнезда, норы, укрытия), соединенных сетью троп с кормовыми площадками в единое целое (Пальчех и др., 2003). Колонии, приравняемые к семейным группам, имеют изменчивую сезонную структуру в зависимости от плотности населения и фазы популяционного цикла (Малькова, Пальчех, 2003). В летний период участки обитания взрослых особей и сеголеток распределены по площади равномерно, а весной и зимой образуются агрегации в микростациях, отличающихся наилучшими кормовыми и защитными условиями (Громов, 2008). Размножается в течение всей теплой части года, в тундре размножение может начинаться еще под снегом. Самки приносят 4-5 пометов, по 7-9, реже 12 детенышей.

#### **Плоскочерепная полевка *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899)**

Распространена в сухих и каменистых биотопах восточного Казахстана, Алтая, Тувы (Млекопитающие России:..., 2012). Животные группы скальных

полевков привязаны к специфическим элементам ландшафтов (верхние пояса гор, скальные выходы и россыпи камней) (Литвинов и др., 2014).

Растительный вид; доля животных кормов невелика, но наблюдается постоянно. В полупустынях поедает различные эфемероиды, в горах – виды мезофильного разнотравья, включая семена. Запасающий вид (Афанасьев и др., 1953; Громов, Ербаева, 1995).

Длительные паузы в прерывистой круглосуточной активности приходятся на жаркое время суток и дождливые дни (Громов, Ербаева, 1995). Наиболее активны в ночное и сумеречное время суток (Афанасьев др., 1953). Пространственно-этологическая структура вида на сегодняшний день изучена слабо. Для вида характерны обособленные колониальные поселения. Основным фактором, определяющим размещение и плотность населения в популяциях, является наличие каменистых убежищ в высокогорьях (Юдин и др., 1979). Размножаются с конца марта по август включительно (Шубин, 1991). Самки приносят не более двух пометов за сезон, по 5-7 детенышей (Громов, Ербаева, 1995).

#### **Тувинская скальная полевка *Alticola tuvinicus* (Ognev, 1950)**

Распространение. Северная часть Монгольского Алтая, Танну-Ола, хребет Академика Обручева, северное Прихубсугулье; Кузнецкий Алатау; остров Ольхон, соседние острова и близлежащее побережье оз. Байкал (Млекопитающие России:..., 2012). Места обитания приурочены к краям каменных россыпей и обнаженным скалам (Литвинов и др., 2014).

Растительный вид, питающийся различными частями травянистых растений (Громов, Ербаева 1995; Павлинов, 1999). Делает запасы.

Активность полифазная (Громов, Ербаева 1995). Пространственно-этологическая структура вида на сегодняшний день изучена слабо. Живут небольшими колониями, нор не роют – основными убежищами служат пустоты между камнями и щели в скалах. Особенности размножения изучены слабо.

### **Хомячок Кэмпбелла *Phodopus campbelli* (Thomas, 1905)**

Распространен на территории Монголии, северного Китая, Горного Алтая, Тувы, Забайкалья. В России, в степях Горного Алтая, на юге Тувы, Бурятии, в юго-восточном Забайкалье (Млекопитающие России:..., 2012). Обитает в степи, полупустынях и пустынях (Феоктистова, 2008).

Как и большинство представителей рода *Phodopus* относится к потребителям смешанных кормов (Наумов, 1948), отдает предпочтение семенам растений и животной пище (насекомым и их личинкам) (Некипелов, 1960; Пешков, 1960; Флинт, Головкин, 1961). В некоторых источниках указывается значительная доля зеленых кормов в рационе (Мещерский, 1992). Характерно запасание корма (Некипелов, 1941, 1960).

Активность преимущественно ночная и сумеречная. Для вида характерна чрезвычайно низкая плотность населения, взрослые самцы занимают широко перекрывающиеся участки обитания площадью 2-4 га с обособленными центрами активности. Гнездовые участки самок занимают значительно меньшую площадь (1-2 га) и практически изолированы друг от друга (Васильева и др., 1988). Тип пространственно-этологической структуры – система обособленных индивидуальных участков обитания (Громов, 2008). Типичный норник, обитающий на открытых пространствах. По типу строения нор сходен с джунгарским хомячком: одна жилая камера, имеющая 2-6 выходов. За сезон самки приносят 3-4 выводка по 6-8 детенышей (Феоктистова, 2008).

### **Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* (Linnaeus, 1758)**

Распространена в лесных и лесостепных ландшафтах Европы, включая Великобританию и изолированные участки ареала в Испании и Франции; Западной Сибири, юг Средней Сибири до Забайкалья и севера Монголии (Млекопитающие России:..., 2012). Ареал простирается через всю Европу, лесотундровую, таежную, лесостепную и степную зоны (Юдин, 1989). Селится в разнообразных местах, предпочитая спелые лиственные и смешанные хвойно-лиственные леса, зеленомошные сосняки и ельники, а также зарастающие вырубki (Ивантер, 2008б).

Полифаг (Долгов, 1985), проявляющий себя как активный хищник. Основная пища бурозубок – различные беспозвоночные, ведущие напочвенный и почвенный образ жизни. Мелкие жуки и их личинки, жужелицы и стафилины, щелкуны, долгоносики и листоеды, прочие жесткокрылые поедаются спорадически и в небольших количествах. Существенна в питании роль двукрылых, особенно их личинок, а также гусениц бабочек. Реже и в меньшем количестве поедаются клопы и равнокрылые. Второе после насекомых место в пищевом рационе землероек стабильно принадлежит дождевым червям. Велика частота потребления бурозубками паукообразных – пауков и сенокосцев, меньше и реже поедаются клещи – иксодовые, гамазовые и панцирные. Редким кормом являются многоножки (губоногие) (Юдин, 1956; Ивантер, 2008а). Нападают на лягушек, реже могут нападать на полевок, чаще поедают трупы этих животных или их детенышей. Зимой большую роль в питании землероек играют семена древесных пород, особенно сосны, ели и березы (Гуреев, 1979; Павлинов, 1999; Ивантер, 2008б).

Активность полифазная (Долгов, 1985), круглосуточная, из-за высокой скорости метаболизма необходимой для поддержания постоянной температуры тела животные должны постоянно разыскивать пищу (Ивантер, 2008б). Для вида характерны закономерные сезонные и годовые изменения биотопического размещения, связанные с плотностью. В годы и сезоны высокой численности население бурозубки широко расселяются по основным биотопам, а при снижении численности – концентрируется в немногих наиболее благоприятных местообитаниях (Естафьева, 1994; Ивантер, 2008б).

Территориальное поведение имеет ряд особенностей. Так, на территории Карелии зимовавшие самки в период размножения имеют четко выраженные индивидуальные участки, которые в различной степени перекрываются между собой. После окончания размножения отдельные самки покидают свои участки либо активно передвигаются по близлежащей территории. Взрослые самцы – наиболее подвижная часть популяции, не имеющие постоянной территории. Прибылые зверьки занимают промежуточное положение, в зависимости от

биотопа, в год высокой численности, имеют небольшие, но ясно очерченные индивидуальные участки (Ивантер, 2008б).

Гнездо шарообразной формы, строится из мелких растительных остатков и располагается на поверхности земли или заброшенных норах других видов (Гуреев, 1979). Сезон размножения занимает у землероек весь теплый период года, с мая по сентябрь. За весь период размножения бывает 2-3 помета, по 3-11, чаще 6-8 детенышей (Гуреев, 1979; Ивантер, 2008б).

### **2.3 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 (light:dark cycle). Все животные имели постоянный доступ к воде и пище. Кормление грызунов производилось раз в сутки. Все грызуны каждый вечер после тестирования получали зерновую смесь, свежие овощи и фрукты. Крыс раз в неделю кормили сваренным вкрутую яйцом, полевых мышей – ежедневно небольшим объемом гамаруса, а все виды полевок получали свежее разнотравье. Обыкновенные бурозубки раз в час получали две личинки и одно имаго мучного хрущака.

Для наблюдения за процессом охоты 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. Передерживали на арене в течение 5 минут, после чего предъявляли добычу (аккуратно сбрасывали в арену сверху). Действия животных фиксировались с помощью видеокамер: Sony Handycam DCR–SR68 (частота кадров при съемке: 30 кадров/сек для крыс и мышей), Sony HDR–AS200V (частота кадров при съемке: 30 кадров/сек для полевок, хомячков и 60 кадров/сек – для бурозубки). Если животное охотилось, то на арену помещали последовательно еще две единицы добычи. Наблюдения длились до завершения поедания добычи, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, прекращались через 10 мин. В дальнейшем для анализа

отбирались только случаи успешной охоты, закончившейся поимкой и поеданием добычи.

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. У скальных полевок и малой лесной мыши, вследствие малых выборок, исследовались только репертуар и результативность охотничьего поведения.

#### **2.4 Исследование проявлений охотничьего поведения у мелких млекопитающих**

Исследовалось спонтанное проявление охотничьего поведения. Для этого животным предлагали живую добычу: в одних тестах подвижную, в других – малоподвижную. Каждый вид добычи был приблизительно одного размера. В качестве подвижной добычи использовались имаго мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789), средняя длина тела  $27,93 \pm 0,22$  мм. В качестве малоподвижной добычи использовались личинки старших возрастов большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758), средняя длина тела  $23,68 \pm 0,22$  мм. Оба вида модельной добычи традиционно использовались в исследованиях охотничьего поведения грызунов. Обыкновенные бурозубки дополнительно тестировались с двумя различными типами небольшой (до 1 см) малоподвижной добычи: имаго большого мучного хрущака и имаго мухи. Мухи предварительно подвергались кратковременному воздействию низких температур ( $-5^\circ$  в течение 30 сек). Доли охотившихся и не охотившихся особей у разных видов, а также успешных и неуспешных атак, сравнивали с помощью точного теста Фишера с поправкой Бонферрони. Расчеты проводились при помощи пакета статистических программ «R» (ver. 3.1.0; Rstudio, ver. 0.98.1103).

Серые крысы (adultus). В тесте с подвижной добычей использовались выращенные в лаборатории беспородные взрослые серые крысы ( $n=81$ ) в возрасте до 1,5 лет. Животные были «наивными», то есть, ранее не сталкивались насекомыми. Для тестирования с малоподвижной добычей использовались «наивные» взрослые крысы ( $n=29$ ), ранее не участвовавшие в экспериментах. Все животные тестировались один раз.

Крысята (juvenis). В тесте с подвижной добычей использовались «наивные» выращенные в лаборатории крысята ( $n=52$ ) в возрасте 30-40 дней. На предварительном этапе исследования, проведенном на группе из семи 25-дневных крысят, было показано полное отсутствие интереса к добыче. Этим обусловлен выбор 30-дневного возраста для начала тестирования. Двадцать один крысенок был протестирован в 30-дневном возрасте, из которых четыре охотившиеся неуспешно и семь не охотившиеся особей были протестированы повторно через 5 дней. Пятнадцать животных протестированы в 32-дневном возрасте, с повторным тестом охотившихся неуспешно ( $n=2$ ) и не охотившихся крысят ( $n=5$ ) через 8 дней, а также четырех не охотившихся крысят через 6 дней. Шесть особей тестировались в 33-дневном возрасте, с повторным тестом не охотившихся животных ( $n=4$ ) через 7 дней. Десять крысят протестированы в 34-дневном возрасте, из них два не охотившихся животных тестировались повторно через 6 дней. Эксперимент с малоподвижной добычей не проводился.

Полевые мыши. В тесте с подвижной добычей использовались разновозрастные, выращенные в лаборатории потомки диких животных ( $n=9$ ) и дикие полевые мыши ( $n=17$ ). Мыши, выращенные в лаборатории, не имели опыта охоты на насекомых, т.е. были «наивными». В первом тесте использовались 26 животных, из которых 15 были протестированы повторно через 30-50 дней. Тестирование с малоподвижной добычей проводилось два раза на группе диких животных ( $n=7$ ), ранее не участвовавших в экспериментах.

Малые лесные мыши. В эксперименте с подвижной добычей использовались разновозрастные дикие малые лесные мыши ( $n=7$ ). Животные тестировались один раз. Эксперимент с малоподвижной добычей не проводился.

Узкочерепные полевки. С подвижной добычей разновозрастные дикие узкочерепные полевки тестировались три раза с интервалами 1-4 дня. В первом тесте использовались (n=46) животных, во втором (n=42), в третьем (n=40), снижения количества особей в выборке связано с естественной убылью. Тестирование с малоподвижной добычей проводилось два раза на группе диких животных (n=12), ранее участвовавших в эксперименте с подвижной добычей.

Плоскочерепные полевки. В эксперименте с подвижной добычей использовались разновозрастные плоскочерепные полевки (n=20), из них 9 особей в 30-дневном, 3 – в 45-дневном возрасте. Из 8 животных старше одного года, 6 были «дикими», а 2 особи их первым поколением. Все молодые особи (30-45 дней) – второе поколение виварных животных. Животные тестировались один раз. Эксперимент с малоподвижной добычей не проводился.

Тувинские полевки. В эксперименте с подвижной добычей использовались разновозрастные тувинские полевки (n=16) в возрасте старше одного года, из них 4 животных были «дикими», а 12 полевок первым поколением виварных животных. Животные тестировались один раз. Эксперимент с малоподвижной добычей не проводился.

Хомячки Кэмпбелла. В экспериментах с подвижной добычей разновозрастные лабораторные «наивные» хомячки Кэмпбелла тестировались семь раз с интервалами от 2 до 7 дней. В первом тесте использовались (n=19), в последующих тестах (n=18) животных. Для теста с малоподвижной добычей использовались лабораторные хомячки (n=8), ранее тестируемые с подвижной добычей. Тестирование с малоподвижной добычей проводилось один раз.

Обыкновенные бурозубки. С подвижной добычей разновозрастные дикие обыкновенные бурозубки тестировались два раза. В первом тесте участвовали (n=11) животных, из которых (n=10) были протестированы повторно. В эксперименте с малоподвижной добычей использовались разновозрастные дикие бурозубки (n=5), ранее не участвовавшие в экспериментах. Животные тестировались три раза с каждым видом малоподвижной добычи.

## 2.5 Анализ поведения

### Основные понятия, используемые при описании поведения животных

Для описания поведения в качестве элементарной единицы выделяются элементарные двигательные акты и позы (Tinbergen, 1951) – для краткости, «элементы поведения». *Поведенческой последовательностью* обозначается произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей выделяются *поведенческие стереотипы*, состоящие из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (Пантелеева и др., 2010; Panteleeva et al., 2012). Проявление стереотипов в контексте поведения носит вероятностный характер: отдельные элементы могут выпадать или, наоборот, повторяться, они также могут быть «разбавлены» элементами поведения, не относящимися к данному стереотипу («шумом»). *Фиксированным комплексом действий* (ФКД), вслед за этологами классической школы, обозначаются генетически обусловленные последовательности поведенческих элементов, постоянные по составу и по порядку совершения (Зорина, Полетаева, Резникова, 2013). Примерами могут служить ФКД захвата добычи, спаривания, чистки тела. Стартуя по принципу «спускового крючка» в ответ на воздействие ключевого стимула, ФКД разворачивается как единая серия действий, вплоть до завершающего акта. ФКД отличается от стереотипа тем, что является неделимым: если старт состоялся, то ФКД дойдет до конца. Так, Лоренц (Lorenz, 1950), в ряду множества других ФКД, приводил в пример охотничье поведение скворца, которое разворачивалось в ответ на ключевой стимул (или даже «внутреннее раздражение») полностью автоматически, пусть и в отсутствие добычи. Возможен был и такой вариант: скворец ловил настоящую муху, но она выскальзывала, тогда он щелкал клювом вхолостую, а затем совершал глотательные движения.

Как стереотип, так и ФКД отличаются от поведенческой последовательности «связностью» своих элементов, то есть более (для ФКД) или менее (для стереотипа) явно выраженной их взаимозависимостью. Примером стереотипного поведения, включающего в себя ФКД, может служить

упорядоченное поведение личинки ручейника *Chaetopteryx villosa* при строительстве «домика» из песка и других частиц со дна водоема. В процессе строительства прикрепления частиц и продолжительные ощупывания повторяются сериями, одно за другим, во время остановок. Эти серии сменяются сериями повторяющихся отказов от частиц и кратких ощупываний во время передвижения (Непомнящих, 2004). Другим примером может являться охотничий стереотип муравьев *Myrmica rubra* при охоте на ногохвосток. Муравей обнаруживает потенциальную жертву, сближается с ней, насккивает на нее, захватывает жвалами и ударяет жалом, после чего перехватывает ее более удобным образом для умерщвления и транспортировки. Поведенческая последовательность, состоящая из наскока, захвата и удара жалом, получила название «атака наскоком», она же в данном стереотипе является ФКД. В случае, когда муравей в результате наскока промахивался, он «в холостую» кусал, а затем погibal брюшко и жалил «отсутствующую добычу», после чего стереотип мог начинаться заново (Пантелеева и др., 2010).

Как стереотипы, так и ФКД могут быть специфичными для вида. Классическим примером являются устойчивые последовательности элементов поведения при ухаживании и образовании пары у разных видов животных. Следует отметить, что поведенческие стереотипы могут включать элементы, основанные на приобретенном опыте, столь прочно «встроенные» в поведение индивида, что их трудно отличить от генетически детерминированных (Lorenz, 1950). Если «доводка» стереотипа совершается в контексте однотипных «диалогов» между средой и представителями одного вида, то в итоге получается *видотипический стереотип поведения* (Промптов, 1940).

### **Индексация элементов поведения**

Обработка отснятого видеоматериала с фиксацией отдельных элементов поведения проводилась при 5-ти и 25-ти кратном замедлении. Для точности выделения элементов поведения одного уровня у разных видов использована система описания в виде индексов (таблица 2). Индексы отражают положение

различных частей тела: для головы (h), передних конечностей (fl), кистей передних конечностей (ha), туловища (с), задних конечностей (hl), челюстей (j) в сочетании с текущим движением (mv), а их позы и типичные состояния обозначаются цифрами.

Таблица 2 – Индексы, используемые при описании элементов поведения

Части тела, движения	Состояние, поза			
Голова (h)	Спокойное, выпрямленное (0)	Вытянута вперед (1)	Наклонена вниз (2)	
Передние конечности (fl)	Спокойные, касаются земли (0)	Приподняты, перед собой (1)	Вытянуты обе (2)	Спокойные, не касаются земли (3)
	Вытянута одна (4)			
Кисти передних конечностей (ha)	Спокойное, несжатое (0)	Сжаты в захвате (1)		
Туловище (с)	Спокойное, выпрямленное (0)	Вытянуто (1)	Сгорблено (2)	Латерально изогнуто (3)
Задние конечности (hl)	Спокойные, касаются земли (0)	Вытянуты, касаются земли (1)	Спокойные, не касаются земли (2)	
Челюсти (j)	Спокойно сомкнуты (0)	Сжаты в захвате (1)		
Движение (mv)	Остановка (0)	Спокойный шаг (1)	Бег, рысь (2)	Поворот головы (3)
	Поворот корпуса 90° (4)	Разворот корпуса 180° (5)	Движение назад (6)	

Например, элемент поведения «спокойный шаг» (S) описывается набором индексов: h-0 fl-0 ha-0 с-0 hl-0 j-0 mv-1, который расшифровывается следующим образом. Первое значение h-0, ему соответствует спокойное (естественное) положение головы. Далее fl-0, передние конечности спокойные, касаются пола арены. Индекс ha-0 означает, что кисти передних конечностей не сомкнуты. Спокойное, выпрямленное положение тела закодировано в индексе с-0. Задние конечности находятся в спокойном состоянии и касаются земли – индекс hl-0. Индекс j-0 описывает спокойное, сомкнутое положение челюстей, а индекс mv-1 – что животное движется спокойным шагом. Таким образом, если голова животного находится в спокойном естественном положении, передние лапы касаются земли и кисти при этом несжатые в захвате, туловище в спокойном

выпрямленном состоянии, задние конечности в естественном спокойном состоянии касаются земли, челюсти спокойно сомкнуты и животное передвигается спокойным шагом, то поведение, описанное с помощью текущего набора индексов – «спокойный шаг» (S).

В случае, если элемент поведения описывается несколькими возможными позами или действиями, то в индексе после указания части тела через запятую идет ряд цифр, соответствующих позам или движениям. Например, элемент поведения – «укус» (W) имеет набор индексов h-0,1,2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,1,2 hl-0 j-1 mv-0,1,2. Положение головы (h) может иметь несколько состояний. Голова может быть в спокойном (0), вытянутом (1) или наклоненном состоянии (2), индекс имеет вид h-0,1,2. Во время укуса передние конечности могут находиться в различных положениях, индекс имеет вид fl-0,1, они могут быть, как в спокойном состоянии и касаться земли (0), так и приподняты перед собой (1). При этом их кисти (ha), могут быть либо сжаты в захвате (1), либо находится в спокойном несжатом состоянии (0). Положение туловища (c) во время укуса, описывается индексом c-0,1,2, т.е. туловище животного может находиться в спокойном (0), вытянутом (1) или сгорбленном состоянии (3). Задние конечности (hl) в спокойном состоянии касаются земли (0). Челюсти сжимаются в захвате j-1. При этом животное может кусать добычу, как во время движения шагом (1) или бегом (2), так и остановившись (0).

Полученный элемент поведения «укус» (W) будет использован, когда наблюдаются следующие положения частей тела: голова в спокойном, вытянутом или наклоненном состоянии, передние конечности касаются земли (кисти не сжаты) или приподняты перед собой (кисти сжаты), туловище находится в естественном спокойном, вытянутом или сгорбленном состоянии, задние конечности касаются земли. При этом челюсти сжимаются в захвате, а животное неподвижно или движется (шаг / бег).

Полный список и описания выявленных элементов поведения с наборами индексов будет представлен в Главе 4.

## **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).

Акты неуспешной охоты, когда животное не могло поймать добычу, фиксировались количественно. Детально анализировались только случаи успешных охот, закончившиеся поимкой и поеданием добычи. Их началом считалось активное взаимодействие с добычей (преследование с последующим укусом или захватом лапами), окончанием – последний элемент поведения перед поеданием добычи. Например, QWERT, где «Т» – поедание добычи с головы, таким образом, исключая поедание, поведенческая последовательность успешной охоты будет иметь вид: QWER. В тех редких случаях, когда животное, повредив добычу, отказывалось от поедания, окончанием стереотипа считался последний наблюдаемый элемент охотничьего поведения: укус (W), захват лапами (E) или откусывание конечностей добычи (H). Полученные поведенческие последовательности переносились через пробел в «суммарные» текстовые файлы в формате (.txt), отдельно для каждого вида.

## **Исследование структуры и организации охотничьего стереотипа**

Использованы данные по охоте на подвижную добычу пяти видов: серой крысе, полевой мыши, узкочерепной полевке, хомячку Кэмпбелла и обыкновенной бурозубке. В «суммарных» текстовых файлах, содержащих поведенческие последовательности успешных охот отдельно по каждому виду, подсчитывалось количество элементов поведения, рассчитывались их доли, длины отдельных последовательностей и содержание в них различных элементов поведения, скорость охоты (количество совершаемых элементов поведения в секунду). Используя данные видеообработки поведения в программе

Observer XT 10.1, у четырех видов грызунов рассчитано время между укусом добычи и последующим захватом лапами.

Для сравнения долей различных типов элементов поведения применялся точный тест Фишера с поправкой Бонферрони. Для сравнения длин стереотипов, количества в них элементов поведения и скорости охоты применялся *H*-критерий Краскела-Уоллиса; при сравнении представлены медиана, первый и третий квартили ( $Me$ ;  $Q_1 - Q_3$ ). Для сравнения тех же параметров охотничьего поведения при парном сравнении взрослых крыс и крысят использовался *t*-критерий Стьюдента для независимых выборок; при сравнении представлены среднее значение и стандартная ошибка среднего ( $M \pm SEM$ ). Планки погрешностей на рисунках обозначают ошибки средних. Расчеты проводились при помощи пакетов статистических программ «R» (ver. 3.1.0; Rstudio, ver. 0.98.1103) и «Past» (PAleontological STatistics, ver. 3.14).

С помощью специальной программы для «суммарного» файла строилась матрица вероятностей перехода от одного элемента поведения к другому (Марковская цепь первого порядка). Матрица размера  $m \times m$  позволяет отразить связанность последующего элемента поведения с предшествующим элементом, где  $m$  – размер «алфавита», из элементов которого состоит анализируемая поведенческая последовательность. Значение вероятности появления элемента  $i$  при условии, что предыдущим элементом был элемент  $j$ , указано в ячейке на пересечении  $i$ -го столбца и  $j$ -ой строки. На основании полученных матриц выделяются схемы охотничьих стереотипов, в которых показан порядок совершения элементов поведения и насколько высока вероятность перехода от одного поведенческого элемента к другому (их связанность). Использовались три диапазона вероятностей, отражающих устойчивость связей: ( $p < 0,2$ ) – неустойчивые связи, ( $0,2 \leq p < 0,5$ ) – устойчивые связи, ( $p \geq 0,5$ ) – высоко устойчивые связи между элементами поведения (Casarrebea et al., 2008). Граница устойчивости связей была понижена с ( $p < 0,25$ ), как было в оригинальной статье, до ( $p < 0,2$ ). Это связано с большим, чем в первоисточнике, количеством выявленных элементов поведения. На схеме отображаются все устойчивые связи

между элементами ( $p \geq 0,2$ ) и некоторые неустойчивые ( $p < 0,2$ ), но важные для совершения стереотипа связи.

### **Сравнительное исследование сложности охотничьих стереотипов**

Сложность поведенческих последовательностей успешных охот оценивалась с помощью метода анализа «биологических текстов» на основе идей Колмогоровской сложности и проверки статистических гипотез (Ryabko et al., 2013). Этот метод заключается в статистической проверке гипотезы  $H_0$  (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  $\phi$  – 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).

Полученные «суммарные» текстовые файлы содержали в себе все записанные через пробел поведенческие последовательности отдельно по каждому исследованному виду (например: QWER QWE WQEEWGERR и т.д.). Каждый такой текстовый файл имел объем, измеряемый в байтах, который отражал количество символов (включая пробелы) записанных в нем. Например, файл, содержащий в себе 99 букв и один пробел, будет иметь объем 100 байт. У каждого вида количество и длины отдельных последовательностей могли варьировать, поэтому полученные «суммарные» файлы имели различный объем.

С помощью специальной программы из «суммарных» файлов случайным образом вырезались последовательности, которые переносили в отдельные текстовые файлы заданного объема (например, 200 байт). Объемы подбирались так, чтобы «суммарный» текстовый файл, обладавший наименьшим объемом, можно было разделить минимум на три равные части, объемом не менее 100 байт. Ограничения связаны с мощностью методов сжатия данных, реализуемых в программах архиваторах. Полученные три или более, для каждого отдельного вида, текстовых файла одинакового объема, состоящие из случайного набора поведенческих последовательностей, архивируются при помощи программы 7-zip (метод сжатия BZip2) в архив в формате (.bz2). После чего вычисляется 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.

## ГЛАВА 3. РЕАКЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПОДВИЖНЫХ НАСЕКОМЫХ

### 3.1 Охота на подвижную и малоподвижную добычу

При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение продемонстрировали 67,9% (55 из 81) особей серых крыс, 65,4% (17 из 26) полевых мышей, 28,6% (2 из 7) малых лесных мышей, 18,5% (9 из 46) узкочерепных полевок, 70,0% (14 из 20) плоскочерепных полевок, 75,0% (12 из 16) тувинских полевок, 36,8% (7 из 19) хомячков Кэмпбелла и 100% обыкновенных бурозубок (n=11) (рисунок 1).



Рисунок 1 — Доли охотившихся особей при первом предъявлении подвижной добычи. Цифрами обозначены количества особей. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0,0005$ ). # — статистических сравнений не проводилось.

Из-за малого объема выборки статистические сравнения с малыми лесными мышами не проводились. Межполовых различий по долям охотившихся и неохотившихся особей не выявлено (точный тест Фишера с поправкой

Бонферрони,  $p > 0,05$  для всех случаев). Узкочерепные полевки при первом предъявлении подвижной добычи проявляли охотничье поведение реже, чем другие исследованные виды ( $p < 0,0005$  для всех случаев).

После проведения повторных тестов количество особей, проявивших охотничье поведение, возросло у полевых мышей до 80,8% (21 из 26), узкочерепных полевок до 39,1% (18 из 46) и до 63,2% (12 из 19) у хомячков Кэмпбелла (рисунок 2).

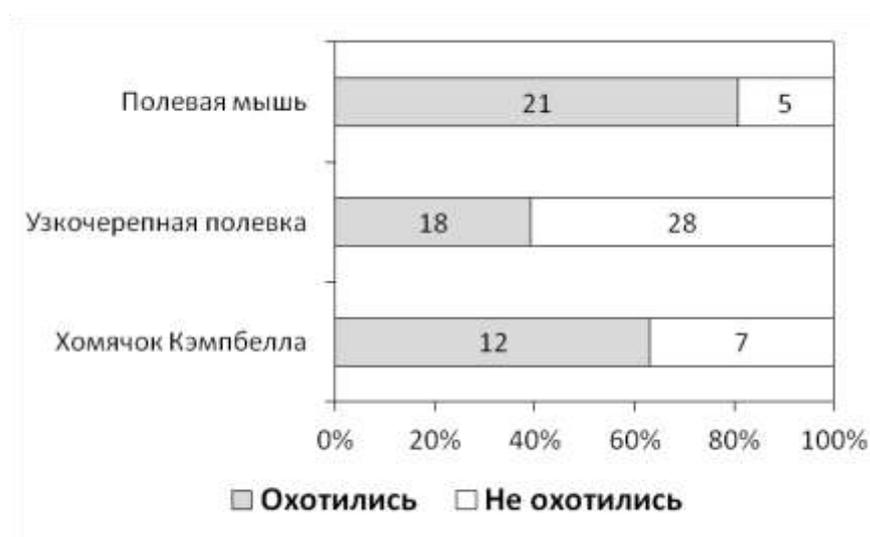


Рисунок 2 – Доли особей, охотившихся на подвижную добычу (по результатам всех тестов). Цифрами обозначены количества особей.

При первом предъявлении малоподвижной добычи (личинки мучного хрущака) охотничье поведение продемонстрировали 82,8% (24 из 29) особей серых крыс, 28,6% (2 из 7) полевых мышей, 7,7% (1 из 13) узкочерепных полевок и 75,0% (6 из 8) хомячков Кэмпбелла. С учетом результатов повторных тестов, доля охотящихся особей возросла до 57,1% (4 из 7) у полевых мышей и до 23,0% (3 из 13) у узкочерепных полевок. Обыкновенные бурозубки ( $n=5$ ), во всех проведенных тестах постоянно охотились на все типы малоподвижной добычи (личинку и имаго мучного хрущака, имаго мухи).

### 3.2 Успешность охоты на подвижную добычу

В первом тесте 24% (13 из 55) серых крыс преследовали и атаковали добычу, но не смогли ее поймать и перейти к поеданию (в дальнейшем такие

особи будут обозначаться как «неуспешные охотники»). Остальные животные 76% (42 из 55) успешно ловили и полностью съедали свою добычу, из них 23 животных продемонстрировали только успешные акты охоты, ни разу не потеряв все три единицы добычи. Результаты представлены в таблице Б.1.

У полевых мышей в первом тесте 100% (17 из 17) охотившихся особей успешно ловили и поедали добычу. Среди успешных охотников присутствовали особи (n=9) ни разу не потерявшие всех трех тараканов. Во втором тесте успешно охотились 100% (13 из 13) полевых мышей, 5 из которых ни разу не теряли добычу. Следует отметить, что в обоих тестах отсутствовали неуспешные охотники. Результаты представлены в таблице Б.3.

Только одна из двух охотившихся особей малой лесной мыши успешно поймала и съела все три единицы добычи, при этом ни разу ее не потеряв. Вторая особь после двух неудачных попыток поимки добычи потеряла к ней интерес (не охотилась).

Доля успешных охотников среди особей узкочерепных полевок по результатам первого теста составила 78% (7 из 9), из которых 2 животных ни разу не теряли добычу. Доля неуспешных охотников составила 22% (2 из 9). Во втором тесте неуспешно охотились 80% (12 из 15) особей. Только 20% (3 из 15) узкочерепных полевок охотились успешно. В третьем тесте успешно охотились 41% (7 из 17) полевок, и только одна из них ни разу не теряла все три единицы добычи. Доля неуспешных охотников составила 59% (10 из 17). Результаты представлены в таблице Б.5.

Среди «диких» плоскочерепных полевок ни одна из 6 особей не проявила интереса к подвижной добыче (не охотилась). Обе плоскочерепные полевки из первого поколения, выросшего в виварии, активно атаковали только первого таракана, и только одна из них смогла поймать его и съесть. В группе 30- и 45-дневных молодых полевок (второе поколение, виварных животных) 22% (2 из 9) полевок охотилось неуспешно. В остальных случаях 78% (7 из 9) зверьков охотились успешно. Результаты представлены в таблице Б.6.

У тувинских полевок все 100% (12 из 12) охотящиеся особей были успешны. Только одна охотящаяся особь ни разу не потеряла свою добычу. Следует отметить, что 4 неохотившихся животных были «дикими». Результаты представлены в таблице Б.6.

В первом тесте 43% (3 из 7) хомячков Кэмпбелла успешно охотились, однако, во всех случаях поимке добычи предшествовали неудачные попытки. Доля неуспешных охотников составила 57% (4 из 7). Во втором тесте доля успешных охотников составила 57% (4 из 7), из которых 2 животных ловили всех трех тараканов без потерь. Доля неуспешных охотников – 43% (3 из 7). В третьем и четвертом тесте успешно охотились одни и те же особи (100%, 4 из 4, для обоих случаев). В пятом тесте успешно охотились 75% (3 из 4) хомячков, одна особь охотилась неуспешно. В шестом и седьмом тесте зафиксированы только успешные охоты у двух особей. Результаты представлены в таблице Б.7.

Во время первого теста охотились и поедали свою добычу все 11 (100%) обыкновенных бурозубок, из которых 36% (4 из 11) животных ни разу не теряли добычу за все три охоты. Во втором тесте все 10 (одна особь погибла) животных охотились, а 40% (4 из 10) ни разу не теряли добычу. Результаты представлены в таблице Б.4.

### **3.3 Сравнение успешности охоты на подвижную добычу**

Всего в первом тесте зафиксировано 125 успешных и 77 неуспешных актов охоты у серых крыс, 45 и 20 – у полевых мышей, 3 и 2 у малых лесных мышей, 16 и 47 – у узкочерепных полевок, 13 и 28 – у плоскочерепных полевок, 33 и 32 – у тувинских полевок, 7 и 13 – у хомячков Кэмпбелла, 33 и 20 – у обыкновенных бурозубок (рисунок 3). Из-за малого объема выборки статистические сравнения с малыми лесными мышами не проводились. Межполовых различий в результативности охоты не выявлено, исключение составляют плоскочерепные полевки, у которых доля успешно охотящихся самцов больше (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0,05$ ). Основной причиной таких различий является большее количество охотящихся самцов (100%, 8 из 8 против 75%, 3 из 4

у самок). Доля успешных охот у узкочерепных полевок оказалась меньше, чем у крыс 61,9% (125 из 202), полевых мышей 69,2% (45 из 65) и обыкновенных бурозубок 62,3% (33 из 53) (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0,0005$  для всех случаев). Успешность охот у серых крыс, полевых мышей, плоскочерепных и тувинских полевок, хомячков Кэмпбелла и обыкновенных бурозубок между собой, внутри группы трех видов полевок, а также узкочерепных полевок и хомячков не различалась ( $p > 0,05$  для всех случаев).



Рисунок 3 – Соотношение успешных и неуспешных актов охоты у исследованных видов в первом тесте. Цифрами обозначены количества актов. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $** p < 0,0024$ ). # – статистических сравнений не проводилось.

Как и в случае с долями охотившихся и не охотившихся особей, результаты первого и повторных тестов некоторых видов для большей информативности можно объединить. По результатам всех тестов при охоте на подвижную добычу количество успешных и неуспешных актов охоты возросло до 83 и 39 – у полевых

мышей, до 34 и 92 – у узкочерепных полевок, до 43 и 42 – у хомячков Кэмпбелла, до 64 и 34 – у обыкновенных бурозубок соответственно (рисунок 4).



Рисунок 4 – Соотношение успешных и неуспешных актов охоты у исследованных видов (по результатам всех тестов). Цифрами обозначены количества актов.

Следует отметить, что доля успешных охот у узкочерепных полевок, даже после проведения повторных тестов, оказалась ниже, чем у других исследованных видов: серых крыс, полевых мышей, хомячков Кэмпбелла и обыкновенных бурозубок ( $p < 0,0024$  для всех случаев).

Таким образом, в отличие от облигатного хищника – бурозубки, у которого охотничье поведение проявлялось постоянно, у исследованных грызунов охотничье поведение проявлялось факультативно (не во всех тестах). Полученные результаты согласуются с литературными данными, в которых у других грызунов, преимущественно эврифагов, охотничье поведение также проявлялось факультативно (Karli, 1956; Polsky, 1977a; Langley 1987; Timberlake, Washburn, 1989). Внимание исследователей к охотничьему поведению зерноядных грызунов было привлечено относительно недавно, а зеленоядные в этом плане практически не исследовались, за исключением нескольких видов эврифагов, в различной степени тяготеющих к питанию растительной пищей (Timberlake, Washburn, 1989). Эффективное охотничье поведение у зерноядных грызунов с детальным описанием стереотипа охоты было впервые выявлено у полевой мыши

(Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013). На примере другого, столь же широко распространенного и многочисленного зерноядно-зеленоядного вида – рыжей полевки (*M. glareolus*) было показано, что отбор успешных «охотников на насекомых» в лаборатории приводит к быстрому, в течение нескольких поколений, повышению частоты проявления охотничьего поведения, что служит примером «быстрой эволюции» (Sadowska et al., 2008; Konczal et al., 2016).

У зеленоядной узкочерепной полевки зафиксирована самая меньшая доля охотящихся особей и наиболее низкая среди исследованных грызунов успешность охоты. Примечательно, что серые крысы, полевые мыши, плоскочерепные и тувинские полевки, а также хомячки Кэмпбелла демонстрируют тот же уровень успешности охоты, что и обыкновенные бурозубки. Отдельно стоит отметить тот факт, что активное охотничье поведение для зеленоядных узкочерепных, плоскочерепных и тувинских полевок зафиксировано впервые. Ранее, имелись данные о небольшом, но стабильном присутствии насекомых в рационе скальных полевок (Афанасьев и др., 1953; Громов, Ербаева, 1995). Новые данные характеризуют плоскочерепных и тувинских полевок как активных высоко успешных охотников на подвижных насекомых.

Есть несколько возможных объяснений низкой успешности охотничьего поведения узкочерепных полевок, а также в целом факультативности проявления охотничьего поведения у всех исследованных грызунов. Первое связано с тем, что нехищные грызуны хуже распознают образ потенциальной добычи (Timberlake, Washburn, 1989). Хищные кузнечиковые хомячки способны распознавать различные типы добычи (Langley, 1981, 1989), реагируя на ее движение и размеры, прежде всего используя зрение для обнаружения и преследования потенциальной добычи. Последнее подтверждается и неврологическими исследованиями, в которых у этих хищных грызунов показано доминирование в неокортексе крупных визуальных соматосенсорных участков (Sarko et al., 2011). Нехищные грызуны демонстрирует меньшую избирательность при выборе потенциальной добычи (Timberlake, Washburn, 1989), при охоте опираясь преимущественно на запаховые стимулы (Polsky, 1977b; Langley, 1985). Другим

объяснением, тесно связанным с первым, может выступать неophobia в отношении незнакомой добычи. Холлинг (Holling, 1965) отмечал, что научение у хищников может изменять порог, при котором охотник будет реагировать на добычу. Так, у эврифага сирийского хомячка предварительное ознакомление с запахом добычи существенно понижало задержку перед атакой (Polsky, 1977b), что, по мнению Польски, было связано со снижением неophobia по отношению к незнакомой добыче. В качестве третьей причины выступает фактор голода, т.е. некоторые животные могли не охотиться в силу отсутствия потребности в пище. Как уже оговаривалось ранее, в данном исследовании все животные имели постоянный *ad libitum* доступ к воде и пище. И хотя голод не является критически важным механизмом для запуска охотничьего поведения (обзор: Polsky, 1975a), он может временно снижать порог для проявления такой реакции у грызунов (Sadowska et al., 2008). Так, рыжих полевок *M. glareolus* перед тестированием приходилось подвергать 12-часовому голоданию, в противном случае они не охотились (Sadowska et al., 2008). При этом факультативность проявления охотничьего поведения сохранялась. Одно и то же животное могло охотиться в одном тесте и не охотиться в следующем, или наоборот. Наконец, последняя причина заключается в необходимости опыта (научения). Есть основания полагать, что охотничье поведение грызунов имеет врожденную природу (Baxter, 1979; Polsky, 1977a; Langley, 1986a; Panteleeva et al., 2013). Гипотеза распределенного социального обучения предполагает неравноценное распределение определенных врожденных поведенческих реакций внутри популяций (Резникова и др, 2008; Резникова, Пантелеева, 2015). В популяциях могут рождаться особи, имеющие врожденный «полный» стереотип поведения и особи, имеющие лишь часть элементов из которых он состоит – «неполный» стереотип. В результате наиболее простых форм научения, например, социального облегчения или опыта контакта с определенным стимулом, «неполные» стереотипы способны достраиваться до «полных». Возможно, в данном случае, среди узкочерепных полевок были выявлены именно носители «полных» врожденных стереотипов. Поскольку данный вид полевок является

социальным (Громов, Ербаева, 1995; Громов, 2008), такая модель кажется наиболее привлекательной для объяснения полученных различий.

Во всех случаях у «наивных» грызунов проявление успешного охотничьего поведения не требовало предварительного опыта, что указывает на его врожденный характер. Исключение составляет узкочерепная полевка: исследовались отловленные особи, которые могли иметь опыт охоты. Высокая успешность охоты дает основание считать, что стереотип проявлялся в полном объеме по принципу «все и сразу». Ранее, наличие полного (реализуемого по принципу «все и сразу») врожденного охотничьего стереотипа было показано только для специализированных хищных кузнечиков хомячков *Onychomys ssp.* (Baxter, 1979; Langley, 1986, 1994) и эврифага сирийского хомячка *M. auratus* (Polsky, 1977a). Как уже отмечалось в обзоре литературных данных, отличительными особенностями охотничьего поведения у специализированных хищных кузнечиковых хомячков являлись его более раннее созревание (в 22-дневном возрасте) и облигатность его проявления (охотятся все особи). У эврифага сирийского хомячка период созревания стереотипа смещен к 30-дневному возрасту, растянут во времени, а его проявления носят факультативный характер.

## ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### 4.1. Элементы охотничьего поведения мелких млекопитающих

Всего у исследованных мелких млекопитающих было выделено 19 элементов охотничьего поведения. При этом и у мышевидных грызунов, и у бурозубок есть по два элемента, характерных только для тех или других. Полученные элементы поведения описывались с помощью специальных наборов индексов и кодировались заглавными латинскими буквами (таблица 3):

**Q** – *«преследование добычи бегом, рысь»* (h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-2).  
Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении, выпрямлена вперед; передние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; кисти не сжаты; туловище находится в естественном положении; задние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; челюсти спокойно сомкнуты; передвижение аллюром «рысь».

**S** – *«преследование добычи спокойным шагом»* (h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-1).  
Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении, выпрямлена вперед; передние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; кисти не сжаты; туловище находится в естественном положении; задние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; челюсти спокойно сомкнуты; тип движения – спокойный шаг.

**W** – *«укус»* (h-0,1,2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,1,2 hl-0 j-1 mv-0,1,2).  
Пронзающий контакт зубов охотника с добычей, повреждающий или царапающий ее покровы. Расшифровка индекса: голова может быть в естественном состоянии, вытянута вперед или наклонена вниз; передние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; кисти не сжаты; туловище принимает естественную, вытянутую, или сгорбленную позу; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти сжаты в захвате; животное может осуществить укус в момент бега, шага или в неподвижном состоянии.

Е – «*захват добычи передними лапами*» наблюдался только у грызунов (h-0,1 fl-2 ha-1 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2). Передние лапы хватают и удерживают добычу перед собой. Расшифровка индекса: голова в спокойном или вытянутом состоянии; передние лапы вытянуты; кисти сжаты в захвате; туловище в вытянутом или спокойном состоянии; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное может осуществить захват в момент бега, шага или в неподвижном состоянии.

Р – «*перехват добычи*» наблюдался только у грызунов (h-0,2 fl-1 ha-1 c-2 hl-0 j-0 mv-0). Манипуляции с удерживаемой передними лапами добычей. Расшифровка индекса: голова в спокойном состоянии или наклонена вниз; передние лапы приподняты; кисти попеременно сжимают добычу; туловище сгорблено; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

Н – «*откусывание конечностей добычи*» (h-2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0,1 mv-0). Животное откусывает конечности у перевернутой на спину добычи. Расшифровка индекса: голова наклонена вниз; передние лапы приподняты или касаются земли; кисти сжимают добычу или касаются земли; туловище в естественной или сгорбленной позе; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти сжимаются и разжимаются; животное неподвижно.

Г – «*перенос добычи в зубах*» (h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-1 mv-1,2). Животное перемещается с зажатой в зубах добычей. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении, выпрямлена вперед; передние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; кисти не сжаты; туловище находится в естественном положении; задние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; челюсти сжаты в захвате; животное передвигается спокойным шагом или рысью.

Д – «*принюхивание*» (h-0,1 fl-0,1 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2,3). Животное обнюхивает добычу. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или слегка вытянута; передние конечности в спокойном состоянии, касаются земли или приподняты перед животным; кисти не сжаты; туловище в

вытянутом или спокойном состоянии; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное может передвигаться бегом, шагом или быть неподвижным, поворачивая голову.

N – *«придерживание добычи одной лапой»* наблюдалось только у обыкновенной бурозубки (h-0,1 fl-2 ha-4 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0). Животное подгребает добычу к себе, прижимая ее ко дну арены одной передней лапой. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или слегка вытянута; вытянута одна передняя лапа; кисти не сжаты; туловище в вытянутом или спокойном состоянии; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

M – *«придерживание добычи двумя лапами»*, наблюдалось только у обыкновенной бурозубки (h-0,1 fl-2 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0). Животное обеими передними лапами придавливает добычу ко дну арены. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или слегка вытянута; обе передние лапы вытянуты; кисти не сжаты; туловище в вытянутом или спокойном состоянии; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

C – *«замирание»* (h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0 mv-0). Животное замирает и не производит движений минимум 3 секунды. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении; передние конечности в спокойном состоянии, касаются земли или приподняты перед животным; кисти сжаты в захвате или в спокойном несжатом состоянии; туловище находится в естественном положении, если передние конечности касаются земли, или сгорблено, если передние лапы подняты перед собой; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

V – *«поворот корпуса на 90°»* (h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-4). Ключевой особенностью элемента является отсутствие сопряженности с другими элементами поведения. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении, выпрямлена вперед или слегка вытянута; передние конечности в

спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; кисти не сжаты; туловище изгибается в сторону; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; движение – поворот, на угол близкий к 90°.

В – «разворот корпуса на 180°» (h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-5). Животное рывком поворачивает корпус на 180 градусов. Ключевой особенностью элемента является отсутствие сопряженности с другими элементами поведения. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении, выпрямлена вперед или слегка вытянута; передние конечности в спокойном состоянии поочередно отрываются от земли; кисти не сжаты; туловище изгибается в сторону; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; движение – разворот, на угол близкий к 180°.

Г – «поворот головы» (h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0,1 j-0 mv-0). Животное поворачивает голову вверх, влево или вправо. Ключевой особенностью элемента является отсутствие сопряженности с другими элементами поведения. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении и повернута в определенном направлении; передние конечности в спокойном состоянии, касаются земли или приподняты перед животным; кисти сжаты в захвате или в спокойном несжатом состоянии; туловище находится в естественном положении, если передние конечности касаются земли, или сгорблено, если передние лапы подняты перед собой; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

У – «стойка с поддержкой» (h-0,1 fl-2 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0). Стоя на вытянутых задних лапах, животное вытягивает туловище и (или) голову вперед и касается вытянутыми передними лапами боковой стенки арены. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или вытянута вперед; передние конечности вытянуты, опираются на боковую стенку арены; кисти в спокойном, несжатом состоянии; туловище вытянуто; задние конечности вытянуты, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

I – «стойка без опоры» (h-0,1 fl-1 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0). Стоя на задних лапах, животное вытягивает туловище и (или) голову вперед, передние лапы поджаты. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или слегка вытянута; передние конечности приподняты, не касаются земли; кисти в спокойном, несжатом состоянии; туловище вытянуто; задние конечности вытянуты, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

U – «движение назад» (h-0,2 fl-0,1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-6). Животное начинает пятиться, пытаясь обнаружить проползающую под ней в сторону хвоста добычу. Расшифровка индекса: голова находится в естественном, выпрямленном положении, или наклонена вниз; передние конечности в спокойном состоянии, касаются земли или приподняты перед животным; кисти не сжаты; туловище сгорблено; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное движется назад.

J – «прыжок» (h-0,2 fl-3 ha-0 c-0 hl-2 j-0 mv-0). Наблюдалось во время охоты только у полевых мышей и обыкновенных бурозубок. Животное с места прыгает вверх. Расшифровка индекса: голова находится в естественном положении или наклонена вниз; передние конечности в спокойном состоянии, не касаются земли; кисти не сжаты; туловище находится в естественном положении; задние конечности в спокойном состоянии, не касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное подпрыгивает вверх.

X – «чистка» (h-2 fl-1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-0). Сидя на задних лапах, животное приподнятыми передними лапами начинает себя чистить. Расшифровка индекса: голова наклонена вниз; передние лапы приподняты, участвуют в чистке; кисти не сжаты; туловище сгорблено; задние конечности в спокойном состоянии, касаются земли; челюсти спокойно сомкнуты; животное неподвижно.

Таблица 3 – «Алфавит», используемый при описании охотничьего поведения мелких млекопитающих

Символ	Элемент поведения	Набор индексов
Q	Преследование бегом, рысь	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-2
S	Преследование спокойным шагом	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-1
W	Укус	h-0,1,2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,1,2 hl-0 j-1 mv-0,1,2
E	Захват добычи передними лапами	h-0,1 fl-2 ha-1 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2
R	Перехват добычи	h-0,2 fl-1 ha-1 c-2 hl-0 j-0 mv-0
H	Откусывание конечностей добычи	h-2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0,1 mv-0
G	Перенос добычи в зубах	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-1 mv-1,2
D	Принюхивание	h-0,1 fl-0,1 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2,3
N	Придерживание одной лапой	h-0,1 fl-4 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0
M	Придерживание двумя лапами	h-0,1 fl-2 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0
C	Замирание	h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0 mv-0
V	Поворот корпуса 90°	h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-4
B	Разворот корпуса 180°	h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-5
F	Поворот головы	h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0,1 j-0 mv-0
Y	Стойка с поддержкой	h-0,1 fl-2 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0
I	Стойка	h-0,1 fl-1 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0
X	Чистка	h-2 fl-1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-0
J	Прыжок	h-0,2 fl-3 ha-0 c-0 hl-2 j-0 mv-0
U	Движение назад	h-0,2 fl-0,1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-6

В поведенческий репертуар («алфавит») у грызунов и обыкновенной бурозубки различался количественно, главным образом из-за разного числа шумовых элементов поведения. Во время охоты на подвижную добычу поведенческий репертуар у серых крыс составил 15 из 17 возможных для грызунов элементов поведения, отсутствовали шумовые элементы поведения: «стойка без опоры» (I) и «прыжок» (J). У охотящихся полевых и малых лесных мышей зафиксированы все возможные поведенческие элементы (17 из 17), а у узкочерепных полевок (14 из 17) отсутствовали шумовые элементы поведения: «стойка с поддержкой» (Y), «поворот головы» (F) и «прыжок» (J). У плоскочерепных полевок наблюдалось 12 из 17 элементов поведения, отсутствовали шумовые элементы: «стойка без опоры» (I), «прыжок» (J), «поворот головы» (F), «движение назад» (U) и «замирание» (C). У тувинских полевок также выявлено 12 из 17 элементов поведения, отсутствовали шумовые элементы: «стойка без опоры» (I), «прыжок» (J), «поворот головы» (F), «чистка»

(X) и «замирание» (C). Хомячки Кэмпбелла продемонстрировали 13 из 17 возможных элементов поведения, отсутствовали шумовые элементы: «поворот головы» (F), «чистка» (X), «прыжок» (J) и «стойка без опоры» (I). В репертуаре охотничьего поведения обыкновенных бурозубок отсутствовал шумовой элемент поведения «чистика» (X) (зафиксировано 16 элементов поведения).

У серых крыс и узкочерепных полевков самый короткий охотничий стереотип при охоте на подвижную добычу состоял из 2-х элементов поведения – «укуса» (W) с последующим «захватом добычи лапами» (E), после чего сразу начиналось поедание. У полевых мышей самый короткий стереотип состоял из 9-ти элементов поведения (QWQDQWWER): «преследование добычи бегом» (Q), «укус» (W), «преследование добычи бегом» (Q), «принюхивание» (D), «преследование добычи бегом» (Q), «укус» (W), «укус» (W), «захват добычи передними лапами» (E), «перехват добычи» (R). У малой лесной мыши наиболее короткий стереотип длиной 12 элементов (QWWQWEWWENR): «преследование добычи бегом» (Q), «укус» (W), «укус» (W), «преследование добычи бегом» (Q), «укус» (W), «захват добычи передними лапами» (E), «укус» (W), «укус» (W), «укус» (W), «захват добычи передними лапами» (E), «откусывание конечностей добычи» (H), «перехват добычи» (R). У плоскочерепной и тувинской полевки самый короткий стереотип состоял из 3-х элементов поведения (QWE или SWE): «преследование добычи бегом» (Q) или «преследование добычи шагом» (S), «укус» (W), «захват добычи передними лапами» (E). Самый короткий стереотип хомячков Кэмпбелла состоял из 5-ти элементов (SWENE): «преследование добычи шагом» (S), «укус» (W), «захват добычи передними лапами» (E), «откусывание конечностей добычи» (H), «захват добычи передними лапами» (E). Самый лаконичный охотничий стереотип бурозубок встречался только один раз и включал в себя 3 элемента поведения (SWH): преследование добычи шагом» (S), «укус» (W) и «откусывание конечностей добычи» (H).

«Алфавит» из элементов поведения у грызунов, охотившихся на малоподвижную добычу (личинку мучного хрущака), был меньше. Он состоял из

8 элементов поведения: «преследования добычи спокойным шагом» (S), «укуса» (W), «захвата добычи передними лапами» (E), существенно реже встречались «принюхивание» (D), «перехват добычи» (R), «перенос добычи в зубах» (G) и «поворот корпуса на 90°» (V) единично встречался элемент поведения «движение назад» (U). Как правило, самый короткий стереотип грызунов, охотящихся на малоподвижную добычу, имел вид: (WE) или (SWE) (рисунок А.5). Охота обыкновенных бурозубок на различные типы малоподвижной добычи начиналась с «приближения к добыче спокойным шагом» (S) с последующей серией «укусов» ( $W_n$ ) (в случае с имаго мучного хрущака и мухи) или непосредственно с поедания добычи (в случае с личинкой мучного хрущака). Иногда укусам могло предшествовать принюхивание (D). При охоте на имаго мучного хрущака и мухи в поведенческом репертуаре бурозубок зафиксированы акты «откусывания конечностей добычи» (H). Ни в одной из 45 охот обыкновенные бурозубки не использовали передние конечности для захвата и удержания добычи, поедая насекомых прямо со дна арены. Во всех случаях охоты грызунов на малоподвижную добычу наиболее лаконичный стереотип состоял из «укуса» (W) и «захвата лапами» (E) с последующим поеданием удерживаемой передними лапами добычи.

Таким образом, взаимодействие с подвижной добычей включало все компоненты стереотипного охотничьего поведения: ориентацию в направлении добычи, сближение, нападение, обработку (обездвиживание и перехваты добычи), умерщвление и поедание (Caro, 1980). Взаимодействуя с малоподвижной личинкой мучного хрущака, 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, в случае охоты на личинку хрущака, после сближения спокойным шагом (S) сразу переходили к поеданию, а в случае с имаго мучного хрущака и мухи наносили один или несколько быстрых укусов, а перед поеданием добычи могли откусить у нее часть конечностей.

Полученные элементы охотничьего стереотипа были разделены на 3 типа:

1. «Ключевые элементы» – без которых совершение стереотипа невозможно. К ним относятся элементы поведения: «укус», «захват добычи лапами» (только у грызунов), которые встречались в 100% охотничьих стереотипах. Охота на подвижную добычу предполагает различные активные формы преследования, поэтому элементы поведения «преследование добычи спокойным шагом или бегом» также были отнесены к ключевым элементам.

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

3. «Шумовые элементы» – не влияющие на совершение стереотипа. К ним относятся элементы поведения: «замирание», «поворот на 90°», «разворот на 180°», «поворот головы», «стойка с поддержкой», «стойка», «движение назад», «прыжок» и «чистка».

#### **4.2 Состав элементов поведения в стереотипах охоты на подвижную добычу**

Для количественного анализа состава элементов поведения использовали «суммарные» текстовые файлы, в которых были записаны все полученные поведенческие последовательности стереотипов охоты на подвижную добычу: 61 охотничий стереотип у обыкновенной бурозубки, 125 – у серой крысы, 83 – у полевой мыши, 34 – у узкочерепной полевки и 43 – у хомячка Кэмпбелла.

Доля ключевых элементов поведения в охотничьем стереотипе у серых крыс составила 68,5%, у полевых мышей – 87,7%, у узкочерепных полевок – 84,3%, у хомячков Кэмпбелла – 79,0% и 72,0% – у обыкновенных бурозубок. Доля

дополнительных элементов в охотничьих стереотипах серых крыс составила 22,2%, у полевых мышей – 7,5%, у узкочерепных полевок – 11,2%, у хомячков Кэмпбелла – 16,2%, а у обыкновенных бурозубок – 20,5%. Доля шумовых элементов в стереотипах серых крыс составила – 9,3%, у полевых мышей – 4,8%, у узкочерепных полевок – 4,5%, у хомячков Кэмпбелла – 4,8% и – 7,4% у обыкновенных бурозубок (рисунок 5).

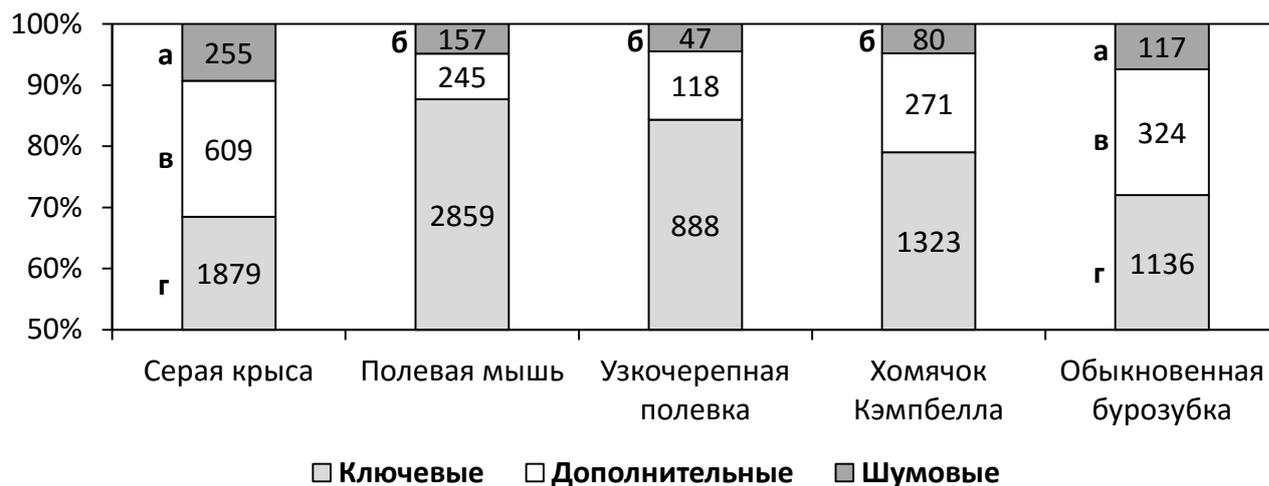


Рисунок 5 – Доля различных типов элементов поведения в охотничьих стереотипах. Все различия между однотипными группами элементов у разных видов, кроме данных отмеченных буквами **а**, **б**, **в** и **г**, значимы (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

В охотничьих стереотипах серых крыс доля ключевых элементов достоверно ниже, чем у полевых мышей, узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$  для всех случаев). Доли ключевых элементов в парах у серых крыс и обыкновенных бурозубок, полевых мышей и узкочерепных полевок не различались ( $p > 0,05$ ). У полевых мышей доля ключевых элементов в стереотипе была выше, чем у хомячков Кэмпбелла и обыкновенных бурозубок ( $p < 0,001$  для обоих случаев). Доля ключевых элементов поведения в стереотипах узкочерепных полевок была выше, чем у хомячков Кэмпбелла и обыкновенных бурозубок ( $p < 0,001$  для обоих случаев). Хомячки Кэмпбелла демонстрировали больше ключевых элементов поведения, чем обыкновенные бурозубки ( $p < 0,001$ ).

Серые крысы демонстрируют больше дополнительных элементов поведения, чем полевые мыши, узкочерепные полевки и хомячки Кэмпбелла ( $p < 0,001$  для всех случаев). Доли дополнительных элементов в стереотипах у серых крыс и обыкновенных бурозубок не различались ( $p > 0,05$ ). Охотничьи стереотипы обыкновенных бурозубок содержали больше дополнительных элементов, чем у полевых мышей, узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла ( $p < 0,005$  для всех случаев). Наименьшая доля дополнительных элементов поведения зафиксирована в стереотипах полевых мышей, достоверно меньше, чем у узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла ( $p < 0,001$  для обоих случаев). У узкочерепных полевок доля дополнительных элементов в стереотипе меньше, чем у хомячков Кэмпбелла ( $p < 0,001$ ).

Наибольшее содержание шумовых элементов поведения зафиксировано в стереотипах серых крыс и обыкновенных бурозубок. В стереотипах двух этих видов доли шумовых элементов не различались, но были выше, чем у полевых мышей, узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла ( $p < 0,01$  для всех случаев). Доли шумовых элементов в стереотипах полевых мышей, узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла не различались между собой ( $p > 0,05$ ).

При дальнейшем анализе основное внимание уделялось тем элементам поведения, доля которых хотя бы у одного из видов была равна или превышала 10%: «укус», «захват добычи лапами», «перехват добычи», «откусывание конечностей добычи» (рисунок 6).

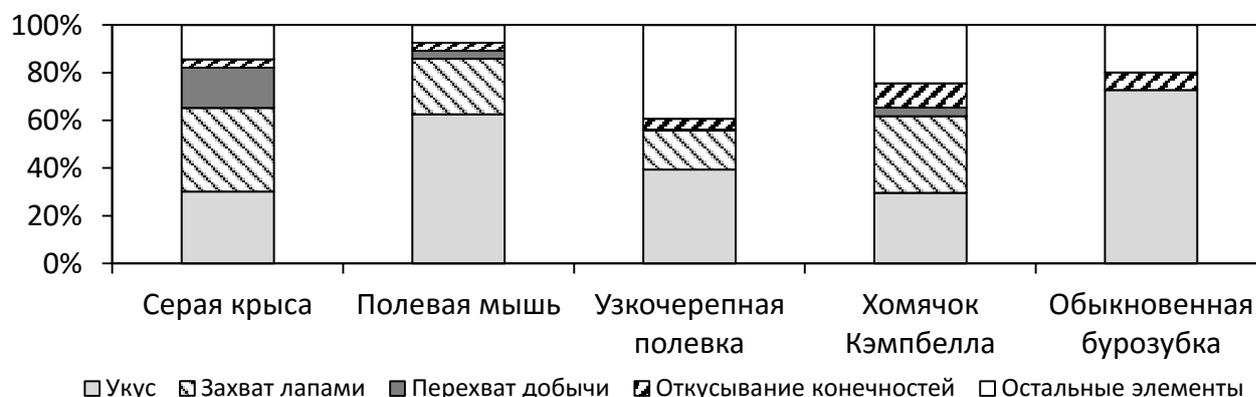


Рисунок 6 – Состав различных элементов поведения, доли которых в стереотипе превышают 10% (хотя бы у одного из видов).

### 4.3 Сравнение состава элементов поведения в стереотипах охоты на подвижную добычу

Охотничьи стереотипы модельных видов обладали разной длиной: 16 (9 – 28) элементов поведения у серых крыс, 31 (19 – 56) у полевых мышей, 9 (5 – 43) у узкочерепных полевок, 28 (16 – 46) у хомячков Кэмпбелла и 22 (13 – 34) у обыкновенных бурозубок. Результаты представлены на рисунке 7. Стереотипы у полевых мышей были длиннее, чем у серых крыс (критерий Краскела-Уоллиса с поправкой Бонферрони,  $H = 31,5$ ,  $p < 0,001$ ), узкочерепных полевок ( $H = 12,3$ ,  $p < 0,001$ ) и обыкновенных бурозубок ( $H = 10,9$ ,  $p < 0,001$ ). Не различались длины стереотипов у хомячков Кэмпбелла и других видов: обыкновенных бурозубок ( $H = 3,6$ , NS), полевых мышей ( $H = 3,6$ , NS), узкочерепных полевок ( $H = 7,4$ , NS). Охотничьи стереотипы у хомячков Кэмпбелла были длиннее, чем у серых крыс ( $H = 12,4$ ,  $p < 0,01$ ). По длине охотничьи стереотипы у серых крыс, узкочерепных полевок и обыкновенных бурозубок не различались между собой ( $H = 5,5$ , NS).

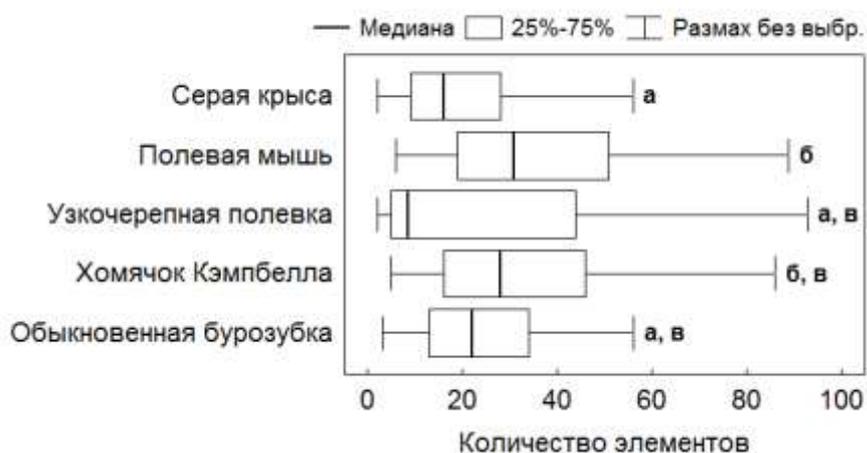


Рисунок 7 – Длины охотничьих стереотипов. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

На один охотничий стереотип у серых крыс приходилось 5 (2 – 8) ключевых элементов поведения «укус», у полевых мышей 20 (10 – 30), у узкочерепных полевок 6 (2 – 20,5), у хомячков Кэмпбелла 8 (4,5 – 8) и 15 (8 – 22) у обыкновенных бурозубок. Результаты представлены на рисунке 8. Количество элементов поведения «укус» в стереотипах у полевых мышей достоверно больше,

чем у остальных грызунов: серых крыс ( $H = 87,5$ ,  $p < 0,001$ ), узкочерепных полевок ( $H = 87,5$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячков Кэмпбелла ( $H = 17,7$ ,  $p < 0,001$ ). Хомячки кусали Кэмпбелла свою добычу чаще, чем крысы ( $H = 7,8$ ,  $p < 0,005$ ), а обыкновенные бурозубки – чаще, чем узкочерепные полевки и хомячки Кэмпбелла ( $H = 11,7$ ,  $p < 0,005$ ). В стереотипах серых крыс и узкочерепных полевок ( $H = 0,4$ , NS), полевых мышей и обыкновенных бурозубок ( $H = 1$ , NS) количество «укусов» не различалось. Таким образом, наименьшее количество «укусов» зафиксировано в стереотипах серых крыс и узкочерепных полевок.

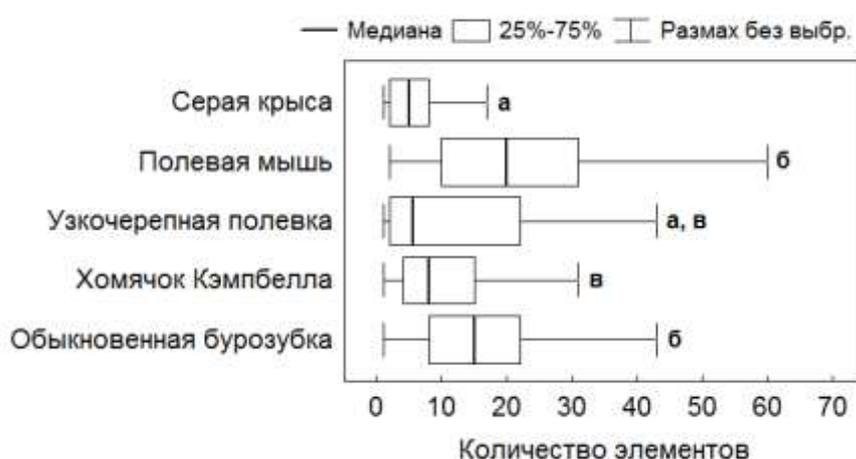


Рисунок 8 – Количество элементов поведения «укус» в одном охотничьем стереотипе. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони, уровень значимости см. текст).

Вся совокупность элементов поведения «укус» была разделена на 3 группы: одиночные, двойные (два последовательно совершаемых «укуса») и множественные (3 и более «укусов» подряд). Результаты представлены на рисунке 9. На один охотничий стереотип у серых крыс приходится 4 (2 – 7) одиночных укусов, у полевых мышей 4 (3 – 7), у узкочерепных полевок 2 (1 – 7), у хомячков Кэмпбелла 6 (2,5 – 10) и 1 (0 – 3) у обыкновенных бурозубок. Количество одиночных укусов в охотничьих стереотипах обыкновенных бурозубок достоверно меньше, чем в стереотипах грызунов: серых крыс ( $H = 38,6$ ,  $p < 0,001$ ), полевых мышей ( $H = 36,4$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячков Кэмпбелла ( $H = 32,2$ ,  $p < 0,001$ ). У узкочерепных полевок и обыкновенных бурозубок количество

одиночных укусов не различалось ( $H = 5,7$ , NS). По количеству одиночных укусов стереотипы грызунов не различались между собой ( $H = 10,3$ , NS).

У серых крыс двойные и множественные укусы практически отсутствовали:  $0,02 \pm 0,01$  и  $0,05 \pm 0,02$  элементов поведения на стереотип соответственно (приведены средние значения). Количество двойных укусов, приходившихся на один стереотип у остальных исследованных видов следующее: 1 (0 – 3) у полевых мышей, 1 (0 – 3) у узкочерепных полевок, 1 (0 – 1,5) у хомячков Кэмпбелла и 1 (0 – 1) у обыкновенных бурозубок. Количество двойных укусов в стереотипах этих видов не различалось ( $H = 7,4$ , NS).

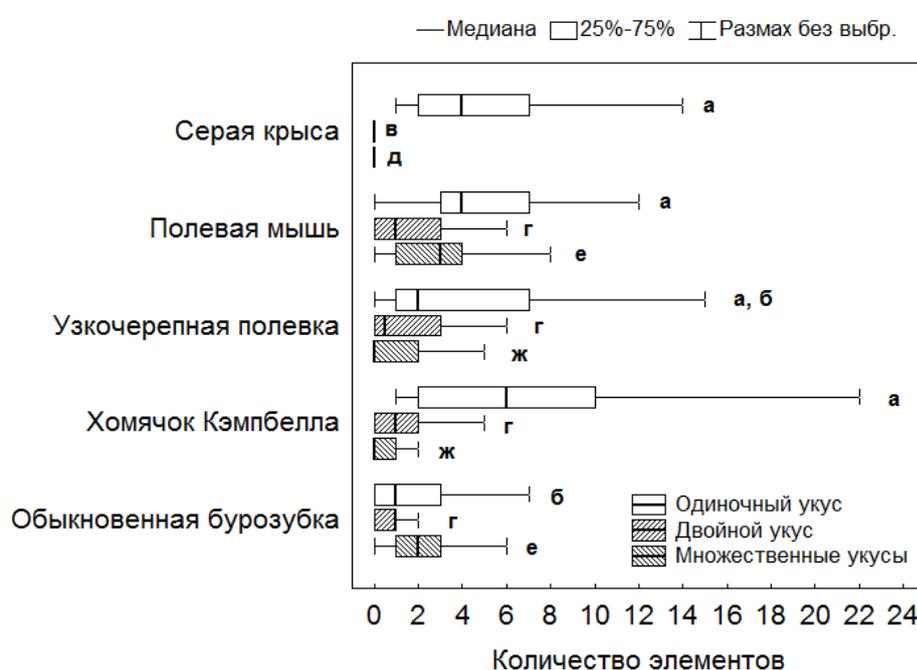


Рисунок 9 – Количество одиночных, двойных и множественных укусов в одном охотничьем стереотипе. Данные, отмеченные буквами (одиночные укусы: а, б; двойные укусы: в, г; множественные укусы: д, е, ж), достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

На один стереотип у полевых мышей приходилось 3 (1 – 4) множественных укуса, у узкочерепных полевок 0 (0 – 1,8), у хомячков Кэмпбелла 0 (0 – 0,5) и 2 (1 – 3) у обыкновенных бурозубок. В стереотипах у полевых мышей и обыкновенных бурозубок ( $H = 2,1$ , NS), узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла ( $H = 4,1$ , NS) количество множественных укусов не различалось.

Полевые мыши и обыкновенные бурозубки совершали множественные укусы чаще, чем узкочерепные полевки ( $H = 16,6$ ,  $p < 0,001$ ;  $H = 12,5$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячки Кэмпбелла ( $H = 43,3$ ,  $p < 0,001$ ;  $H = 37,6$ ,  $p < 0,001$ ).

На один охотничий стереотип у серых крыс приходилось 5 (3 – 10) ключевых элементов поведения «захват добычи лапами», у полевых мышей 7 (4 – 11), у узкочерепных полевок 2 (1 – 8,5) и 10 (2,5 – 17,5) у хомячков Кэмпбелла. Результаты представлены на рисунке 10. Узкочерепные полевки хватали свою добычу лапами реже, чем полевые мыши ( $H = 9,9$ ,  $p < 0,0083$ ) и хомячки Кэмпбелла ( $H = 14,6$ ,  $p < 0,0016$ ). По количеству захватов лапами стереотипы у серых крыс и полевых мышей ( $H = 4,9$ , NS), крыс и узкочерепных полевок ( $H = 4,2$ , NS), полевых мышей и хомячков Кэмпбелла ( $H = 5$ , NS) не различались. Хомячки Кэмпбелла чаще хватали добычу передними лапами, чем серые крысы ( $H = 14$ ,  $p < 0,0016$ ).

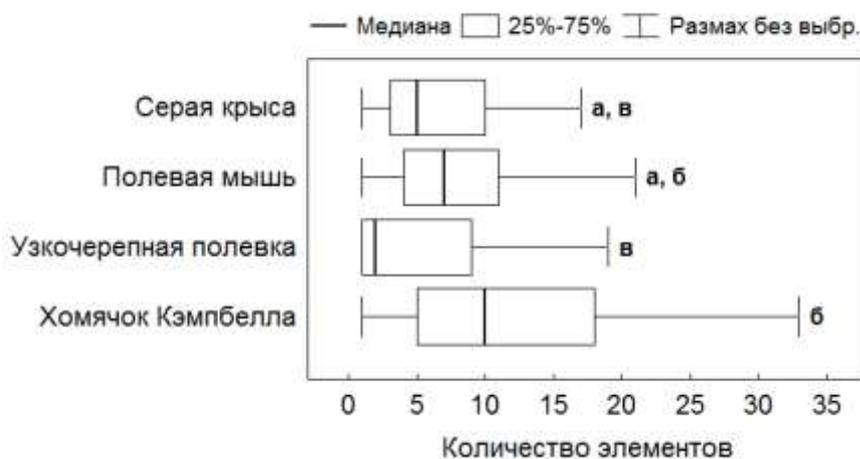


Рисунок 10 – Количество элементов поведения «захват добычи лапами» в одном охотничьем стереотипе грызунов. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони, уровень значимости см. текст).

У грызунов количество дополнительных элементов поведения «перехват добычи» составило: 3 (1 – 4) элемента поведения на стереотип у серых крыс, 1 (0 – 2) у полевых мышей, 0 (0 – 0) у узкочерепных полевок и 1 (0 – 2) у хомячков Кэмпбелла. Результаты представлены на рисунке 11. Узкочерепные

полевки перехватывали добычу реже, чем другие исследованные грызуны: серые крысы ( $H = 54,9$ ,  $p < 0,001$ ), полевые мыши ( $H = 14,9$ ,  $p < 0,001$ ), хомячки Кэмпбелла ( $H = 14,9$ ,  $p < 0,001$ ). Серые крысы перехватывали добычу чаще, чем полевые мыши ( $H = 36,8$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячки Кэмпбелла ( $H = 17,6$ ,  $p < 0,001$ ), которые по данному параметру охотничьего поведения не различались между собой ( $H = 0,3$ , NS).

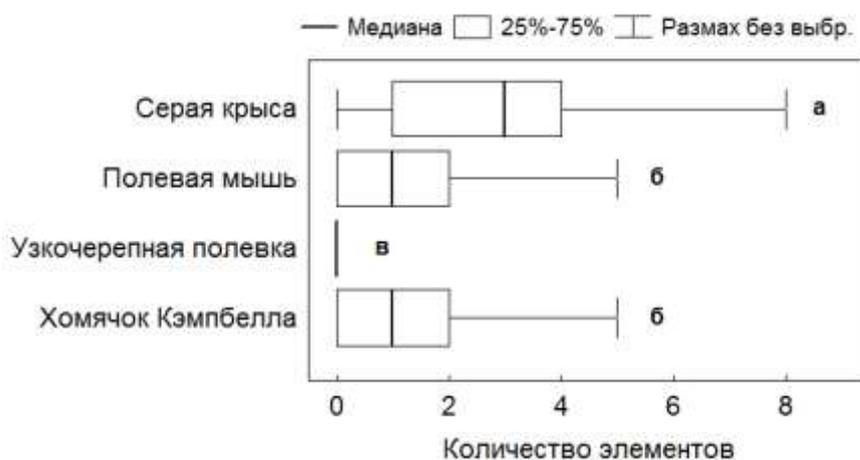


Рисунок 11 – Количество элементов поведения «перехват добычи» в одном охотничьем стереотипе грызунов. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

На один охотничий стереотип у серых крыс приходилось 0 (0 – 1) элементов поведения «откусывание конечностей», 1 (0 – 2) у полевых мышей, 1 (0 – 2,8) у узкочерепных полевок, 3 (2 – 6) у хомячков Кэмпбелла и 1 (0 – 3) у обыкновенных бурозубок. Результаты представлены на рисунке 12. Хомячки Кэмпбелла откусывали конечности добычи чаще, чем другие виды: серые крысы ( $H = 65,2$ ,  $p < 0,001$ ), полевые мыши ( $H = 33,8$ ,  $p < 0,001$ ), узкочерепные полевки ( $H = 14,4$ ,  $p < 0,001$ ) и обыкновенные бурозубки ( $H = 21,2$ ,  $p < 0,001$ ). Серые крысы откусывали конечности пойманной добычи реже чем: полевые мыши ( $H = 17$ ,  $p < 0,001$ ), узкочерепные полевки ( $H = 13,2$ ,  $p < 0,001$ ) и обыкновенные бурозубки ( $H = 15,1$ ,  $p < 0,001$ ). Полевые мыши, узкочерепные полевки и обыкновенные бурозубки по данному параметру охотничьего поведения не различались между собой ( $H = 0,8$ , NS).

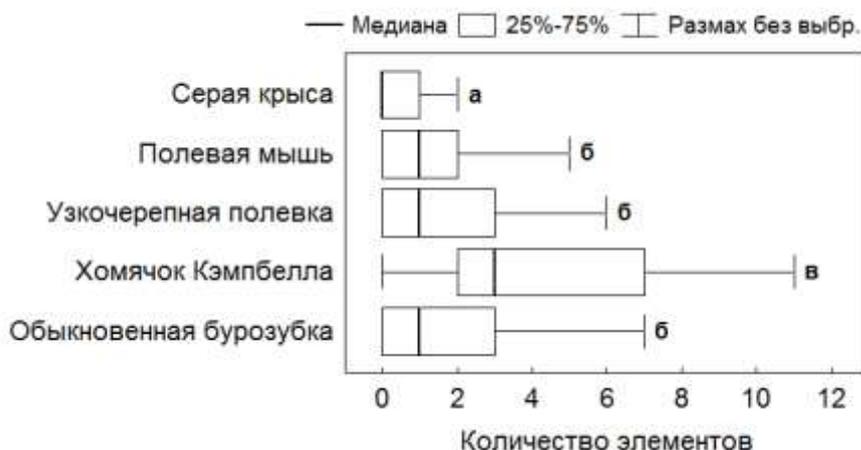


Рисунок 12 – Количество элементов поведения «откусывание конечностей добычи» в одном охотничьем стереотипе. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

#### 4.4 Схемы стереотипа охоты на подвижную добычу

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения в поведенческих последовательностях построены схемы охотничьего стереотипа (рисунок 13).

У всех исследованных видов охотничий стереотип, начинался с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), а в тех редких случаях, когда добыча сама приближалась слишком близко, охотничий стереотип мог начаться без фазы преследования. Затем могло следовать приноживание (D). Далее, у серых крыс (рисунок А.1), полевых мышей и узкочерепных полевок захват добычи, в основном, происходит зубами – «укус» (один или несколько подряд) (W) (рисунок А.7). 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 бурозубки расходятся (рисунок А.2).

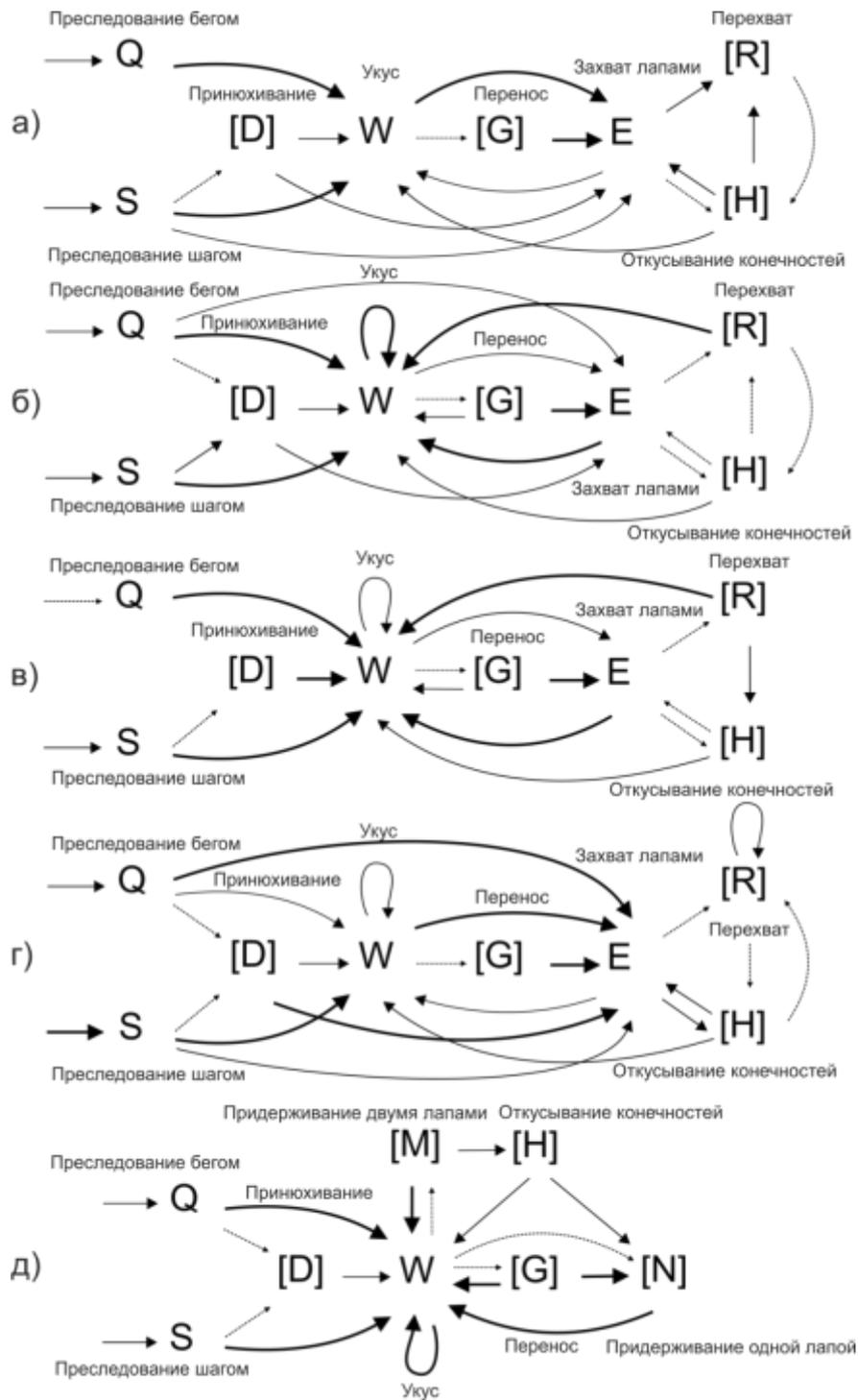


Рисунок 13 – Схемы охотничьего стереотипа: а) серой крысы, б) полевой мыши, в) узкочерепной полевки, г) хомячка Кэмпбелла, д) обыкновенной бурозубки. На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ( $p < 0,2$ ). Простой черной линией обозначены устойчивые связи ( $0,2 \leq p < 0,5$ ). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами поведения ( $p \geq 0,5$ ). В скобках указаны дополнительные элементы поведения.

После «укуса» грызуны захватывают добычу обеими передними конечностями (E) для поедания (рисунок А.4). У бурозубок этот элемент поведения отсутствует, они изредка одной (N) или двумя (M) передними конечностями прижимали добычу ко дну арены, продолжая наносить ей укусы (рисунок А.6). 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 бурозубок. 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. Все животные во время охоты могли переносить зажатую в зубах добычу (G) (рисунок А.3). Последний элемент поведения, предшествующий поеданию, выступает в качестве окончания успешного охотничьего стереотипа. Стереотипы серых крыс, полевых мышей и хомячков Кэмпбелла могли оканчиваться «укусом» (W), «захватом лапами» (E), «перехватом» (R) или «откусыванием конечностей добычи» (H). В отличие от других исследованных грызунов охотничьи стереотипы узкочерепных полевок не оканчивались «перехватом» (R). Набор поведенческих актов, предшествовавших поеданию добычи, у обыкновенных бурозубок состоял из «укуса» (W), «придерживания добычи одной лапой» (N), «принюхивания» (D), «переноса добычи в зубах» (G), «откусывания конечностей добычи» (H).

#### **4.5 Сравнение тактик охоты у разных видов**

На основе данных о количественном анализе элементов поведения в охотничьих стереотипах и вероятностного анализа, представленных в виде схем, составлены описания тактик охоты мелких млекопитающих на подвижную добычу. Под тактикой охоты понимается совокупность приемов для максимально быстрого повреждения (умерщвления) добычи и переходу к ее поеданию.

У обыкновенной бурозубки элемент поведения укус представлен одиночными, двойными и множественными формами. По общему количеству

«укусов» охотничьи стереотипы бурозубок уступают полевым мышам и не различаются по данному параметру со стереотипами узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла. Высокая повторяемость ( $p > 0,5$ ) этого элемента поведения указывает на преобладание в стереотипе двойных и множественных укусов. Таким образом, хищник – обыкновенная бурозубка повреждает преследуемую добычу серией укусов. В целом, описание тактики охоты совпадает с ранее полученными данными для других представителей рода *Sorex* (Eisenberg, Leyhausen, 1972).

У полевых мышей и узкочерепных полевок наблюдается существенная доля двойных и множественных укусов. Элемент поведения «укус», как и у бурозубки, обладает высокой повторяемостью: у мыши ( $p > 0,5$ ) и у полевки ( $0,2 < p < 0,5$ ). Связь между элементами поведения «укус» и «захват добычи лапами» ( $0,2 < p < 0,5$ ) устойчива. Количество элементов поведения «перехват добычи», приходящихся на один охотничий стереотип полевых мышей и узкочерепных полевок, существенно ниже, чем у крыс. По количеству элементов поведения «откусывание конечностей добычи» охотничьи стереотипы полевых мышей, узкочерепных полевок и обыкновенных бурозубок не различались. Связь между элементами «захват добычи лапами» и «перехват добычи», «захват добычи лапами» и «откусывание конечностей добычи» – неустойчива ( $p < 0,2$ ). Это, по всей видимости, указывает на отсутствие потребности в обработке добычи, которая не оказывает сопротивления. Наличие высоко устойчивой связи между элементами поведения «перехват добычи» и «укус» ( $p > 0,5$ ), по всей видимости, свидетельствует о низкой эффективности перехватов добычи. Во время перехватов таракан выпадает или вырывается из лап грызунов и им вновь приходится осуществлять атаку серией укусов. Отсутствие устойчивых связей элемента «захват лапами» с различными дополнительными элементами поведения, отвечающими за манипуляцию и обездвиживание добычи, позволяет предположить, что данный элемент поведения у полевых мышей и узкочерепных полевок служит для удержания добычи и последующего нанесения ей повреждений серией укусов. На это также указывает высокая вероятность

обратного перехода от «захвата добычи лапами» к элементу поведения «укус» ( $p > 0,5$ ). Таким образом, полевые мыши и узкочерепные полевки, как и обыкновенные бурозубки, повреждают добычу серией укусов, так чтобы та не могла сопротивляться или бежать.

В охотничьих стереотипах серых крыс было отмечено самое низкое среди других видов содержание элемента поведения «укус», которые в абсолютном большинстве являются одиночными и устойчиво связаны с элементом поведения «захват добычи лапами». Вероятность того, что за элементом поведения «укус» последует «захват добычи лапами» – высокая ( $p > 0,5$ ). Соотношение этих элементов в стереотипах серых крыс чуть более чем 1:1, среднее содержание элемента поведения «укус»  $6,2 \pm 0,5$ , а «захватов лапами»  $7,2 \pm 0,6$ . По количеству «захватов добычи» охотничьи стереотипы у крыс не отличаются от стереотипов у полевых мышей и узкочерепных полевок. Между элементами «захват лапами» и «перехват добычи» присутствует устойчивая связь ( $0,2 < p < 0,5$ ), а содержание последних в стереотипах крыс достоверно больше, чем у других исследованных видов. Повторяемость циклических «перехватов» устойчива ( $0,2 < p < 0,5$ ). Элементы «укус» и «захват добычи» имеют равное количество связей с другими элементами поведения и, по-видимому, их связка у крыс является минимальной единицей для атаки. Высокое содержание элемента поведения «перехват добычи», устойчиво связанного с элементом «захватом добычи», позволяет предположить, что крысы в первую очередь стремятся схватить свою добычу. Высокая повторяемость «перехватов» свидетельствует о необходимости постоянных манипуляций с еще живой сопротивляющейся добычей. Из этого можно заключить, что серые крысы не повреждают свою добычу, а поедают ее живьем. Таким образом, серая крыса имеет неспециализированную (наименее направленную на быстрое убийство добычи) тактику охоты.

В охотничьем стереотипе хомячков Кэмпбелла, как и у серых крыс, элементы поведения «укус» и «захват лапами» высокоустойчиво связаны между собой ( $p > 0,5$ ). При этом хомячки чаще, чем другие исследованные виды откусывали конечности пойманной добычи. Прямая и обратная связи между

элементами поведения «захват добычи лапами» и «откусывание конечностей добычи» – устойчивы ( $0,2 < p < 0,5$ ), а количество элементов поведения захват лапами в стереотипе достоверно выше, чем у других исследованных грызунов. Это, по всей видимости, отражает схожесть в тактике охоты у хомячков и крыс, которая направлена не на повреждение, а захват и удержание пойманной добычи. Несмотря на отсутствие устойчивой связи между элементами «захватом добычи лапами» ( $p < 0,2$ ) и «перехватом добычи», о манипуляциях с удерживаемой добычей свидетельствует устойчивая повторяемость «перехватов» ( $0,2 < p < 0,5$ ). По общему количеству элемента поведения «укус» стереотипы охоты у хомячков не различались со стереотипами полевок и бурозубок. Охотничьи стереотипы хомячков Кэмпбелла содержали меньшее количество множественных укусов, чем стереотипы у полевых мышей, узкочерепных полевок и обыкновенных бурозубок, существенно опережая все исследованные виды по количеству одиночных укусов. Устойчивая повторяемость элемента поведения «укус» ( $0,2 < p < 0,5$ ), по-видимому, отражает «неловкость» (недостаточную точность) укусов, направленных в первую очередь, на удержание добычи для последующего захвата передними лапами. Однако, несмотря на это, в результате совершения устойчиво повторяющихся актов откусывания конечностей, хомячки Кэмпбелла лишают добычу способности к бегству, что и позволяет им переходить в дальнейшем непосредственно к поеданию добычи. Важным является тот факт, что в отличие от других исследованных грызунов, у хомячков атака на подвижную добычу может начинаться как с «укуса», так и с «захвата добычи лапами». Изучение эволюции охотничьего поведения наземных позвоночных хищников показало, что появление в охотничьем стереотипе захватов добычи лапами – прогрессивная черта (Eisenberg, Leyhausen, 1973). Более древние формы охотничьего поведения включают в себя только укусы (захват и умерщвление добычи зубами), как например, у бурозубок. Включение в охоту передних конечностей (укус с последующим захватом лапами) и постепенный переход к ним функции захвата к передним конечностям открывает путь для дальнейшей специализации охотников. Одним из показателей большей специализации кузнечикового

хомячка, как грызуна – хищника, является начало атаки с захвата добычи лапами (Langley, 1994). Эти данные дают основание считать охотничий стереотип хомячков Кэмпбелла наиболее прогрессивным среди исследованных мелких млекопитающих. Можно также предположить, что у грызунов эволюционный переход к хищническому образу жизни будет сопровождаться постепенным переходом от начала атаки с захвата добычи зубами к захвату передними лапами.

Таким образом, тактика охоты сходна у полевой мыши, узкочерепной полевки и обыкновенной бурозубки: быстрое повреждение добычи продолжительной серией укусов. Тактика охоты серых крыс заключается в захвате добычи зубами и затем лапами, манипуляциями с ней и последующим поеданием живьем. Хомячки Кэмпбелла обездвиживают насекомое, откусывая у него конечности.

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).

#### 4.6 Сравнение скорости охоты на подвижную добычу

Одним из показателей высокой специализации хищника является быстрота и скоординированность действий при нападении на добычу (Langley, 1994). У грызунов атака состоит из укуса и последующего захвата добычи передними лапами. В 80 случайно отобранных охотничьих стереотипах каждого из модельных видов грызунов было измерено время между элементами поведения «укус» и «захват лапами». У серых крыс это время составило 0,08 (0,04 – 0,12) секунд, у полевых мышей 0,06 (0,04– 0,08), у узкочерепных полевок 0,04 (0,03 – 0,07), а у хомячков Кэмпбелла 0 (0 – 0,04). Результаты представлены на рисунке 14.

Хомячки Кэмпбелла атаковали добычу быстрее, чем другие исследованные грызуны: серые крысы ( $H = 77,8$ ,  $p < 0,001$ ), полевые мыши ( $H = 61,1$ ,  $p < 0,001$ ) и узкочерепные полевки ( $H = 50,1$ ,  $p < 0,001$ ). Крысы, совершали атаку медленнее,

чем узкочерепные полевки ( $H = 15$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячки Кэмпбелла ( $H = 77,8$ ,  $p < 0,001$ ). Скорость атаки у полевых мышей и серых крыс ( $H = 4$ , NS), мышей и узкочерепных полевок ( $H = 3,2$ , NS) не различалась. Таким образом, серые крысы демонстрируют ожидаемо низкую скорость атаки характерную для неспециализированных видов-генералистов. Скорость атак хомячков Кэмпбелла сопоставима с представленными в литературе данными по охоте специализированного хищника – северного кузнечикового хомячка, а полевых мышей и узкочерепных полевок сопоставима с эврифагом – оленьим хомячком (Langley, 1994).

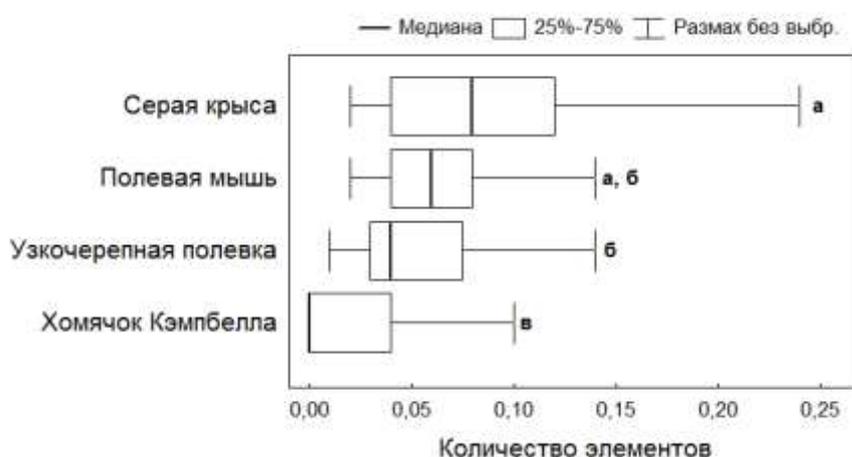


Рисунок 14 – Время между «укусом» и «захватом лапами» в охотничьих стереотипах. Данные, отмеченные буквами **а**, **б** и **в**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони,  $p < 0,001$ ).

Во время охоты обыкновенные буроzubки демонстрировали 2,9 (1,8 – 4,2) элемента поведения в секунду (рисунок 15). Их скорость охоты была достоверно выше, чем у грызунов: серых крыс 1,2 (0,9 – 1,5) ( $H = 75$ ,  $p < 0,001$ ), полевых мышей 2,1 (1,5 – 2,8) ( $H = 11,2$ ,  $p < 0,001$ ), узкочерепных полевок 1,6 (1,2 – 2,2) ( $H = 20,5$ ,  $p < 0,001$ ) и хомячков Кэмпбелла 1,4 (1 – 1,9) ( $H = 35,2$ ,  $p < 0,001$ ). Скорость охоты у серых крыс и хомячков Кэмпбелла ( $H = 5,3$ , NS), хомячков Кэмпбелла и узкочерепных полевок ( $H = 1,1$ , NS), узкочерепных полевок и полевых мышей ( $H = 7,3$ , NS) не различалась. Серые крысы охотились медленнее,

чем полевые мыши ( $H = 57$ ,  $p < 0,001$ ) и узкочерепные полевки ( $H = 8,9$ ,  $p < 0,005$ ). Полевые мыши охотились быстрее, чем хомячки Кэмпбелла ( $H = 20$ ,  $p < 0,001$ ).

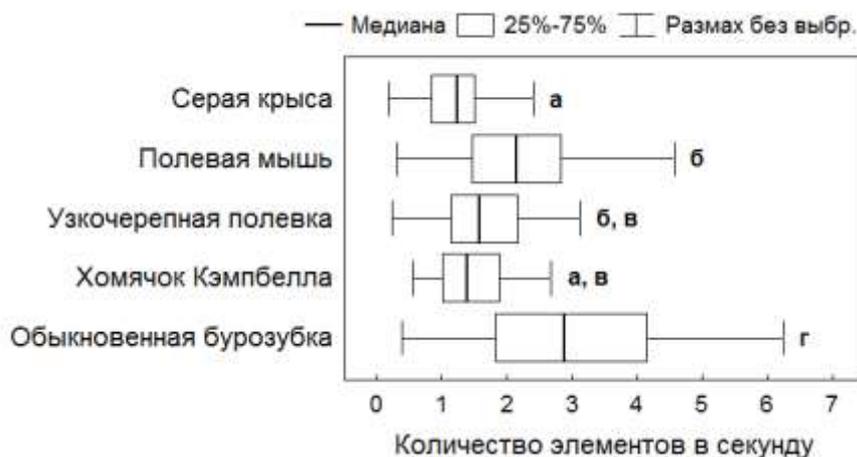


Рисунок 15 – Количество совершаемых элементов поведения в секунду в охотничьих стереотипах (скорость охоты). Данные, отмеченные буквами **а**, **б**, **в** и **г**, достоверно различаются ( $H$ -test с поправкой Бонферрони, уровень значимости см. текст).

Полученные результаты характеризуют обыкновенную бурозубку как эффективного специализированного хищника, целью которого является быстрое повреждение (умерщвление) добычи. Среди грызунов наибольшая скорость охоты наблюдается 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.

## ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНОСТИ ОХОТНИЧЬИХ СТЕРЕОТИПОВ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

### 5.1 Сравнение сложности охотничьих стереотипов в первом и втором тестах у полевой мыши и обыкновенной бурузубки

Так как полевые мыши, узкочерепные полевки, хомячки Кэмпбелла и обыкновенные бурузубки тестировались два или более раз, необходимо проверить гипотезу о том, что повторное тестирование не оказывало влияние на сложность поведения и связанность между элементами. Для этого был проведен сравнительный анализ степеней сжатия файлов, содержащих охотничьи стереотипы полевой мыши и обыкновенной бурузубки в первом и втором тестах. Сравнительная оценка сложности охотничьих стереотипов в первом и втором тестах для хомячков Кэмпбелла и узкочерепных полевок не проводилась из-за недостаточного количества данных.

В первом тесте полевые мыши продемонстрировали 45 охотничьих стереотипов (объем текстового файла составил 1527 байт), во втором тесте получено 38 стереотипов (объем файла 1816 байт). У обыкновенных бурузубок в первом тесте зафиксировано 33 стереотипа (объем текстового файла 807 байт), а во втором тесте 28 (объем файла 830 байт). Узкочерепные полевки продемонстрировали 16 стереотипов в первом тесте (объем файла 542 байта), 6 во втором (объем файла 276 байт) и 12 стереотипов в третьем (объем файла 266 байт). У хомячков Кэмпбелла в первом тесте зафиксировано 7 стереотипов (объем файла 95 байт), во втором 6 (229 байт), в третьем 6 (301 байт), в четвертом 8 (198 байт), в пятом 7 (381 байт), 6 в шестом (344 байт) и 3 в седьмом (164 байт).

С помощью специальной программы из суммарных файлов генерировались текстовые файлы заданного объема – 200 байт. Получено по 4 файла объемом 200 байт, содержащих стереотипы первого и второго теста для полевых мышей и обыкновенных бурузубок.

Степени сжатия файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьего стереотипа полевых мышей охотившихся в первом и втором тесте достоверно не различались (средние значения 0,59 и 0,55 соответственно)

( $U_{эмп} = 3$ ,  $U_{кр} = 1$ , NS). Различий между степенями сжатия файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьего стереотипа обыкновенных бурозубок, охотившихся в первом и втором тесте (средние значения 0,59 и 0,6), не выявлено ( $U_{эмп} = 6,5$ ,  $U_{кр} = 1$ , NS).

## 5.2 Сравнение сложности последовательно демонстрируемых охотничьих стереотипов у серой крысы, полевой мыши и обыкновенной бурозубки

Поскольку в каждом отдельном тесте животному предлагалось до трех раз поохотиться на подвижную добычу (мраморного таракана), необходимо проверить гипотезу о том, что уровень сложности последовательно демонстрируемых охотничьих стереотипов не изменялся. Объем полученных данных позволил провести сравнительную оценку степени сжатия файлов, содержащих охотничьи стереотипы, соответствующие первому, второму и третьему акту охоты, только для серой крысы, полевой мыши и обыкновенной бурозубки. Объем полученных данных представлен в таблице 4.

Таблица 4 – Количество последовательно зафиксированных стереотипов для первого, второго и третьего актов охоты и размеры полученных суммарных файлов.

Вид	Первый акт охоты		Второй акт охоты		Третий акт охоты	
	Кол-во стереотипов	Объем файла, байт	Кол-во стереотипов	Объем файла, байт	Кол-во стереотипов	Объем файла, байт
Серая крыса	42	909	42	1130	41	826
Полевая мышь	30	1395	28	1033	25	914
Узкочерепная полевка	16	557	12	432	6	95
Хомячок Кэмпбелла	23	1065	13	95	7	95
Обыкновенная бурозубка	20	513	20	451	21	671

С помощью специальной программы из суммарных файлов были получены текстовые файлы заданного объема: 100 или 200 байт. Размер файла зависел от количества стереотипов: чем меньше стереотипов в суммарном файле, тем

меньше размеры генерируемых файлов. В результате для серых крыс получено по 4 текстовых файла объемом 200 байт для первого и третьего актов охоты, и 5 для второго акта охоты. Для полевых мышей получено по 5 файлов объемом 200 байт для первого и второго актов охоты, и 4 текстовых файла для третьего акта охоты. В случае с обыкновенной бурозубкой из-за недостаточного количества стереотипов объем генерируемых файлов был уменьшен до 100 байт, получено по 4 текстовых файла для первого и второго актов охоты и 5 для третьего.

Степени сжатия файлов, содержащих поведенческие последовательности первого, второго и третьего актов охоты у серых крыс, полевых мышей и обыкновенных бурозубок не различались (таблица 5). Средние значения степеней сжатия файлов для первого, второго и третьего актов охот: у серых крыс 0,629, 0,615, 0,618; у полевых мышей 0,59, 0,572 и 0,56; у обыкновенных бурозубок 0,816, 0,848, 0,838. Результаты представлены на рисунке 16.

Таблица 5 – значения критерия Манна-Уитни для парных сравнений степеней сжатия файлов, содержащих охотничьи стереотипы, демонстрируемые в последовательных актах охоты.

Вид	Первая и вторая охоты	Первая и третья охоты	Вторая и третья охоты
	Значение $U$ -test	Значение $U$ -test	Значение $U$ -test
Серая крыса	$U_{\text{эмп}} = 6, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 6,5, U_{\text{кр}} = 1, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 6, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$
Полевая мышь	$U_{\text{эмп}} = 7, U_{\text{кр}} = 1, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 5,5, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 8,5, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$
Обыкновенная бурозубка	$U_{\text{эмп}} = 6, U_{\text{кр}} = 1, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 9, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$	$U_{\text{эмп}} = 9, U_{\text{кр}} = 2, \text{NS}$

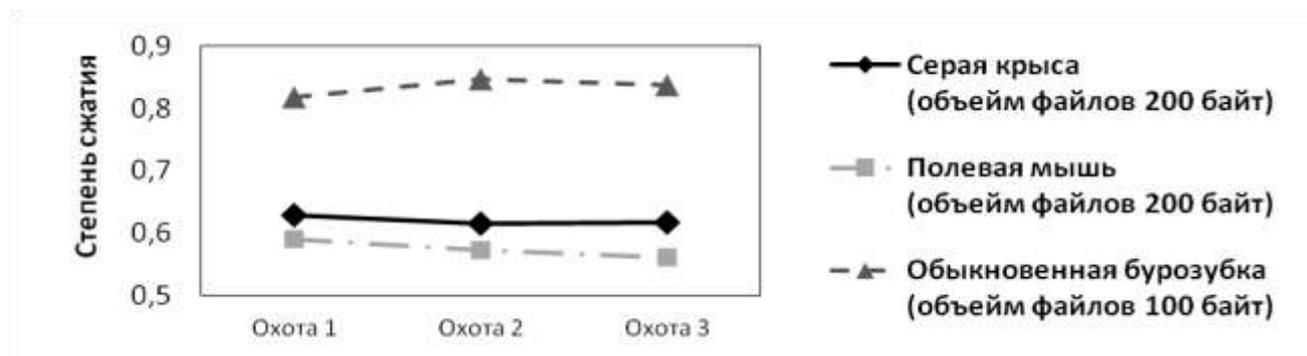


Рисунок 16 – Средние степени сжатия файлов, содержащих поведенческие последовательности первого, второго и третьего актов охоты серых крыс, полевых мышей и обыкновенных бурозубок.

### 5.3 Сравнение сложности охотничьих стереотипов, полученных в первом тесте, для серой крысы, полевой мыши и обыкновенной бурозубки

В первом тесте охотились 42 серые крысы, 17 полевых мышей, 9 узкочерепных полевок, 7 хомячков Кэмпбелла и 11 обыкновенных бурозубок. Из-за недостаточного количества полученных стереотипов узкочерепных полевок и хомячков Кэмпбелла, охотившихся в первом тесте, анализ сложности для этих видов не проводился. Чтобы примерно уравнивать количество охотившихся животных у разных видов, 42 охотившиеся крысы были разделены на 2 равные группы: по 21 особи в каждой. Получено 63 охотничьих стереотипа серых крыс из первой группы и 62 – из второй (объем суммарных файлов 1662 и 1281 байт), 45 охотничьих стереотипов полевых мышей (объем суммарного файла 1527 байт) и 33 охотничьих стереотипов обыкновенных бурозубок (объем суммарного файла 807 байт). С помощью специальной программы из суммарных файлов получено 8 и 6 текстовых файлов объемом 200 байт, содержащих охотничьи стереотипы серых крыс из первой и второй групп, 7 текстовых файлов такого же объема для полевых мышей и 4 файла – для обыкновенных бурозубок.

Степени сжатия файлов, содержащих охотничьи стереотипы для первого теста полевых мышей (средняя степень сжатия 0,596) и обыкновенных бурозубок, оказались сходны (средняя степень сжатия 0,59) ( $U_{\text{эмп}} = 12,5$ ,  $U_{\text{кр}} = 1$ , NS). Степени сжатия файлов, содержащих стереотипы двух групп серых крыс (среднее значение 0,631 и 0,633), не различались между собой ( $U_{\text{эмп}} = 21$ ,  $U_{\text{кр}} = 10$ , NS) и были выше, чем у полевых мышей ( $U_{\text{эмп}} = 7$ ,  $U_{\text{кр}} = 8$ ,  $p < 0,05$ ;  $U_{\text{эмп}} = 2,5$ ,  $U_{\text{кр}} = 4$ ,  $p < 0,01$ ) и обыкновенных бурозубок ( $U_{\text{эмп}} = 4$ ,  $U_{\text{кр}} = 5$ ,  $p < 0,05$ ;  $U_{\text{эмп}} = 0,5$ ,  $U_{\text{кр}} = 1$ ,  $p < 0,01$ ). Результаты представлены на рисунке 17.

Таким образом, есть основания для объединения охотничьих стереотипов, демонстрируемых особями одного вида, в отдельные «суммарные» файлы.

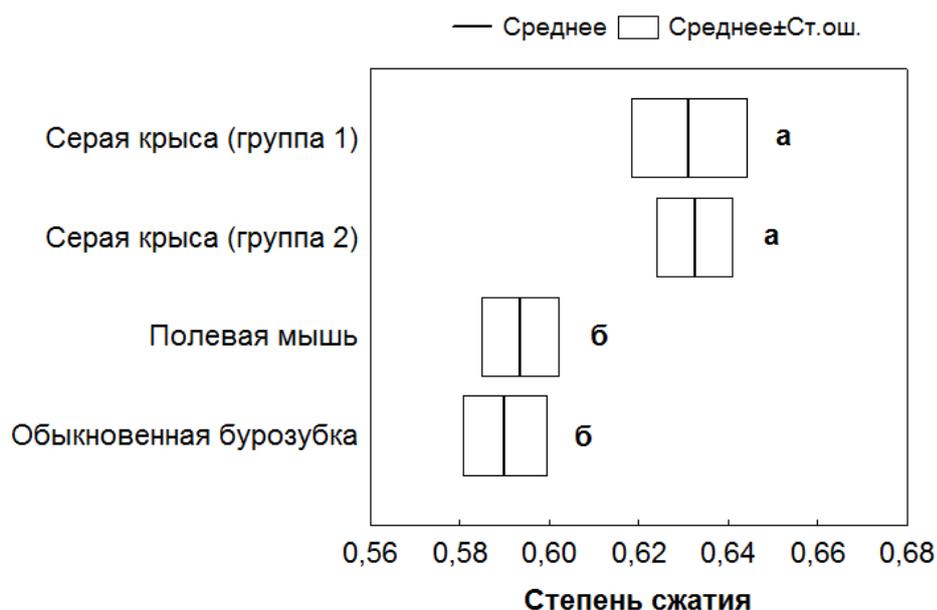


Рисунок 17 – Различия между степенями сжатия файлов, содержащих стереотипы, демонстрируемые в первом тесте. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются (*U*-test, уровень значимости см. текст).

#### 5.4 Сравнение сложности охотничьих стереотипов пяти видов мелких млекопитающих

Получено 125 последовательностей охотничьих стереотипов взрослых серых крыс (объем «суммарного» файла 2867 байт), 83 для полевых мышей (объем файла 3343 байт), 34 для узкочерепных полевок (объем файла 1086 байт), 43 для хомячков Кэмпбелла (объем файла 1716 байт) и 61 для обыкновенных бурозубок (объем файла 1637 байт).

Из «суммарных» файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьих стереотипов, с помощью специальной программы генерировались текстовые файлы заданного объема (200 и 300 байт).

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 серых крыс, полевых мышей, хомячков Кэмпбелла и обыкновенных бурозубок и 4 файла для узкочерепных полевок. Текстовые файлы объемом 300 байт, содержащие поведенческие последовательности охотничьего стереотипа серых крыс

сжимались хуже (средняя степень сжатия 0,552), то есть обладали большей сложностью, чем стереотипы других исследованных грызунов (средняя степень сжатия 0,51) ( $U_{\text{эмп}} = 0$ ,  $U_{\text{кр}} = 1$ ,  $p < 0,01$ ) и обыкновенной бурозубки (0,512) ( $U_{\text{эмп}} = 0,5$ ,  $U_{\text{кр}} = 1$ ,  $p < 0,01$ ). Результат представлен на рисунке 18. Аналогичный результат сохранялся при объемах файлов 200 байт ( $U_{\text{эмп}} = 0$ ,  $U_{\text{кр}} = 1$ ,  $p < 0,01$  для всех случаев), средняя степень сжатия текстовых файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьего стереотипа серых крыс, составила 0,63 и 0,578 у других видов.

Степени сжатия файлов, содержащих охотничьи стереотипы остальных грызунов и обыкновенной бурозубки между собой не различались при объемах файлов 300 и 200 байт.

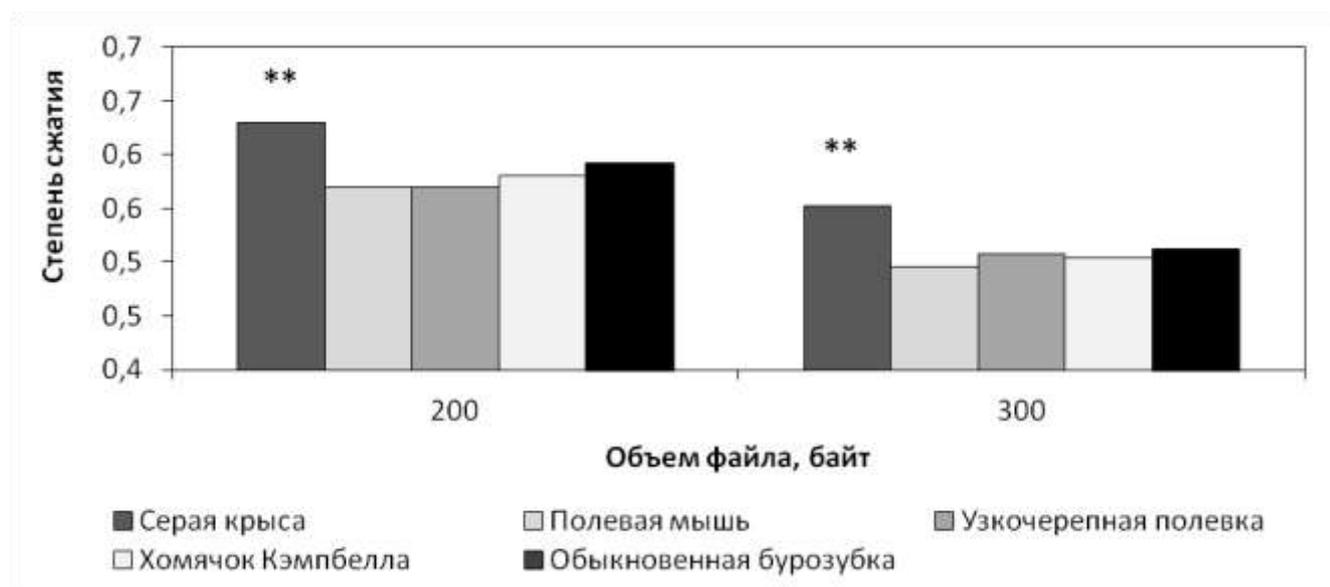


Рисунок 18 – Различия в степени сжатия файлов разного объема ( $U$ -test,  $p < 0,01$ ).

В поисках ответа на вопрос о возможных причинах различий в сложности охотничьих стереотипов грызунов и обыкновенной бурозубки произведен расчет значений коэффициента корреляции Пирсона для степени сжатия и различных параметров охотничьего поведения (таблица 6).

Таблица 6 – Значения коэффициента корреляции Пирсона ( $r$ ) для степени сжатия и различных параметров охотничьего поведения.

Характеристики поведения	г-критерий Пирсона (* $p < 0,05$ ; ** $p < 0,01$ ) для файлов 200 байт	г-критерий Пирсона (* $p < 0,05$ ; ** $p < 0,01$ ) для файлов 300 байт
Количество стереотипов	0,174	0,481*
Длина стереотипа (количество в нем элементов)	-0,174	-0,478*
Доля ключевых элементов	-0,712**	-0,647**
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*

Длина стереотипа (количество в нем элементов) и доля ключевых элементов поведения (таких как общее количество укусов, двойные и множественные укусы) 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, то есть, увеличивают сложность стереотипа.

Можно полагать, что высокая сложность охотничьих стереотипов серых крыс обусловлена меньшей в сравнении с другими исследованными грызунами долей ключевых элементов в стереотипе, характерными одиночными укусами, малой длиной стереотипа и высокой долей дополнительных и шумовых элементов поведения. Это согласуется с приведенными ранее данными количественного анализа. Интересно отметить, что как в охотничьем стереотипе серой крысы, так и обыкновенной бурузубки наблюдается сходная картина распределения всех трех типов элементов поведения (ключевых, дополнительных и шумовых). Исходя из данных корреляционного анализа, следует, что

дополнительные и шумовые элементы поведения увеличивают сложность охотничьего стереотипа. Поскольку шумовые элементы не влияют на совершение стереотипа (не относятся к нему), можно заключить, что именно дополнительные элементы обуславливают гибкость поведения. С возрастанием гибкости стереотипа, увеличивается и вероятность совершить «ошибку» – те самые шумовые элементы. В данном исследовании серая крыса выступает с одной стороны как эврифаг, с другой, как – хищник-генералист, способный быстро переключаться на различные типы добычи. Это подтверждается как литературными данными (Формозов, 1945; Яковлев, 1949; Романов, 1963), так и полученными результатами – отсутствием тактики быстрого повреждения (умерщвления) добычи, поеданием ее живьем. Обыкновенная бурозубка – специализированный хищник, также обладающий чертами генерализации охотничьего поведения. Широкий спектр добычи, входящей в рацион обыкновенной бурозубки известен по многочисленным литературным данным (Юдин, 1956; Долгов, 1985; Ивантер, 2008а; Ивантер и др., 2015). Как и серой крысе, бурозубке необходимо проявлять некоторую гибкость охотничьего стереотипа, постоянно переключаясь на различные типы добычи. Однако, несмотря на достаточную гибкость стереотипа, он более универсален и несет в себе черты высокой специализации, являясь достаточно лаконичным (обладает меньшей сложностью). Основной причиной невысокой сложности охотничьего поведения у бурозубок выступают двойные и множественные укусы (цепочки повторяющихся элементов), которые встречаются в подавляющем большинстве стереотипов. Последнее – логично, учитывая особенности метода, основанного на применении алгоритмов сжатия данных, которые находят в «тексте» закономерно повторяющиеся участки и сжимают их.

Сходная сложность охотничьих стереотипов других грызунов вызвана преобладанием в них ключевых элементов поведения, в частности двойных и множественных укусов, малым количеством дополнительных и шумовых элементов поведения, большей длиной стереотипа. Основная причина сходного уровня сложности охотничьих стереотипов у полевой мыши и узкочерепной

полевки и обыкновенной бурозубки – сходство тактик охоты, направленных на повреждение добычи сериями быстрых укусов. Хомячки Кэмпбелла, несмотря на принципиально иную тактику охоты, демонстрируют в достаточной мере связанный охотничий стереотип.

Таким образом, применение нового метода позволило сравнить сложность охотничьих стереотипов пяти видов мелких млекопитающих. Стереотипы охоты на насекомых оказались сходными по своей лаконичности и невысокой сложности у полевой мыши, узкочерепной полевки, хомячка Кэмпбелла и у специализированного насекомоядного вида (обыкновенной бурозубки). У серой крысы охотничье поведение более лабильно и обладает наибольшей сложностью среди сравниваемых видов. Высокая сложность поведения серой крысы ожидаема, поскольку изменчивость поведения у этого вида хорошо известна (Ivanco et al., 1996; Whishaw, Kolb, 2005).

Ранее использование алгоритмов сжатия данных успешно зарекомендовало себя для исследования процессов коммуникации (Ryabko et al., 2006; Ryabko, Reznikova, 2009). Сравнительно недавно применимость этого подхода для сравнения поведения различных групп животных была обоснована математически (Ryabko et al., 2013). В данном исследовании его применение позволило количественно оценить, сравнить и показать сходный уровень стереотипности поведения у мелких млекопитающих при охоте на подвижную добычу. Примечательно, что метод также позволяет оценить вклад научения в формирование стереотипных поведенческих реакций, определить насколько выраженный врожденный или приобретенный характер носит поведение. Так, если в случае сравнения сложности поведенческих стереотипов в рамках нескольких охот или тестов не удастся выявить значимых различий в сложности поведения, то это указывает на сходный уровень связанности элементов поведения или, формулируя иначе, структура поведения не изменяется. В данной работе это было показано на примере серых крыс, полевых мышей и обыкновенных бурозубок. В то же время, если будет наблюдаться существенное

снижение или наоборот повышение сложности, то можно говорить об изменении поведения в результате научения.

### **5.5 Сравнительное исследование сложности охотничьих стереотипов в отношении подвижной и малоподвижной добычи на примере серой крысы.**

Охотничий стереотип грызунов при охоте на малоподвижную добычу (личинку хрущака) состоял из существенно меньшего числа элементов поведения. Зачастую он имел вид SWE: сближение с добычей спокойным шагом (S), укус (W), захват добычи лапами (E). Можно предположить, что охотничьи стереотипы в отношении малоподвижной добычи будут менее сложными. Эта гипотеза требует проверки. В качестве объекта исследования были выбраны серые крысы, которые, как было показано в предыдущей подглаве, демонстрируют большой уровень гибкости (сложности) стереотипа, охотясь на подвижную добычу.

Всего зафиксировано 69 поведенческих последовательностей охотничьих стереотипов серых крыс при охоте на малоподвижную добычу. Объем полученного «суммарного» файла составил 344 байт. Из «суммарных» текстовых файлов, содержащих поведенческие последовательности охотничьего стереотипа серых крыс на малоподвижную добычу и подвижную добычу, с помощью специальной программы получены по 3 файла объемом 100 байт, которые в дальнейшем сжимались программой архиватором. Текстовые файлы, содержащие поведенческие последовательности охотничьего стереотипа крыс, охотившихся на малоподвижную добычу сжимались лучше (в среднем 0,73), т.е. обладали меньшей сложностью, чем содержащие поведенческие последовательности стереотипа охоты на подвижную добычу (в среднем 0,87) ( $U_{мп} = 0$ ,  $U_{кр} = 1$ ,  $p < 0,01$ ).

## 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 «наивных» взрослых серых крыс (*adultus*) и крысят в возрасте 30-40 дней (*juvenis*). При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение проявили 14 крысят в возрасте 30 дней, 6 животных в возрасте 32 дней, 2 крысенка в возрасте 33 дня, 8 особей в 34 дневном возрасте и 55 взрослых крыс. Количество крысят (30 из 52) и взрослых крыс (55 из 81) охотившихся в первом тесте достоверно не различалось (точный тест Фишера,  $p > 0,05$ ). После повторного тестирования не охотившихся или охотившихся неуспешно крысят доля успешных молодых охотников возросла до 88,5% (46 из 52) (рисунок 19). В первом тесте 20% (6 из 30) охотившихся крысят не сумели поймать и съесть добычу. Из оставшихся успешных охотников 41,7% (10 из 24) ни разу не потеряли добычу. При повторном тестировании не охотившихся или охотившихся неуспешно животных 57,1% (16 из 28) крысят успешно охотились, а 10 из них ни разу не теряли добычу. Из 6 не охотившихся в первом тесте животных, 3 крысенка при повторном тестировании успешно охотились, а 1 из них при охоте ни разу не потерял свою добычу. Все успешно охотившиеся крысята, как и взрослые крысы полностью поедали свою добычу. Результаты представлены в таблицах Б.1 и Б.2. С учетом повторного тестирования неохотившихся крысят, молодые животные продемонстрировали меньшее количество неуспешных охот (40 из 159), чем взрослые (77 из 202) ( $p < 0,01$ ) (рисунок 22). Длина охотничьих стереотипов крысят в 30-дневном составила в среднем  $45,4 \pm 6,5$ , в 34-дневном возрасте  $33,8 \pm 4$ , а у 40-дневных крысят  $32,1 \pm 4$  элемента поведения. Достоверных различий между длинами стереотипов 30- и 34-дневных ( $t = 1,5$ , NS), 30- и 40-дневных ( $t = 1,7$ , NS), 34- и 40-дневных крысят ( $t = 0,3$ , NS) – не выявлено. Схемы охотничьих стереотипов животных этих возрастных групп оказались сходны (рисунок 23а). На основании этого все полученные охотничьи стереотипы неполовозрелых крысят были объединены в

одну группу. В целом успешные охотничьи стереотипы крысят оказались длиннее ( $35,2 \pm 2,3$ ), чем у взрослых животных ( $21,9 \pm 1,7$ ) ( $t = 4,7$ ,  $p < 0,01$ ) (рисунок 21). При этом крысята активнее атаковали добычу, демонстрируя в среднем  $1,6 \pm 0,08$  элементов поведения в секунду, что достоверно больше чем у взрослых крыс  $1,2 \pm 0,05$  ( $t = 3,5$ ,  $p < 0,01$ ) (рисунок 22). Наиболее вероятным объяснением таких различий служит характерная молодым особям высокая двигательная активность и энергичность действий.

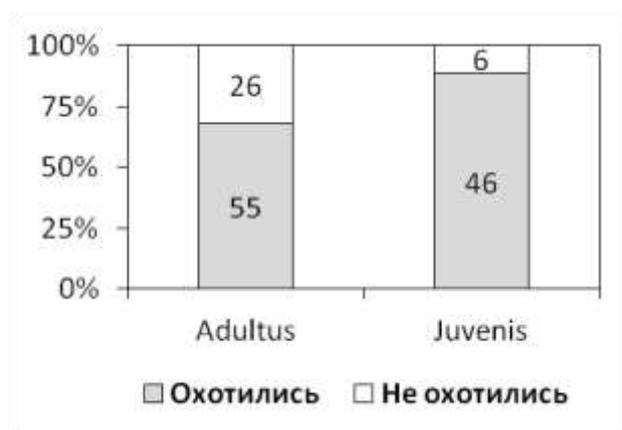


Рисунок 19 – Доли охотившихся особей серой крысы (по результатам всех тестов).

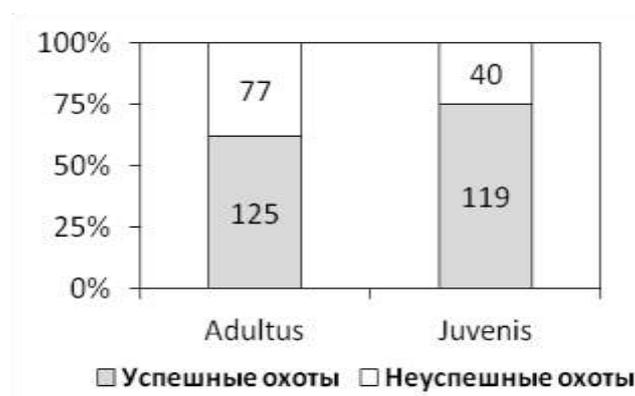


Рисунок 20 – Соотношение успешных и неуспешных охот у серой крысы (по результатам всех тестов).

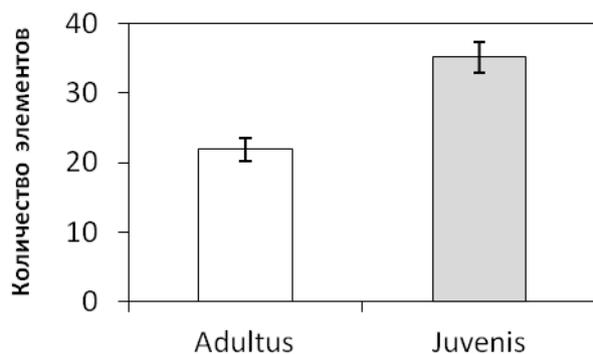


Рисунок 21 – Длины охотничьих стереотипов серой крысы.

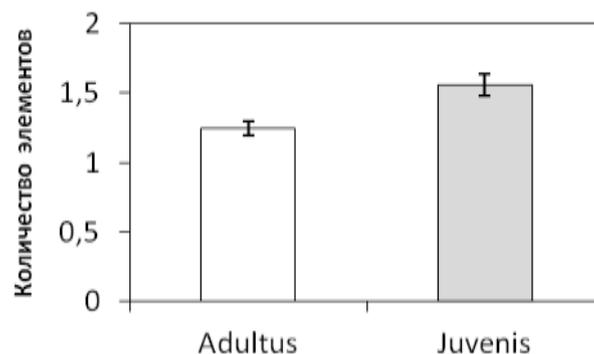


Рисунок 22 – Скорость охоты серой крысы.

Состав ключевых и дополнительных элементов поведения, входящих в репертуар охотничьего поведения молодых и взрослых животных, не различался. Охотничий стереотип крысят, обладающий минимальной длиной, состоял из четырех элементов поведения: «преследования добычи бегом» (Q), «укуса» (W), «захвата добычи лапами» (E), «перехвата добычи» (R), после чего животное переходило к поеданию добычи. Подобные поведенческие последовательности наблюдались у двух разных животных. У взрослых животных самый лаконичный охотничий стереотип состоял только из двух ключевых элементов «укуса» (W) и «захвата добычи лапами» (E), после чего добыча сразу была съедена. Как и у крысят, такие поведенческие последовательности были отмечены у двух разных взрослых животных. Следует пояснить, что отсутствие преследования добычи связано с тем, что добыча сама приближалась слишком близко, поэтому фаза преследования отсутствовала. Другой вариант лаконичного охотничьего стереотипа крыс имеет вид (QWE), – «преследование бегом», «укус», «захват лапами». Среди стереотипов взрослых животных также единично встречалась поведенческая последовательность аналогичная зафиксированной у крысят (QWER), и две очень похожих на нее, но содержащих различное количество перехватов в конце (QWERR и QWERRRRR). В большинстве же случаев успешные охотничьи стереотипы были длиннее и содержали иные комбинации элементов поведения (например, SWEBVEEWEVWSWEEENREEWEBBEWEWEE WERR).

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения построены схемы охотничьего стереотипа в отношении подвижной добычи (рисунок 23а и 23б). На схеме показаны все устойчивые связи между элементами ( $p \geq 0,2$ ) и некоторые неустойчивые, но важные для совершения стереотипа связи.

У молодых и взрослых животных стереотип в общем виде, как правило, начинался с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), а в тех редких случаях, когда добыча сама приближалась слишком близко, охотничий

стереотип мог начинаться без фазы преследования, затем могло следовать принюхивание (D). Далее, как правило, следовал укус (W) и захват добычи в передние лапы (E). Реже, крысы и крысята могли попытаться начать атаку с одной или нескольких попыток захватов добычи передними лапами, однако такие атаки были, как правило, безуспешны. Повторяющиеся цепочки элементов поведения «захват лапами – захват лапами» присутствовали в 83,2% (99 из 119) охотничьих стереотипах крысят и в 49,6% (62 из 125) стереотипах крыс. Различия достоверны (точный тест Фишера,  $p > 0,001$ ). После захвата добычи передними лапами чаще всего наблюдались перехваты удерживаемой добычи (R), а в дальнейшем откусывание конечностей добычи (H). Охотничьи стереотипы могли оканчиваться одним из нескольких элементов: «укусом» (W), «захватом лапами» (E), «перехватом» (R) или «откусыванием конечностей добычи» (H).

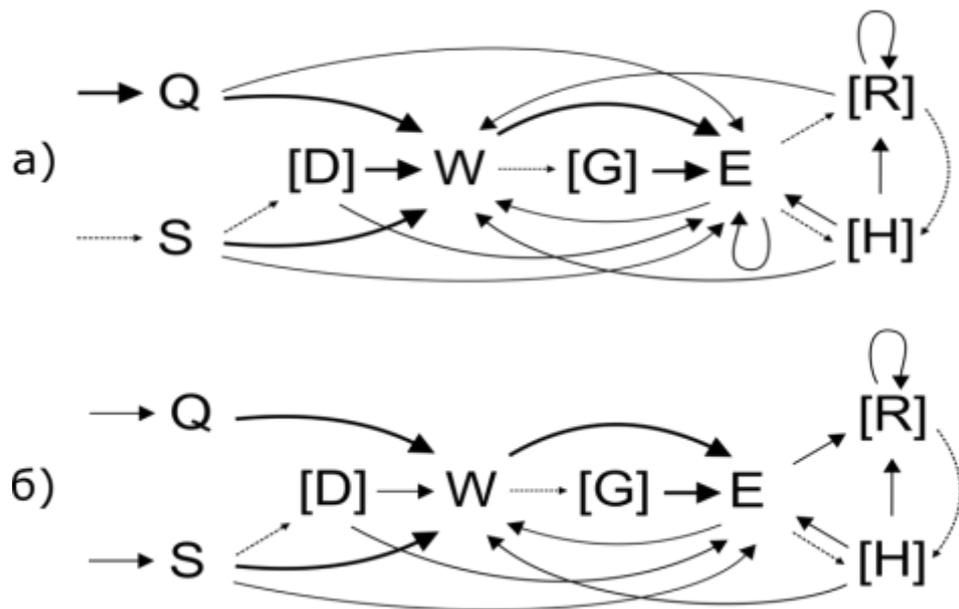


Рисунок 23 – Схемы охотничьих стереотипов крысят (а) и взрослых крыс (б). Тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ( $p < 0,2$ ). Простой линией обозначены устойчивые связи ( $0,2 \leq p < 0,5$ ). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами ( $p \geq 0,5$ ). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы.

В охотничьих стереотипах крысят доли шумовых (точный тест Фишера,  $p < 0,05$ ) и дополнительных элементов ( $p < 0,01$ ) достоверно ниже, а ключевых элементов достоверно выше ( $p < 0,01$ ), чем у взрослых крыс (рисунок 24).



Рисунок 24 – Доли различных типов элементов поведения в охотничьих стереотипах серой крысы.

Дальнейший количественный анализ проводился для ключевых элементов поведения и наиболее часто встречающихся дополнительных: «перехват», «откусывание конечностей добычи». Результаты представлены на рисунке 25.

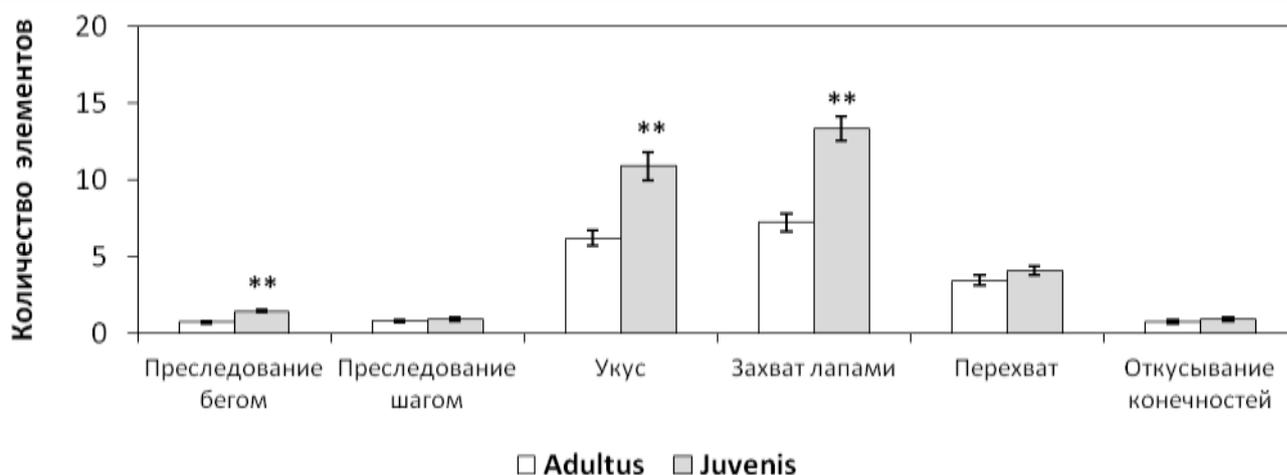


Рисунок 25 – Среднее количество элементов поведения в одном успешном охотничьем стереотипе серой крысы ( $t$ -test, \*\*  $p < 0,01$ ).

Крысята чаще чем крысы преследовали свою добычу «бегом» ( $t = 5,6$ ,  $p < 0,01$ ). На один охотничий стереотип у крысят приходилось больше элементов поведения «укус» и «захват лапами», чем у взрослых крыс ( $t = 5,3$ ,  $p < 0,01$ ;  $t = 5,5$ ,

$p < 0,01$  соответственно). В одном охотничьем стереотипе крысенка в среднем встречалось больше связок элементов поведения «укус – захват лапами», чем у взрослых крыс ( $t = 4,3$ ,  $p < 0,01$ ). Среднее количество дополнительных элементов поведения «преследование шагом» ( $t = 0,75$ , NS), «перехват» ( $t = 1,5$ , NS) и «откусывание конечностей добычи» ( $t = 1,1$ , NS) в стереотипах крыс и крысят не различалось.

Степени сжатия файлов содержащих охотничьи стереотипы взрослых крыс и крысят достоверно не различались при объемах файлов 300, 400 и 500 байт (Критерий Манна-Уитни,  $U_{\text{эмп}} = 12$ ;  $U_{\text{эмп}} = 8$ ;  $U_{\text{эмп}} = 5$  соответственно;  $U_{\text{кр}} = 1$ , NS) (рисунок 26).

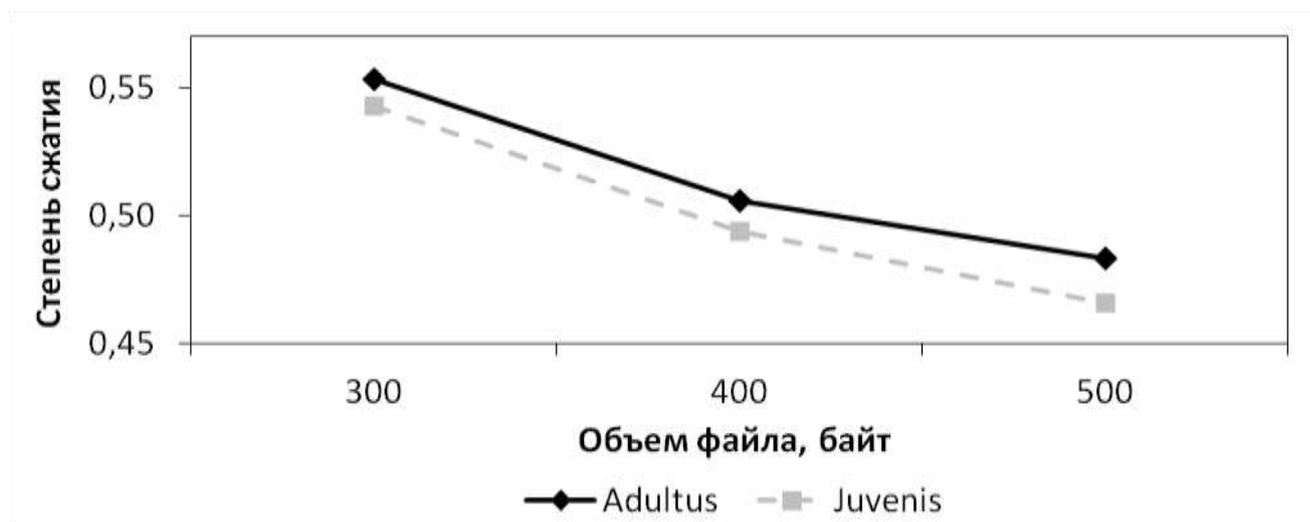


Рисунок 26 – Степени сжатия файлов разного объема.

Проявление охотничьего стереотипа у взрослых и молодых крыс носит факультативный характер, то есть, встречается не у всех особей. У крысят стереотип проявляется в возрасте 30-34 дней. Индивидуальная вариабельность и возраст проявления охотничьего стереотипа у крыс оказались сходными с полифагом сирийским хомячком (*M. auratus*) (Polsky, 1977a). Это отличает полифагов от специализированных хищных грызунов – северного и южного кузнечикового хомячка (род *Onychomys*), у которых охотничий стереотип в отношении сверчков проявляется уже в 22-дневном возрасте, а его проявления у «наивных» животных носят облигатный характер (Langley, 1986a).

Большинство «наивных» взрослых крыс охотились успешно, что свидетельствует об отсутствии критического периода созревания стереотипа. Атака на добычу начиналась с преследования, укуса, за которым следовал захват добычи лапами. Аналогичным образом (укус – захват лапами) атакуют добычу (сверчков) сирийские хомячки (Polsky, 1977a). Хищные кузнечиковые хомячки, наоборот, чаще начинают свою атаку на сверчков с захвата добычи передними лапами, после чего начинают ее кусать (Langley, 1986a). Считается, что начало атаки с захвата добычи в передние лапы является прогрессивной эволюционной чертой, а начало атаки с укуса – более древняя форма (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Именно она оказалась характерной для серой крысы. В схемах стереотипов крысят и крыс выявлено несколько различий. Наличие связи между элементами поведения «преследование бегом» и «захват лапами» у крысят обусловлено тем, что они значительно чаще, чем взрослые, преследовали свою добычу бегом. Повторяющиеся серии захватов добычи лапами в стереотипах крысят мы связываем с «неуклюжестью» крысят, которым приходится повторять попытку захвата. Связь между элементами «перехват добычи» и «укус» также можно объяснить «неловкостью», заключающейся в манипуляциях с сопротивляющейся добычей, удерживаемой передними лапами. В результате добыча падает на дно arenas и животному вновь приходится ее преследовать или атаковать (кусать, захватывать лапами). При этом общий порядок совершения поведенческих актов остается неизменным: преследование, укус, захват лапами и последующие манипуляции (перехваты), а также изредка обработка добычи (откусывание конечностей). Отсутствие у крысят устойчивой связи между элементами поведения «захват лапами» и «перехват добычи» связано с тем, что вероятность переходов между повторяющимися «захватами лапами» выше, из-за чего снижается вероятность перехода к другим элементам. В стереотипах крыс и крысят содержалось близкое количество «перехватов», что в совокупности с необходимостью предварительного «захвата добычи лапами» подтверждает связанность этих элементов поведения. В целом, несмотря на незначительные различия в схемах стереотипа крыс и крысят, порядок совершения ключевых

элементов поведения в них одинаков. Интересно также отметить, что в стереотипах молодых и взрослых животных элементы поведения «перехват добычи» были организованы в повторяющиеся цепочки (перехват – перехват). В сравнительно-этологических исследованиях показано, что у крыс способы манипулирования с удерживаемой в передних лапах добычей (живых сверчков) значительно разнообразней и гибче, чем у опоссумов *Monodelphis domestica* (Ivanco et al., 1996). Крысы совершали целенаправленные вращательные движения кистями (пронации и супинации) во время захвата добычи, а после активно перехватывали (поворачивали) ее для откусывания конечностей или крыльев.

Результаты сравнительного анализа этограмм охотничьих стереотипов, основанные на применении понятия Колмогоровской сложности (Ryabko et al., 2013; Резникова и др., 2014) показали, что сложность стереотипов крыс и крысят не различалась. Это указывает на то, что уровень связанности между элементами поведения (устойчивость связей), отраженных в схемах стереотипов, одинакова.

Различия в длинах охотничьих стереотипов взрослых и молодых крыс обусловлены большей долей ключевых элементов поведения в стереотипах крысят. Это подтверждается существенными различиями в среднем количестве ключевых элементов «укус», «захват лапами» у взрослых и молодых особей, тогда как количество дополнительных элементов «перехват» и «откусывание конечностей» у них не различается. Следует отметить, что связки элементов «укус – захват лапами», чаще встречались в стереотипах крысят. По-видимому, у крысят созревание сенсомоторных систем не завершено (Whishaw, Kolb, 2005) и им требуется опыт отработки атаки на добычу (связки элементов поведения «укус – захват лапами»).

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 связок между ними.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование охотничьего поведения мелких млекопитающих с различным типом питания показало, что в отличие от облигатного хищника, у грызунов его проявления носят факультативный характер. Зеленоядная узкочерепная полевка оказалась в меньшей степени склонна к проявлению охотничьего поведения. У этого вида также отмечается низкая по сравнению с другими исследованными мелкими млекопитающими успешность охоты. Успешность охоты у эврифагов серой крысы, хомячка Кэмпбелла, зерноядной полевой мыши, зеленоядных плоскочерепных и тувинских полевок оказалась сходна с насекомоядным хищником – обыкновенной бурозубкой.

У исследованных видов было выявлено 19 элементов охотничьего поведения, из которых два были отмечены только у обыкновенной бурозубки, а два других встречались только у грызунов. Отличительной особенностью охоты бурозубок является то, что в отличие от грызунов, они не используют передние лапы для захвата и удержания добычи. Порядок совершения ключевых элементов поведения у всех исследованных грызунов оказался универсален: преследование, укус и захват добычи передними лапами. Тактика охоты у грызунов различалась. Полевые мыши, узкочерепные полевки, как и обыкновенные бурозубки, атаковали сериями быстрых укусов, приводящими к повреждению добычи. Серые крысы, наоборот, единично кусали свою добычу, сразу после этого захватывая и удерживая ее передними лапами. Крысы не повреждают свою добычу, активно манипулируя ею, они начинают поедать ее живьем. Хомячки Кэмпбелла могли начать атаку как с укуса, так и с захвата добычи лапами, что позволяет охарактеризовать их стереотип как наиболее эволюционно продвинутый среди исследованных грызунов. Также отличительной особенностью их охотничьего поведения является обездвиживание добычи – откусывание ее конечностей.

Применение нового метода позволило сравнить сложность охотничьих стереотипов мелких млекопитающих. Этот показатель оказался сходным у полевых мышей, узкочерепных полевок, хомячков Кэмпбелла и облигатного хищника – обыкновенной бурозубки. Из чего можно сделать предположение о

наличие специализированного охотничьего стереотипа у этих видов. У крыс стереотип неспециализирован, обладает наибольшей сложностью и высокой вариативностью.

Сравнение нескольких характеристик охотничьего поведения позволило выявить факторы, влияющие на сложность охотничьих стереотипов у исследованных видов. Высокая сложность охотничьих стереотипов серых крыс обусловлена меньшей, в сравнении с другими исследованными видами, долей ключевых элементов в стереотипе, характерными одиночными укусами, а также малой длиной стереотипа и высокой долей «шумовых» элементов поведения. Сходная сложность охотничьих стереотипов других грызунов вызвана преобладанием в их стереотипах ключевых элементов поведения, в частности двойных и множественных укусов, меньшим количеством дополнительных и «шумовых» элементов поведения, большей длиной стереотипа.

Первые проявления охотничьего поведения у неполовозрелых особей серой крысы начинались в 30-дневном возрасте. Период созревания стереотипа у крысят растянут. Проявление охотничьего поведения у большинства половозрелых особей, не имевших опыта охоты, свидетельствует об отсутствии критического периода созревания стереотипа. «Наивные» крысята демонстрируют тот же уровень связанности элементов поведения, что и взрослые особи. Основные отличия в структуре стереотипа крысят связаны с многочисленными однотипными повторами связок ключевых элементов поведения «укус – захват добычи лапами». При этом у крысят сохраняется тот же порядок совершения элементов поведения, что и у половозрелых особей. Крысятам необходим опыт совершенствования отдельных элементов поведения, который с возрастом, возможно, компенсируется дозреванием сенсомоторных систем. Проявление стереотипа у молодых и взрослых животных, происходит по принципу «все и сразу». Это позволяет сделать предположение о врожденной природе охотничьего стереотипа.

## 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 полевок, 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 обездвиживают 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 ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Агулова, Л.П. Поведенческие особенности полевой мыши (*Apodemus agrarius*) из двух городских популяций / Л.П. Агулова, Н.Г. Сучкова, А.И. Клыкова, А.В. Андреевских, Л.Б. Кравченко, Н.П. Большакова, Н.С. Москвитина // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – N. 2. – С. 231–238.

Афанасьев, А.В. Звери Казахстана / А.В. Афанасьев, В.С. Бажанов, М.Н. Корелов, А.А. Слудский, Е.И. Страутман – Алма-Ата: Издательство Академии наук Казахской ССР. – 1953. – 535 с.

Башенина, Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости / Н.В. Башенина. – М.: Издательство МГУ, 1962. – 308 с.

Башенина, Н.В. Рыжая европейская полевка / Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1981. – 351 с.

Башенина, Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов / Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1977. – 354 с.

Белослюдов, Б.А. Новый род и вид грызуна из Центрального Казахстана (СССР) / Б.А. Белослюдов, В.С. Бажанов // Ученые записки Казахстанского университета. – 1938. – Т. 1. – С. 81–86.

Большакова, Н.П. Межвидовые различия поведенческой активности трех видов лесных полевок на своей и чужой территории в тесте «попарного ссаживания» / Н.П. Большакова, Л.П. Агулова, Л.Б. Кравченко, Н.С. Москвитина // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Материалы 2-й научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – С. 102.

Большакова, Н.П. Соотношение различных типов поведенческой активности трех видов лесных полевок (*Myodes*, *Cricetidae*, *Rodentia*) в тесте «попарное ссаживание» / Н.П. Большакова, Л.Б. Кравченко, Н.С. Москвитина // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы Международного совещания IX Съезд Териологического общества при РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 70.

Варшавский, А.А. Особенности внутренних цепей питания зеленоядных мышевидных грызунов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Варшавский Александр Андреевич. Москва, 2004. – 26 с.

Васильева, Н.Ю. Структура поселения и использования территории хомячком Кэмпбелла на Юге Тувинской АССР. Грызуны / Н.Ю. Васильева, А.В. Суров, А.Ю. Телицына // Грызуны. VII Всесоюзные совещания: тезисы докладов, Свердловск. – 1988. – Т. 3. – С. 61–62.

Воронцов, Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов / Н.Н. Воронцов. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1967. – 239 с.

Громов, В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов / В.С. Громов. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. – 581 с.

Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – 522 с.

Громов, И.М. Фауна России: Млекопитающие т. 3 (полевки) / И.М. Громов, И.Я. Поляков. – Л.: Наука, 1977. – 502 с.

Гуреев, А.А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки (*Erinaceidae*, *Talpidae*, *Soricidae*). В серии: Фауна СССР. Млекопитающие Т. IV. / А.А. Гуреев. – Л.: Наука, 1979. – 503 с.

Долгов, В.А. Бурозубки старого света / В.А. Долгов. – М.: Изд-во Московского университета, 1985. – 221 с.

Дьяченко, М.П. Изучение пространственной организации населения мелких млекопитающих в агроценозе (на примере поля озимой пшеницы) / М.П. Дьяченко, Н.В. Панасюк // Научный журнал КубГАУ. – 2015. – N. 108. – С. 1–10.

Ердаков, Л.Н. Организация ритмов активности грызунов / Л.Н. Ердаков – Новосибирск: Наука, 1984. – 180 с.

Естафьева, А.А. Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / А.А. Естафьева. – СПб.: Наука, 1994. – 280с.

Жигарев, И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья (популяционный аспект) / И.А. Жигарев. – М.: Прометей, 2004. – 232 с.

Жигарев, И.А. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмосковья / И.А. Жигарев // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – N. 6. – С. 719–727.

Зорина, З.А. Основы этологии и генетики поведения: Учебник. / 3-е изд., испр. и доп. З.А. Зорина, И.И. Полетаева, Ж.И. Резникова. – М.: Издательство Московского университета, 2013. – 384 с.

Ивантер, Э.В. К изучению трофических связей мелких насекомоядных млекопитающих / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов, А.М. Макаров // Зоологический журнал. – 2008а. – Т.94. – N. 6. – С. 711–722.

Ивантер, Э.В. Млекопитающие Карелии / Э.В. Ивантер. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008б. – 296 с.

Колмогоров, А.Н. Три подхода к определению понятия «количество информации» / А.Н. Колмогоров // Проблемы передачи информации. – 1965. – Т. 1. – N. 1. – С. 3–11.

Кулюкина, Н.М. Видовые различия трофических потребностей грызунов // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Ред. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Сербенюк М.А. – М.: ИПЭЭ РАН, 1998. – 256 с.

Литвинов, Ю.Н. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина, О.В. Чертилина // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2014. – N. 4. – С. 123–132.

Малькова, М.Г. Пространственная структура популяций узкочерепной полевки *Microtus gregalis* и степной пеструшки *Lagurus lagurus* в степной зоне Западной Сибири / М.Г. Малькова, Н.А. Пальчех // Териофауна России и сопредельных территорий (7 съезд Териологического общества). Материалы международных совещаний. – 2003. – С. 208–209.

Матурова, Р.Т. Мелкие млекопитающие хребта Улан-Бургасы / Р.Т. Матурова. – Новосибирск: Наука, 1982. – 102 с.

Мещерский, И.Г. Адаптации водного обмена палеарктических хомяков (*Cricetinae*) к аридным условиям обитания на примере рода *Phodopus*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Мещерский Илья Григорьевич. Москва, 1992. – 24 с.

Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Зоологический музей МГУ; под ред.: И.Я. Павлинова, А.А. Лисовского. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 604 с.

Москвитина, Н.С. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие / Н.С. Москвитина, Н.Г. Сучкова. – Томск: Томский государственный университет, 2009. – 309 с.

Наумов, Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н.П. Наумов. – М.: Изд-во АН СССР, 1948. – 203 с.

Некипелов, Н.В. Забайкальские хомячки и некоторые биологические особенности подсемейства хомяков / Н.В. Некипелов // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. – 1960. – Т. 23. – С. 147–164.

Некипелов, Н.В. Материалы по биологии даурского и джунгарского хомячка / Н.В. Некипелов // Труды Московского зоотехнического института. – 1941. – Т. 1. – С. 141–161.

Непомнящих, В.А. Как животные решают плохо формализуемые задачи поиска / В.А. Непомнящих // Синергетика и психология: Тексты. Выпуск 3: Когнитивные процессы. – 2004. – С.197–209.

Никулина, Э.М. Генетический анализ агрессивности хищника у мышей / Э.М. Никулина, Н.К. Попова // Генетика. – 1983. – Т. 16. – N. 7. – С.105–110.

Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Грызуны. / С.И. Огнев. – М.: Изд. АН СССР, 1940. – Т. 6. – 615 с.

Окулова, Н.М. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. 2. Биотопы и питание / Н.М. Окулова, Е.В. Калинкина,

Т.А. Миронова, С.Ф. Сапельников, С.В. Егоров, А.А. Власов, А.Д. Майорова // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 370–377.

Окулова, Н.М. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника / Н.М. Окулова, Н.В. Антонец // Поволжский экологический журнал. – 2002. – № 2. – С. 108–128.

Павлинов, И.Я. Природа России: жизнь животных. Млекопитающие (ч. 2). / И.Я. Павлинов. – М.: Издательство АСТ, 1999. – 624 с.

Пальчех, Н.А. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) в Западной Сибири / Н.А. Пальчех, М.Г. Малькова, И.В. Кузьмин, В.В. Якименко // Экология. – 2003. № 5. – С. 365–369.

Пантелеев, П.А. Водяная полевка: образ вида/ Ред. П.А. Пантелеев. – М.: Наука, 2001. – 527 с.

Пантелеева, С.Н. Оценка сложности поведенческих стереотипов у муравьев на примере анализа охотничьего поведения *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae) / С.Н. Пантелеева, Ж.А. Данзанов, Ж.И. Резникова // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – № 12. – С. 500–509.

Пантелеева, С.Н. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов / С.Н. Пантелеева, О.Б. Выгоняйлова, Ж.И. Резникова // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10. – С. 99–103.

Перепелкина, О.В. Селекция мышей на высокие показатели решения элементарной логической задачи / О.В. Перепелкина, В.А. Голибродо, И.Г. Лильп, И.И. Полетаева // Доклады Академии наук. – 2015. – Т. 460. – № 5. – С. 617–621.

Пешков, Б.И. О питании джунгарского и даурского хомячка / Б.И. Пешков // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. – 1960 – Т. 23. – С. 165–170.

Полетаева, И.И. Решение элементарных логических задач мышами с нокаутом гена натрий-кальциевого обменника-2 (*ncx2*) / И.И. Полетаева,

О.В. Перепелкина, О.С. Бояршинова, В.А. Голибродо, И.Г. Лильп, Х.П. Липп, Хи-Суп Шин // Доклады Академии наук. – 2016. – Т. 469. – N. 3. – С. 375–378.

Потапов, М.А. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания / М.А. Потапов, О.Ф. Потапова, И.В. Задубровская, П.А. Задубровский, Г.Т. Кокенова, Г.Г. Назарова, В.И. Евсиков // Сибирский экологический журнал. – 2010. – N. 5. – С. 813–818

Потапов, М.А. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды / М.А. Потапов, И.В. Задубровская, П.А. Задубровский, О.Ф. Потапова, В.И. Евсиков // Экология. – 2012. – N. 1. – С. 43–47.

Промптов, А.Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц / А.Н. Промптов // Доклады академии наук СССР. – 1940. – Т. 27. – N. 2. – С. 240–244.

Резникова, Ж.И. Экология, этология, эволюция. Межвидовые отношения животных: в 2т. (Т. 2) / Ж.И. Резникова. – М.: «Юрайт», 2016. – 262 с.

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. – N. 3. – С. 112–125.

Резникова, Ж.И. Возможные эволюционные механизмы «культуры» у животных: гипотеза распределенного социального обучения / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – N. 4. – С. 309–323.

Резникова, Ж.И. Гипотеза распределенного социального обучения и адаптивные возможности популяций: экспериментальные исследования на примере муравьев / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева, И.К. Яковлев // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т.12. – N. 1–2. – С. 97–111.

Роговин, К.А. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) / К.А. Роговин, М.П. Мошкин // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68. – N. 4. С. 244–267

Романов, Г.А. О хищных наклонностях серой крысы / Г.А. Романов // Биологические проблемы севера. Якутск: Якутский филиал СО АН СССР. – 1974. – Т. 1. – С. 93–98.

Свириденко, П.А. Распространение, питание и эпидемиологическое значение полевой мыши / П.А Свириденко // Доклады АН СССР. – 1944. – Т. 42. – В. 2. – С. 104.

Строганов, С.У. К характеристике фауны грызунов Томской области / С.У. Строганов, А.Ф. Потапкина // Ученые записки Томского государственного университета. – 1950. – N. 14. – С. 101–143.

Суров, А.В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих: дис. ... канд. биол. наук: Суров Алексей Васильевич. – М., 2006. – 243 с.

Феоктистова, Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация / Н.Ю. Феоктистова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. – 414 с.

Флинт, В.Е. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы / В.Е. Флинт, А.Н. Головкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – 1961. – Т. 66. – N. 5. – С. 57–75.

Формозов, А.Н. несколько дополнений к статье Б.М. Житкова «Замечания о крысах и некоторых условиях их исследования» / А.Н. Формозов // Зоологический журнал. – 1945. – Т. 24. – N. 2. – С. 126–131.

Чабовский, А.В. Социальность наземных беличьих: эффект размера тела и открытого пространства / А.В. Чабовский // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т. 110. – N. 4. – С. 80–88.

Шенброт, Г.И. Тушканчикообразные. / Г.И. Шенброт, В.Е. Соколов, В.Г. Гептнер, Ю.М Ковальская. – М.: Наука, 1995. – 576 с.

Шилова, С.А. Чабовский А.В., Попов В.С. Особенности формирования поселений желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) при вселении на новую территорию / С.А. Шилова, А.В. Чабовский, В.С. Попов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2006. – Т. 111. – N. 5. – С. 71–74.

Шубин, Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. / Н.Г. Шубин. – Новосибирск: Наука, 1991. – 263 с.

Щипанов, Н.А. Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) / Н.А. Щипанов, А.А. Калинин, В.Ю. Олейниченко, Т.Б. Демидова // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77. – N. 4. – С. 444–458.

Щипанов, Н.А. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) / Н.А. Щипанов, А.В. Купцов, Т.Б. Демидова, А.А. Калинин, Д.Ю. Александров, С.В. Павлова // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – N. 3. – С. 331–343.

Юдин, Б.С. Материалы по питанию бурозубок Западной Сибири / Б.С. Юдин // Труды Томского государственного университета. – 1956. – Т. 142. – С. 295–302.

Юдин, Б.С. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / Б.С. Юдин, Л.И. Галкина, А.Ф. Потапкина – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. – 1979. – 296 с.

Юдин, Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири / Б.С. Юдин – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. – 1989. – 360 с.

Яковлев, М.Г. Некоторые экологические особенности серой крысы в низовьях реки Дон / М.Г. Яковлев // Труды Ростовского научно-исследовательского противочумного института. – 1949. – Т. 8. – N. 7. – С. 89–93.

Babinska-Werka, J. Animal components of the diet of the striped field mouse under urban conditions / J. Babinska-Werka, H. Garbarczyk // Acta theriologica. – 1981. – V. 26. – N. 18. – P. 301–318.

Babinska-Werka, J. Food of the striped field mouse in different types of urban green areas / J. Babinska-Werka // Acta Theriologica. – 1981. – V. 26. – N. 17. – P. 285–299.

Baerends-van Roon, J.M. The morphogenesis of the behaviour of the domestic cat, with a special emphasis on the development of prey-catching / J.M. Baerends-van

Roon, G.P. Baerends. – New York: Oxford, North-Holland Publishing Company, 1979. – 116 p.

Bailey, V. Life history and habits of grasshopper mice, genus *Onychomys* / V. Bailey, C.C. Sperry // United States: Department of Agriculture Technical Bulletin. – 1929. – Vol. 145. – P. 1–19.

Balete, D.S. Descriptions of two new species of *Rhynchomys* Thomas (Rodentia: Muridae: Murinae) from Luzon Island, Philippines / D.S. Balete, E.A. Rickart, R.G.B. Rosell-Ambal, S. Jansa, L.R. Heaney // Journal of Mammalogy. – 2007. – V. 88. – P. 287–301.

Bandler, R. Animals spontaneously attacked by rats / R. Bandler, K.E. Moyer // Communications in Behavioral Biology. – 1970. – V. 5. – P. 177–181.

Bashanov, B.S. A remarkable family of rodents from Kasakhstan, U.S.S.R. / B.S. Bashanov, B.A. Belosludov // Journal of Mammalogy. – 1941. – V. 22. – N. 3. P. 311–315.

Baxter, C. Cricket predation by the northern grasshopper mouse / C. Baxter // Behavioral and Neural Biology. – 1979. – V. 27. – P. 201–213.

Ben-David, M. Feeding habits and predatory behaviour in the marbled polecat (*Vormela peregusna syriaca*): I. Killing methods in relation to prey size and prey behaviour / M. Ben-David, S.M. Pellis, V.C. Pellis // Behaviour. – 1991. – V. 118. – N. 1. – P. 127–143.

Blair, W.F. Population dynamics of rodents and other small mammals / W.F. Blair // Advances in genetics. – 1953. – V. 5. – P. 1-41.

Blair, W.F. Size difference as a possible isolation mechanism in *Microhyla* / W.F. Blair // American Naturalist. – 1955. – V. 89. – P. 297–301.

Brecht, M. The neurobiology of Etruscan shrew active touch / M. Brecht, R. Naumann, F. Anjum, J. Wolfe, M. Munz, C. Mende, C. Roth-Alpermann // Philosophical Transactions of the Royal Society B. – 2011. – V. 366. – N. 1581. – P. 3026–3036.

Bridgman, L.J. Do ship rats display predatory behaviour towards house mice? / L.J. Bridgman, J. Innes, C. Gillies, N.B. Fitzgerald, S. Miller, C.M. King // *Animal Behaviour*. – 2013. – V. 86. – N. 2. – P. 257–268.

Carleton, M.D. A synopsis of fossil grasshopper mice, genus *Onychomys*, and their relationship to recent species (Papers on Paleontology, No. 21) / M.D. Carleton, R.E. Eshelman // *Ann Arbor, MI: Museum of Paleontology, University of Michigan*. 1979. P. 45-47.

Caro, T.M. The effects of experience on the predatory patterns of cats / T.M. Caro // *Behavioral and Neural Biology*. – 1980. – V. 29. – N. 1. – P. 1–28.

Casarrubea, M. Multivariate analysis of the modifications induced by an environmental acoustic cue on rat exploratory behavior / M. Casarrubea, F. Sorbera, G. Crescimanno // *Physiology & Behavior*. – 2008. – V. 93. – N. 4. – P. 687–696.

Casarrubea, M. Multivariate data handling in the study of rat behavior: an integrated approach / M. Casarrubea, F. Sorbera, G. Crescimanno // *Behavior Research Methods*. – 2009. – V. 41. – N. 3. – P. 772–781.

Comoli, E. Characterization of the neural systems mobilized during predatory behavior in rats / E. Comoli, N.S. Canteras // *Proceedings of the 28th Annual Meeting of the Society for Neuroscience*. – 1998. – V. 24. – P. 678.

Comoli, E. Functional mapping of the prosencephalic systems involved in organizing predatory behavior in rats / E. Comoli, E.R. Ribeiro-Barbosa, N. Negrao, M. Goto, N.S. Canteras // *Neuroscience*. – 2005. – V. 130. – P. 1055–1067.

Cox, P.G. Functional evolution of the feeding system in rodents / P.G. Cox, E.J. Rayfield, M.J. Fagan, A. Herrel, T.C. Pataky, N. Jeffery // *PLoS One*. – 2012. – V. 7. – N. 4. e36299.

Curio, E. The ethology of predation / E. Curio. – Berlin: Springer Verlag, 1976. – 250 p.

Eaton, R.L. An experimental study of predatory and feeding behavior in the cheetah (*Acinonyx jubatus*) / R.L. Eaton // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1972. – V. 31. – N. 3. – P. 270–280.

Eaton, R.L. The predatory sequence, with emphasis on killing behavior and its ontogeny, in the cheetah (*Acinonyx jubatus* Schreber) / R.L. Eaton // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1970. – V. 27. – N. 4. – P. 492–504.

Eisenberg, J.F. The phylogenesis of predatory behavior in mammals / J.F. Eisenberg, P. Leyhausen // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1972. – V. 30. – N. 1. – P. 59–93.

Esselstyn, J.A. Evolutionary novelty in a rat with no molars / J.A. Esselstyn, A.S. Achmadi, K.C. Rowe // *Biology Letters*. – 2012. – V. 8. – P. 990–993.

Ewer, R.F. Some Observations on the Killing and Eating of Prey by two dasyurid Marsupials: The Mulgara, *Dasyercus cristicauda*, and the Tasmanian Devil, *Sarcophilus harrisi* / R.F. Ewer // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1969. – V. 26. – N. 1. – P. 23–38.

Ewer, R.F. *The Carnivores* / R.F. Ewer. – Ithaca: Cornell University Press, 1973. – 494 p.

Favaro, P.D.N. The influence of vibrissal somatosensory processing in rat superior colliculus on prey capture / P.D.N. Favaro, T.S. Gouvea, S.R. De Oliveira, N. Vautrelle, P. Redgrave, E. Comoli // *Neuroscience*. – 2011. – V. 176. – P. 318–327.

Fisher, R.A. *Statistical Methods, Experimental Design, and Scientific Inference* / R.A. Fisher. – Edinburgh: Oliver & Boyd, 1956. – 175 p.

Flake, L.D. Food habits of four species of rodents on a shortgrass prairie in Colorado / L.D. Flake // *Journal of Mammalogy*. – 1973. – V. 54. – P. 636–647.

Furigo, I.C. The role of the superior colliculus in predatory hunting / I.C. Furigo, W. F. de Oliveira, A.R. de Oliveira, E. Comoli, M.V.C. Baldo, S.R. Mota-Ortiz, N.S. Canteras // *Neuroscience*. – 2010. – V. 165. – N. 1. – P. 1–15.

Gammie, S.C. Predatory aggression, but not maternal or intermale aggression, is associated with high voluntary wheel-running behavior in mice / S.C. Gammie, N.S. Hasena, J.S. Rhodes, I. Girarda, T. Garland // *Hormones and behavior*. – 2003. – V. 44. – N. 3. – P. 209–221.

Gebczynska, Z. Food eaten by four species of rodents in polluted forests / Z. Gebczynska, M. Gebczynski, K. Morzuch, D.M. Zielinska // *Acta Theriologica*. – 1989. – V. 34. – N. 32. – P. 465–477.

Genest-Villard, H. L'estomac de *Lophuromys sikapusi* (Temminck), rongeurs, murides / H. Genest-Villard // *Mammalia*. – 1968. – V. 32. – P. 639–656.

Hansen, R.M. Plant matter in the diet of *Onychomys* / R.M. Hansen // *Journal of Mammalogy*. – 1975. – V. 56. – N. 2. – P. 530–530.

Harrison, J.L. Rodents and Insectivores from Selangor, Malaya / J.L. Harrison, R. Traub // *Journal of Mammalogy*. – 1950. – V. 31. – N. 3 – P. 337–346.

Hartmann, M.J. Mechanical characteristics of rat vibrissae: resonant frequencies and damping in isolated whiskers and in the awake behaving animal / M.J. Hartmann, N.J. Johnson, R.B. Towal, C. Assad // *The Journal of neuroscience*. – 2003. – V. 23. – N. 16. – P. 6510–6519.

Haug, M. Environmental and biological incidences over predatory aggression in rodents / M. Haug, F. Johnson // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 1991. – V. 99. – N. 3. – P. 205–293.

Heffner, R.S. Sound localization in a predatory rodent, the northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*) / R.S. Heffner, H.E. Heffner // *Journal of Comparative Psychology*. – 1988. – V. 102. – P. 66–71.

Hibbard, C.W. Paleontology / In: J.A. King editor. *Biology of Peromyscus (Rodentia)*, American Society of Mammalogists, 1968. – P. 6–26.

Holling, C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation / C.S. Holling // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1965. – V. 97. – N. 45. – P. 5–60.

Horner, B.E. Food habits and gastric morphology of the grasshopper mouse / B.E. Horner, J.M. Taylor, H.A. Padykula // *Journal of Mammalogy*. – 1964. – V. 45. – N. 4. – P. 513–535.

Ivanco, T.L. Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rats (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): relations to anatomical

differences in motor systems / T.L. Ivanco, S.M. Pellis, I.Q. Whishaw // *Behavioural Brain Research*. – 1996. – V. 79. – P. 163–181.

Jahoda, J.C. The effect of the lunar cycle on the activity pattern of *Onychomys leucogaster breviauritus* / J.C. Jahoda // *Journal of Mammalogy*. – 1973. – V. 54. – N. 2. – P. 544–549.

Johnson, D.R. The food habits of rodents in range lands of southern Idaho / D.R. Johnson // *Ecology*. – 1961. – V. 42. – P. 407–410.

Karli, P. The Norway rat's killing response to the white mouse: An experimental analysis / P. Karli // *Behaviour*. – 1956. – V. 10. – P. 81–101.

Kemble, E.D. Effects of preweaning predatory or consummatory experience and litter size on cricket predation in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) / E.D. Kemble // *Aggressive Behavior*. – 1984. – V. 10. – P. 55–58.

Kemble, E.D. Effects of vibrissae amputation on cricket predation in Northern Grasshopper Mice (*Onychomys leucogaster*) / E.D. Kemble, C. Lewis // *Bulletin of the Psychonomic Society*. – 1982. – V. 20. – P. 275–276.

Kershenbaum, A. Acoustic sequences in non-human animals: a tutorial review and prospectus / A. Kershenbaum, D.T. Blumstein, M.A. Roch et al. // *Biological Reviews*. – 2014. – V. 91. – P. 13–52.

Konczal, M. Genomic response to selection for predatory behavior in a mammalian model of adaptive radiation / M. Konczal, P. Koteja, P. Orłowska-Feuer, J. Radwan, E.T. Sadowska, W. Babik // *Molecular Biology and Evolution*. – 2016. – V. 33. – N. 9. – P. 2429–2440.

Kreiter, N. Form and development of predation on crickets in adults of *Peromyscus maniculatus bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* / N. Kreiter, W. Timberlake // *Journal of Comparative Psychology*. – 1988. – V. 102. – N. 3. – P. 269–278.

Kuo, Z.Y. The genesis of the cat's responses to the rat / Z.Y. Kuo // *Journal of Comparative Psychology*. – 1930. – V. 11. – N. 1. – P. 1–36.

Landry, S.O. The rodentia as omnivores / S.O. Landry // *Quarterly Review of Biology*. – 1970. – V. 45. – P. 351–372.

Langley, W.M. Comparison of predatory behaviors of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) / W.M. Langley // Journal of Comparative Psychology. – 1994. – V. 108. – N. 4. – P. 394–400.

Langley, W.M. Development of predatory behavioral in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) / W.M. Langley // Behaviour. – 1986a. – V. 99. – P. 275–295.

Langley, W.M. Differences in the decision to attack between grasshopper mice and hamsters: effects of novel, noxious and aversive stimuli / W.M. Langley // Bulletin of Psychonomic Society. – 1986b. – V. 24. – P. 294–296.

Langley, W.M. Effects of toxicosis on the predatory behavior of the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) / W.M. Langley, K. Knapp // Journal of Comparative Psychology. – 1984. – V. 98. – P. 302–310.

Langley, W.M. Failure of food-aversion conditioning to suppress predatory attack of the grasshopper mouse, *Onychomys leucogaster* / W.M. Langley // Behavioral and Neural Biology. – 1981a. – V. 33. – P. 317–333.

Langley, W.M. Grasshopper mouse's use of visual cues during a predatory attack / W.M. Langley // Behavioural Processes. – 1989. – V. 19. – P. 115–125.

Langley, W.M. Importance of olfaction to suppression of attack response through conditioned taste aversion in the grasshopper mouse / W.M. Langley, K. Knapp // Behavioral and Neural Biology. – 1982. – V. 36. – N. 4. – P. 368–378.

Langley, W.M. Recognition of prey species by their odors in the grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*) / W.M. Langley // Behavioral Processes. – 1984. – V. 9. – P. 277–280.

Langley, W.M. Relationship between attack and feeding in the insect predatory behavior of grasshopper mice / W.M. Langley // Aggressive Behavior. – 1991. – V. 17. – N. 5. – P. 275–284.

Langley, W.M. Relative importance of distance senses in hamster predatory behavior / W.M. Langley // Behavioural processes. – 1985. – V. 10. – N. 3. – P. 229–239.

Langley, W.M. Relative importance of the distance senses in grasshopper mouse predatory behaviour / W.M. Langley // *Animal Behaviour*. – 1983a. – V. 31. – N. 1. – P. 199–205.

Langley, W.M. Specializations in the predatory behavior of grasshopper mice (*Onychomys leucogaster* and *O. torridus*): a comparison with the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) / W.M. Langley // *Journal of Comparative Physiology and Psychology*. – 1987. – V. 101. – P. 322–327.

Langley, W.M. Stimulus control of feeding in the grasshopper mouse / W.M. Langley // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1983b. – V. 62. – P. 291–306.

Langley, W.M. The effect of prey defenses on the attack behavior of the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) / W.M. Langley // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1981b. – V. 56. – P. 115–127.

Leyhausen, P. On the function of the relative hierarchy of moods (as exemplified by the phylogenetic and ontogenetic development of prey-catching in carnivores) / P. Leyhausen // *Motivation of human and animal behavior*. – Chicago: Van Nostrand Reinhold Company, 1973. – P. 144–247.

Leyhausen, P. Über die Funktion der Relativen Stimmungshierarchie (Dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren) / P. Leyhausen // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1965. – V. 22. – N. 4. – P. 412–494.

Lim, N.T.L. Records of the shrew-faced squirrel, *Rhinosciurus laticaudatus* (mammalia: rodentia: sciuridae), in Singapore / N.T.L. Lim, A.W.M. Yeo // *Nature in Singapore*. – 2012 – V. 5. – P. 165–170.

Lorenz, K. Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel / K. Lorenz // *Journal für Ornithologie*. 1932. – V. 80. – P. 50–98.

Lorenz, K. On aggression / K. Lorenz. – Marjorie Kerr Wilson, 1966; Routledge: London & New York, 2002, 2005. – 306 p.

Lorenz, K. Phylogenetische anpassung und adaptive modifikation des verhaltens / K. Lorenz // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1961. – V. 18. – N. 2. – P. 139–187.

Lorenz, K. The comparative method in studying innate behavior patterns // Symposium of the Society of Experimental Biology. – 1950. – V. 4. – P. 221–68.

Lorenz, K. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen / K. Lorenz // Journal fur Ornithologie. – 1941. – V. 89. – P. 19–29.

Magnusson, M.S. Discovering hidden time patterns in behavior: T-patterns and their detection / M.S. Magnusson // Behavior Research Methods, Instruments, & Computers. – 2000. – V. 32. – N. 1. – P. 93–110.

Markstein, P.L. A comparison of predatory behavior between prey-naive and prey-experienced adult coyotes (*Canis latrans*) / P.L. Markstein, P.N. Lehner // Bulletin of the Psychonomic Society. – 1980. – V. 15. – N. 4. – P. 271–274.

Martin, R.D. Gastrointestinal allometry in primates and other mammals / R.D. Martin, D.J. Chivers, A.M. MacLarnon, C.M. Hladik // Size and scaling in primate biology. – Springer US. – 1985. – C. 61-89.

McCarty, R. Food hoarding by the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) in laboratory enclosures / R. McCarty, C.H. Southwick // Journal of Mammalogy. – 1975. – V. 56. – P. 708–712.

McCarty, R. *Onychomys leucogaster* / R. McCarty // Mammalian Species Archive. – 1978. – V. 87. – P. 1–6.

McCarty, R. Parental care and the development of behavior in the southern grasshopper mouse, *Onychomys torridus* / R. McCarty, C.H. Southwick // Behavioral Biology. – 1977a. – V. 19. – P. 476–490.

McCarty, R. Parental Environment: Effects on Survival, Growth and Aggressive Behaviors of 2 Rodent Species / R. McCarty, C.H. Southwick // Developmental Psychobiology. – 1979. – V. 12 – P. 269–279.

McCarty, R. Patterns of parental care in two Cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* / R. McCarty, C.H. Southwick // Animal Behaviour. – 1977b. – V. 25. – P. 945–948.

McQueen, S. Diet of ship rats following a mast event in beech (*Nothofagus* spp.) forest / S. McQueen, B. Lawrence // New Zealand Journal of Ecology. – 2008. – V. 32. – P. 214–218.

Mitchinson, B. Active vibrissal sensing in rodents and marsupials / B. Mitchinson, R.A. Grant, K. Arkley, V. Rankov, I. Perkon, T.J. Prescott // *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* – 2011. – V. 366. – N. 1581. – P. 3037–3048.

Mos, J. Modulatory actions of benzodiazepine receptor ligands on agonistic behaviour / J. Mos, B. Olivier, A.M. Van der Poel // *Physiology & Behavior.* – 1987. – V. 41. – N. 3. – P. 265–278.

Moyer, K.E. Kinds of aggression and their physiological basis / K.E. Moyer // *Communications in Behavioral Biology.* – 1968. – V. 2. – N. 2. – P. 65–87.

Mueller, H.C. The development of prey recognition and predatory behaviour in the American Kestrel *Falco sparverius* / H.C. Mueller // *Behaviour.* – 1974. – V. 49. – N. 3. – P. 313–324.

Nelson, M.E. Sensory acquisition in active sensing systems / M.E. Nelson, M.A. MacIver // *Journal of Comparative Physiology A.* – 2006. – V. 192. – N. 6. – P. 573–586.

Nordstrom, S.H. The relationship between jaw position and isometric active tension produced by direct stimulation of the rat masseter muscle / S.H. Nordstrom, R. Yemm // *Archives of oral Biology.* – 1974. – V. 19. – N. 5. – P. 353–359.

O’Boyle, M. Rats and mice together: The predatory nature of the rat’s mouse-killing response / M. O’Boyle // *Psychological Bulletin.* – 1974. – V. 81. – N. 4. – P. 261–269.

O’Leary, M.A. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals / M.A. O’Leary, J.I. Bloch, J.J. Flynn, T.J. Gaudin, A. Giallombardo, N.P. Giannini et al. // *Science.* – 2013. – V. 339. – N. 6120. – P. 662–667.

Panteleeva, S. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first “count,” then hunt / S. Panteleeva, Z. Reznikova, O. Vygoniyailova // *Frontiers in Psychology.* – 2013. – V. 4. – P. 45–53.

Panteleeva, S.N. Estimate of complexity of behavioral patterns in ants: analysis of hunting behavior in *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae) as an example /

S.N. Panteleeva, Z.A. Danzanov, Z.I. Reznikova // *Entomological Review*. – 2011. – T. 91. – N. 2. – C. 221–230.

Polis, G.A. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other / G.A. Polis, C.A. Myers, R.D. Holt // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1989. – V. 20. – P. 297–330.

Polsky, R.H. Developmental factors in mammalian predation / R.H. Polsky // *Behavioral Biology*. – 1975b. – V. 15. – N. 3. – P. 353–382.

Polsky, R.H. Effects of novel environment on predatory behavior of golden hamsters / R.H. Polsky // *Perceptual and Motor Skills*. – 1974. – V. 39. – P. 55–58.

Polsky, R.H. Hunger, prey feeding, and predatory aggression / R.H. Polsky // *Behavioral Biology*. – 1975a. – V. 13. – N. 1. – P. 81–93.

Polsky, R.H. The ontogeny of predatory behavior in the golden hamster (*Mesoericetus auratus*): III. Sensory pre-exposure / R.H. Polsky // *Behaviour*. – 1977b. – V. 63. – P. 175–191.

Polsky, R.H. The ontogeny of predatory behavior in the golden hamster (*Mesocricetus a. auratus*): IV. Effects of prolonged exposure, ITI, size of prey and selective breeding / R.H. Polsky // *Behaviour*. – 1978. – V. 65. – P. 27–39.

Polsky, R.H. The ontogeny of predatory behaviour in the golden hamster (*Mesocricetus a. auratus*): I. The influence of age and experience / R.H. Polsky // *Behaviour*. – 1977a. – V. 61. – P. 26–57.

Powell, R.A. Comparison of fisher and weasel hunting behavior / R.A. Powell // *Carnivore*. – 1978. – V. 1. – P. 28–34.

Rasa, O.A.E. Prey capture, feeding techniques, and their ontogeny in the African dwarf mongoose, *Helogale undulata rufula* / O.A.E. Rasa // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1973. – V. 32. – N. 5. – P. 449–488.

Reznikova, Zh. Animal intelligence: from individual to social cognition / Zh. Reznikova. – Cambridge: Cambridge University Press, 2007. – 488 p.

Riddle, B.R. Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): The late cenozoic development of a

North American aridlands rodent guild // *Journal of Mammalogy*. – 1995. – V. 76. – N. 2. – P. 283–301.

Rosevear, D.R. The rodents of west Africa / D.R. Rosevear. – London: British Museum Natural History, 1969. – 604 p.

Rowe, A.H. Physiological resistance of grasshopper mice (*Onychomys* spp.) to Arizona bark scorpion (*Centruroides exilicauda*) venom / A.H. Rowe, M.P. Rowe // *Toxicon*. – 2008. – V. 52. – N. 5. – P. 597–605.

Rowe, A.H. Risk assessment by grasshopper mice (*Onychomys* spp.) feeding on neurotoxic prey (*Centruroides* spp.) / A.H. Rowe, M.P. Rowe // *Animal Behaviour*. – 2006. – V. 71. – P. 725–734.

Rowe, A.H. Voltage-gated sodium channel in grasshopper mice defends against bark scorpion toxin / A.H. Rowe, Y. Xiao, M.P. Rowe, T.R. Cummins, H.H. Zakon // *Science*. – 2013. – V. 342. – N. 6157. – P. 441–446.

Rowe-Rowe, D.T. Comparative prey capture and food studies of South African mustelines / D.T. Rowe-Rowe // *Mammalia*. – 1978. – V. 42. – N. 2. – P. 175–196.

Ruffer, D.G. Agonistic behavior of the northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster breviauritus*) / D.G. Ruffer // *Journal of Mammalogy*. – 1968. – V. 49. – N. 3. – P. 481–487.

Ryabko, B. Application of Kolmogorov complexity and universal codes to identity testing and nonparametric testing of serial independence for time series / B. Ryabko, J. Astola, A. Gammerman // *Theoretical Computer Science*. – 2006. – V. 359. – N. 1. – P. 440–448.

Ryabko, B. The use of ideas of information theory for studying «language» and intelligence in ants / B. Ryabko, Zh. Reznikova // *Entropy*. – 2009. – V. 11(4). – P. 836–853

Ryabko, B. Using Kolmogorov complexity for studying biological texts / B. Ryabko, Zh. Reznikova, A. Druzyaka, S. Panteleeva // *Theory of Computing Systems*. – 2013. – V. 52. – N. 1. – P. 1–17.

Sadowska, E.T. Laboratory model of adaptive radiation: a selection experiment in the bank vole / E. T. Sadowska, K. Baliga-Klimczyk, K.M. Chrzęścik, P. Koteja // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2008. – V. 81. – N. 5. – P. 627–640.

Sarko, D.K. Organization of somatosensory cortex in the Northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*), a predatory rodent / D.K. Sarko, D.B. Leitch, I. Girard, R.S. Sikes, K.C. Catania // *Journal of Comparative Neurology*. – 2011. – V. 519. – N. 1. – P. 64–74.

Satoh, K. Jaw muscle functional anatomy in northern grasshopper mouse, *Onychomys leucogaster*, a carnivorous murid / K. Satoh, F. Iwaku // *Journal of Morphology*. – 2006. – V. 267. – N. 8. – P. 987–999.

Shchipanov, N.A. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*. Central Russia. / N.A. Shchipanov, A.A. Kalinin, T.B. Demidova, V.Y. Oleinichenko, D.Y. Aleksandrov, A.V. Kouptzov // *Advances in the Biology of Shrews II: Special publication of the international Society of Shrew Biologists*. – 2005. – N. 1. – P. 201–265.

Sherbrooke, W.C. Behavioral (Predator-Prey) Interactions of Captive Grasshopper Mice (*Onychomys torridus*) and Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum* and *P. modestum*) / W.C. Sherbrooke // *American Midland Naturalist*. – 1991. – V. 126. – N. 1. – P. 187–195.

Shipman, P. The costs of becoming a predator / P. Shipman, A. Walker // *Journal of Human Evolution*. – 1989. – V. 18. – N. 4. – P. 373–392.

Smith, S.M. A study of prey-attack behaviour in young loggerhead shrikes, *Lanius ludovicianus* L. / S.M. Smith // *Behaviour*. – 1973. – V. 44. – N. 1. – P. 113–140.

Spruijt, B.M. Behavioral sequences as an easily quantifiable parameter in experimental studies / B.M. Spruijt, W.H. Gispen. // *Physiology & Behavior*. – 1984. – V. 32. – N. 5. – P. 707–710.

Tavare, S. Serial dependence of observations leading to contingency tables, and corrections to chi-squared statistics / S. Tavare, P.M.E. Altham // *Biometrika*. – 1983. – V. 70. – N. 1. – P. 139–144.

Thomas, K. Predatory behavior in two strains of laboratory mice / K. Thomas // *Psychonomic Science*. – 1969. – V. 15. – P. 13–14.

Thomas, O. A fish eating rodent // *Natural Science*. – 1893. – V. 2. – P. 286.

Thomas, O. On the mammals collected by Mr. John Whitehead during his recent expedition to the Philippines / O. Thomas // *Transactions of the Zoological Society of London*. – 1898. – V. 14. – P. 377–414.

Thomas, O. Preliminary diagnoses of new mammals from northern Luzon, collected by Mr. John Whitehead / O. Thomas // *Annals and Magazine of Natural History (Series 6)*. – 1895. – V. 16. – P. 160–164.

Timberlake, W. Effects of poisoning on predatory and ingestive behavior toward artificial prey in rats (*Rattus norvegicus*) / W. Timberlake, T. Melcer // *Journal of Comparative Psychology*. – 1988. – V. 102. – N. 2. – P. 182–187.

Timberlake, W. Feeding ecology and laboratory predatory behavior toward live and artificial moving prey in seven rodent species / W. Timberlake, D.L. Washburne // *Animal Learning & Behavior*. – 1989. – V. 17. – P. 2–11.

Tinbergen, N. Fighting and threat in animals // *New Biology*. – 1953. – V. 14. – P. 9–24.

Tinbergen, N. *The Study of Instinct*. / N. Tinbergen. – London: Oxford University Press, 1951. – 228 p.

Tullberg, T. Ueber das System der Nagetiere: eine phylogenetische Studie / T. Tullberg. – Akademische Buchdruckerei, 1899. – 532 p.

Van Valkenburgh, B. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores / B. Van Valkenburgh, C.B. Ruff // *Journal of Zoology*. – 1987. – V. 212. – P. 379–398.

Vargas, A. Effects of experience and cage enrichment on predatory skills of black-footed ferrets (*Mustela nigripes*) / A. Vargas, S.H. Anderson // *Journal of Mammalogy*. – 1999. – V. 80. – N. 1. – P. 263–269.

Vargas, A. Ontogeny of black-footed ferret predatory behavior towards prairie dogs / A. Vargas, S.H. Anderson // *Canadian Journal of Zoology*. – 1998. – V. 76. – N. 9. – P. 1696–1704.

Vermeij, G.J. Unsuccessful predation and evolution / G.J. Vermeij // *American Naturalist*. – 1982. – V. 120. – P. 701-720.

Vincent, L.E. Quantitative analyses of the ontogeny of predatory behaviour in coyotes, *Canis latrans* / L.E. Vincent, M. Bekoff // *Animal Behaviour*. – 1978. – V. 26. – P. 225–231.

Voss, R.S. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation / R.S. Voss // *Bulletin of the AMNH*. – 1988. V. 188. P. 259–493.

Wereszczynska, A.M. Is food quality responsible for the cold-season decline in bank vole density? Laboratory experiment with herb and acorn diets / A.M. Wereszczynska, A.M. Wereszczynska, W.K. Nowakowski, J.K. Nowakowski, B. Jedrzejewska // *Folia Zoologica*. – 2007. – V. 56. – N. 1. – P. 23–32.

Whishaw, I.Q. *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests* / I.Q. Whishaw, B. Kolb. – Oxford University Press, 2005. – 520 p.

Whitaker, J.O. Food of *Mus musculus*, *Peromyscus maniculatus bairdi* and *Peromyscus leucopus* in Vigo County, Indiana / J.O. Whitaker // *Journal of Mammalogy*. – 1966. – V. 47. – N. 3. – P. 473–486.

Whitman, D.W. Prey specific attack behaviour in the southern grasshopper mouse, *Onychomys torridus* (Coues) / D.W. Whitman, M.S. Blum, C.G. Jones // *Animal Behaviour*. – 1986. – V. 34. – P. 295–297.

Williams, S.H. Gape and bite force in the rodents *Onychomys leucogaster* and *Peromyscus maniculatus*: Does jaw-muscle anatomy predict performance? / S.H. Williams, E. Peiffer, S. Ford // *Journal of Morphology*. – 2009. – V. 270. – N. 11. – P. 1338–1347.

Wolff, J.O. Food habits of sympatric *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus* / J.O. Wolff, R.D. Dueser, K.S. Berry // *Journal of Mammalogy*. 1985. – V. 66. – P. 795–798.

Wustehube, C. Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel-und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden / C. Wustehube // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1960. – V. 17. – N. 5. – P. 579–613.

Yanai, J. Long-term effects of early ethanol on predatory behavior in inbred mice  
/ J. Yanai, B.E. Ginsburg // *Physiological Psychology*. – 1976. – V. 4. – N. 4. – P. 409–  
411.

**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.Н.** 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, Гощицкий, 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: т-во 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).

## Приложение А (обязательное)

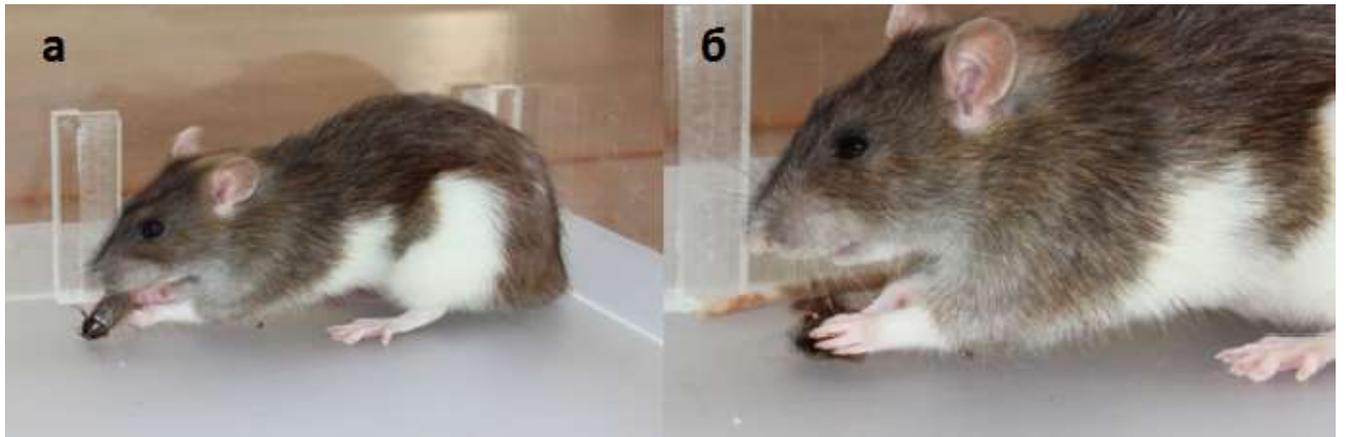


Рисунок А.1 – (а) крыса захватывает добычу зубами (элемент поведения «W – укус»), а затем – лапами («Е»).

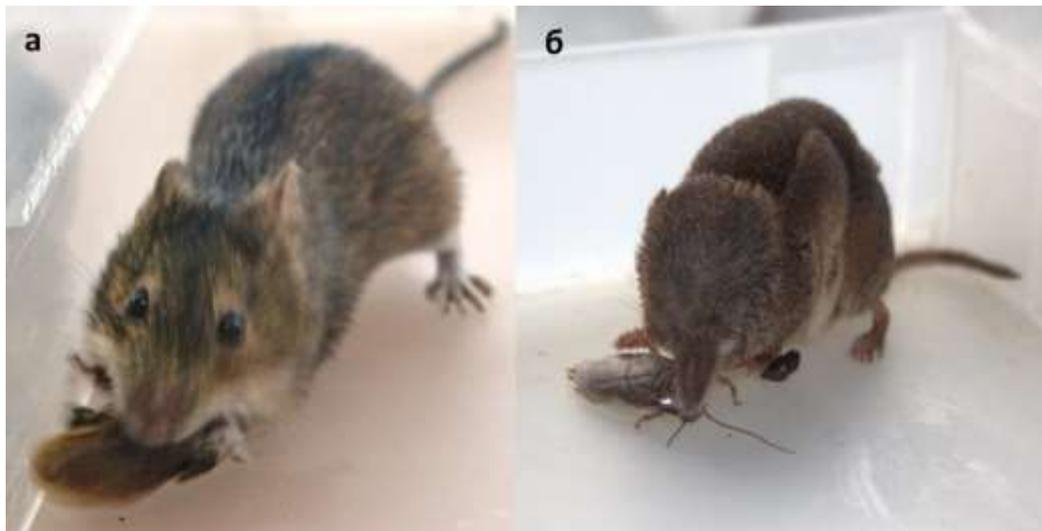


Рисунок А.2 – полевая мышь (а) сразу после укуса («W») захватывает добычу в передние лапы («Е»), обыкновенная бурозубка (б) кусает добычу («W»).

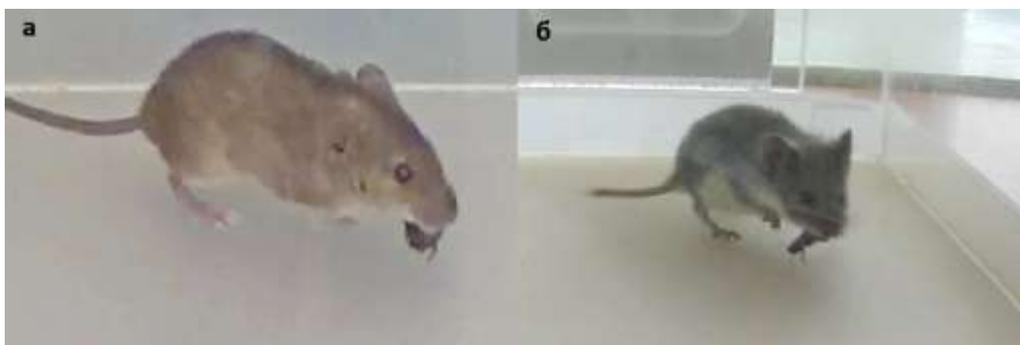


Рисунок А.3 – полевая мышь (а) и плоскочерепная полевка (б) переносят в зубах пойманную добычу (элемент поведения «G»).

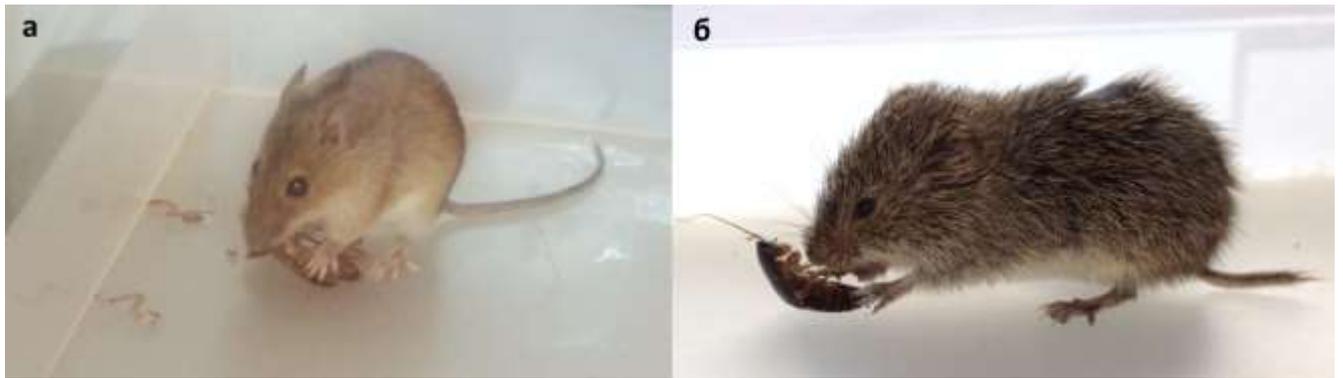


Рисунок А.4 – полевая мышь (а) и узкочерепная полевка (б) откусывают конечности пойманной добычи (элемент поведения «Н»).

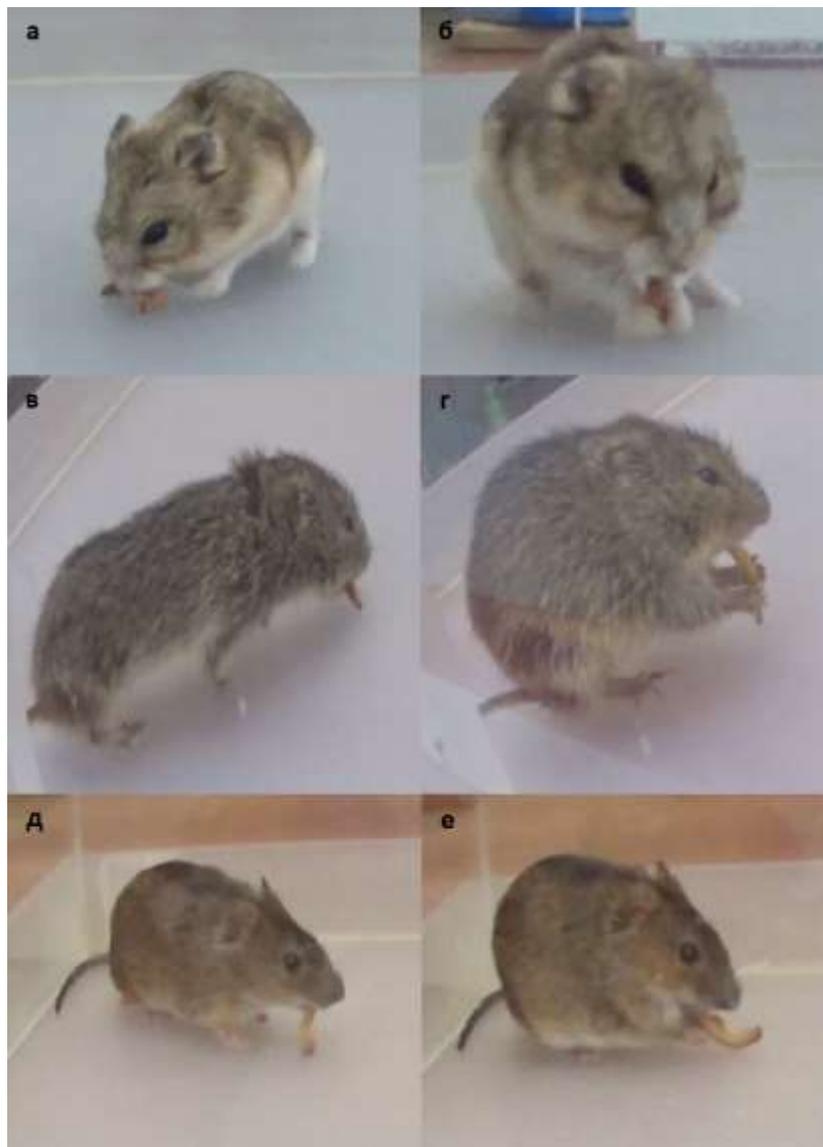


Рисунок А.5. – хомячок Кэмпбелла (а, б), узкочерепная полевка (в, г) и полевая мышь (д, е) вначале захватывают мучного хрущака зубами (элемент поведения «W – укус»), а затем – лапами («Е»).



Рисунок А.6 – обыкновенная бурозубка кусает добычу (элемент поведения «W – укус»), придерживая ее одной лапой («N – придерживание добычи одной лапой»).

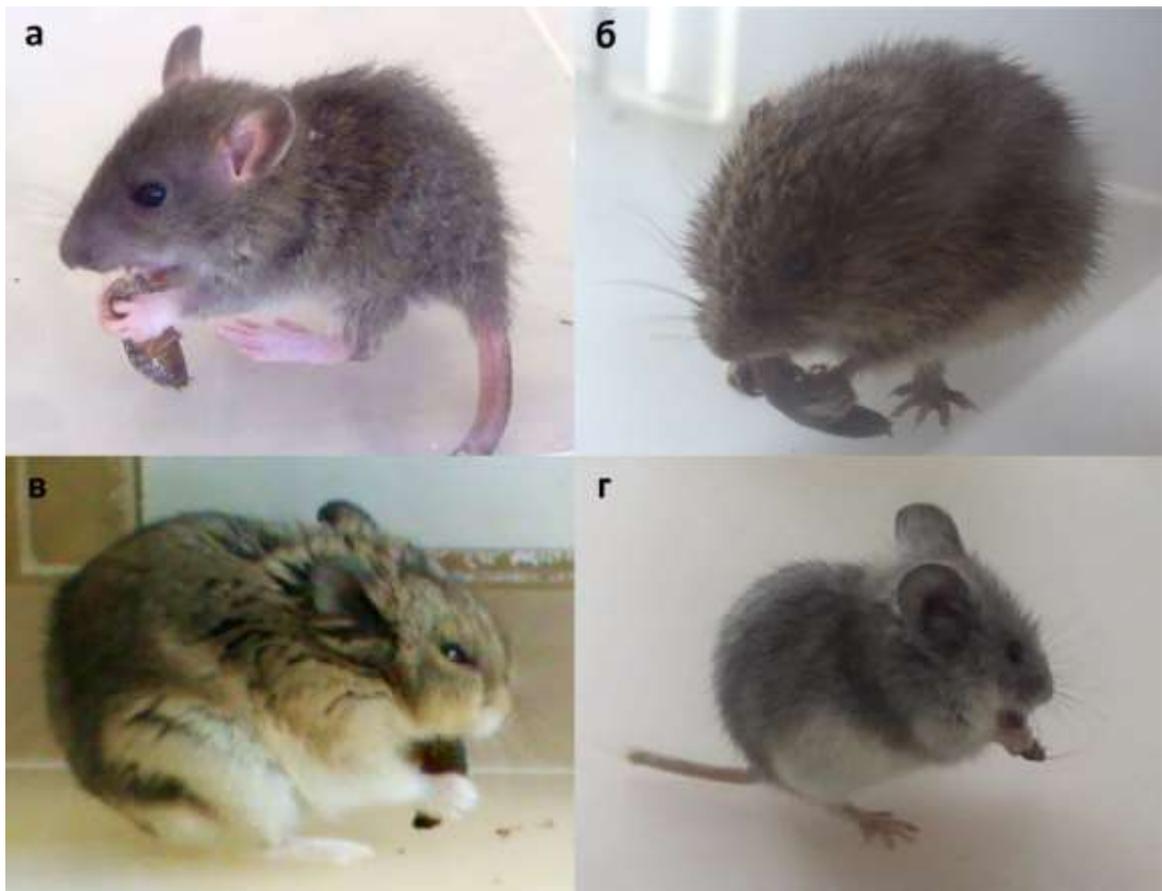


Рисунок А.7 – 30-дневный крысенок (а), узкочерепная полевка (б), хомячок Кэмпбелла (в), 45-дневная плоскочерепная полевка (г) удерживают добычу передними лапами (элемент поведения «Е – захват лапами»).

## Приложение Б (обязательное)

Таблица Б.1 – Результативность охоты взрослых серых крыс на подвижную добычу.

№ п\п	№ животного	Пол	Поймано	Съедено
1	2067	ж	3	3
2	2066	м	3	3
3	2065	ж	3	3
4	2064	м	3	3
5	2063	м	3	3
6	2062	м	3	3
7	2061	ж	3	3
8	2060	ж	3	3
9	2052	м	3	3
10	2051	м	3	3
11	2050	м	3	3
12	2049	м	3	3
13	2046	ж	3	3
14	2045	ж	3	3
15	2044	ж	3	3
16	2042	ж	3	3
17	2041	м	3	3
18	2039	м	3	3
19	2035	м	3	3
20	2029	ж	3	3
21	2024	м	3	3
22	2021	ж	3	3
23	2018	м	3	3
24	2006	м	3	3
25	2001	м	3	3
26	2000	м	3	3
27	1997	ж	3	3
28	1994	ж	3	3
29	1992	ж	3	3
30	1990-1991	м	3	3
31	1988	м	3	3
32	1987	м	3	3
33	74	ж	3	3
34	73	ж	3	3
35	72	ж	3	3
36	71	ж	3	3
37	69	ж	3	3
38	68	м	3	3
39	67	м	3	3
40	65	м	3	3
41	64	м	3	3

№ п\п	№ животного	Пол	Поймано	Съедено
42	1998	ж	2	2
43	62	м	0, атакует	0
44	2047	ж	0, атакует	0
45	2038	ж	0, атакует	0
46	2037	м	0, атакует	0
47	2034	ж	0, атакует	0
48	2030	ж	0, атакует	0
49	2028	м	0, атакует	0
50	2026	м	0, атакует	0
51	2022	ж	0, атакует	0
52	2016	м	0, атакует	0
53	2015	ж	0, атакует	0
54	2005	м	0, атакует	0
55	70	ж	0, атакует	0
56	63	м	0	0
57	1986	ж	0	0
58	1989	м	0	0
59	1993	ж	0	0
60	1999	ж	0	0
61	2004	ж	0	0
62	2003	ж	0	0
63	2002	ж	0	0
64	2013	м	0	0
65	2012	м	0	0
66	2011	м	0	0
67	2010	ж	0	0
68	2008	ж	0	0
69	2017	м	0	0
70	2020	ж	0	0
71	2019	м	0	0
72	2023	м	0	0
73	2025	м	0	0
74	2027	ж	0	0
75	2033	ж	0	0
76	2032	ж	0	0
77	2031	м	0	0
78	2036	м	0	0
79	2040	ж	0	0
80	2043	ж	0	0
81	2048	м	0	0

Таблица Б.2 – Результативность охоты ювенильных серых крыс на подвижную добычу.

№ п/п	№ животного	Пол	Тест 1			Тест 2		
			Возраст	Поймано	Съедено	Возраст	Поймано	Съедено
1	2071	ж	33 дня	0	0	40 дней	0	0
2	2072	м	33 дня	0	0	40 дней	0	0
3	2073-2074	ж	33 дня	1	1	-	-	-
4	2075	ж	33 дня	0	0	40 дней	3	3
5	2076	м	33 дня	0	0	40 дней	3	3
6	2077	ж	32 дня	3	3	-	-	-
7	2068	ж	32 дня	0	0	38 дней	3	3
8	2069	м	32 дня	0	0	38 дней	3	3
9	2070	ж	32 дня	0	0	38 дней	3	3
10	2079	м	34 дня	3	3	-	-	-
11	2080	м	34 дня	3	3	-	-	-
12	2081	м	34 дня	3	3	-	-	-
13	2082	ж	34 дня	3	3	-	-	-
14	2083	м	34 дня	3	3	-	-	-
15	2084	ж	34 дня	3	3	-	-	-
16	2085	м	34 дня	3	3	-	-	-
17	2086	м	34 дня	1	1	-	-	-
18	2087	ж	34 дня	0	0	38 дней	3	3
19	2088	м	34 дня	0	0	38 дней	0	0
20	2089	ж	32 дня	0	0	39 дней	3	3
21	2090	ж	32 дня	0, атакует	0	39 дней	3	3
22	2091	м	32 дня	3	3	-	-	-
23	2092	ж	32 дня	0, атакует	0	39 дней	3	3
24	2093	м	32 дня	3	3	-	-	-
25	2094	м	32 дня	0	0	39 дней	3	3
26	2095	ж	32 дня	0	0	38 дней	3	3
27	2096	ж	32 дня	0	0	38 дней	3	3
28	2097	м	32 дня	3	3	-	-	-
29	2098	м	32 дня	3	3	-	-	-
30	2099	м	32 дня	0	0	38 дней	3	3
31	2100	м	32 дня	0	0	38 дней	0	0
32	2119	ж	30 дней	0	0	35 дней	0	0
33	2120	м	30 дней	0	0	35 дней	3	3
34	2121	ж	30 дней	3	3	-	-	-
35	2122	ж	30 дней	0	0	35 дней	0	0
36	2123	м	30 дней	0	0	35 дней	0	0
37	2124	м	30 дней	0, атакует	0	35 дней	0	0
38	2125	м	30 дней	0, атакует	0	35 дней	0	0
39	2126	м	30 дней	0, атакует	0	35 дней	0	0
40	2127	м	30 дней	3	3	-	-	-
41	2128	м	30 дней	0	0	35 дней	3	3
42	2129	м	30 дней	0	0	35 дней	0	0
43	2130	м	30 дней	0, атакует	0	35 дней	3	3
44	2131	м	30 дней	3	3	-	-	-
45	38	м	30 дней	3	3	-	-	-
46	39	ж	30 дней	3	3	-	-	-
47	40	м	30 дней	3	3	-	-	-
48	41	ж	30 дней	0	0	35 дней	3	3
49	42-43	ж	30 дней	3	3	-	-	-
50	44	ж	30 дней	3	3	-	-	-
51	45	ж	30 дней	3	3	-	-	-
52	46	ж	30 дней	3	3	-	-	-

Таблица Б.3 – Результативность охоты полевых мышей на подвижную добычу.

№ п\п	№ животного	Пол	Тест 1		Тест 2	
			Поймано	Съедено	Поймано	Съедено
1	295	ж	3	3	Умерла	
2	313	м	3	1	Умер	
3	343	ж	3	0	3	0
4	344	ж	1	0	3	0
5	455	м	3	0	Умер	
6	515	м			2	0
7	554	ж			3	0
8	553	ж	3	0	Умерла	
9	71	м			Умер	
10	72	м	3	0	3	0
11	65	ж	3	3	3	3
12	91	ж	3	0	2	1
13	93	ж	1	1	Умерла	
14	92	ж			3	3
15	81	ж				
16	82	м	3	0	Умер	
17	748	м				
18	736	м	3	3	Умер	
19	649	ж			3	2
20	713	м			Умер	
21	739	м	2	0	3	0
22	661	м			Умер	
23	745	ж	3	0	3	0
24	613	м	3	0	3	0
25	703	м	3	0	Умер	
26	40	ж	2	0	3	0

Таблица Б.4 – Результативность охоты обыкновенных бурозубок на подвижную добычу.

№ п\п	№ животного	Пол	Тест 1		Тест 2	
			Поймано	Съедено	Поймано	Съедено
1	2	м	3	2	Умер	
2	3	ж	3	3	3	1
3	4	ж	3	1	3	1
4	5	ж	3	3	3	3
5	9	ж	3	3	3	2
6	10	ж	3	3	3	1
7	12	м	3	3	3	2
8	13	ж	3	1	3	1
9	15	ж	3	3	3	3
10	16	м	3	3	3	3
11	18	м	3	2	3	1

Таблица Б.5 – Результативность охоты узкочерепных полевок на подвижную добычу.

№ п\п	№ животного	Пол	Тест 1		Тест 2		Тест 3	
			Поймано	Съедено	Поймано	Съедено	Поймано	Съедено
1	18	ж	3	3	0	0	3	0
2	19	ж	0	0	Умерла			
3	4	ж	0	0	Умерла			
4	7	ж	0	0	Умерла			
5	6	м	0	0	0	0	0	0
6	23	м	0, атакует	0	0, атакует	0	0, атакует	0
7	12	ж	2	0	0, атакует	0	2	1
8	20	ж	0	0	3	0	2	0
9	15	ж	3	0	0, атакует	0	2	0
10	27	м	0	0	0	0	0, атакует	0
11	16	м	0	0	0, атакует	0	Умер	
12	13	м	0	0	0, атакует	0	0	0
13	14	м	0	0	0	0	0	0
14	24	м	0	0	0	0	Умер	
15	207	м	0	0	0	0	0, атакует	0
16	307	ж	0	0	0	0	0	0
17	407	ж	0	0	0	0	3	0
18	507	ж	0	0	0	0	0	0
19	607	м	0	0	0	0	0	0
20	707	м	0	0	0	0	0, атакует	0
21	807	м	0	0	0	0	0	0
22	907	ж	0, атакует	0	0	0	0	0
23	1007	ж	0	0	0	0	0	0
24	1107	м	0	0	0	0	2	2
25	1207	м	0	0	Умер			
26	1307	ж	0	0	1	0	0	0
27	1407	ж	0	0	0	0	0	0
28	101	м	0	0	0	0	0	0
29	102	ж	0	0	0	0	0, атакует	0
30	103	м	0, атакует	0	0, атакует	0	0, атакует	0
31	106	ж	2	1	0	0	0	0
32	108	ж	3	1	0, атакует	0	1	1
33	110	м	1	1	2	0	0, атакует	0
34	111	м	0	0	0	0	0	0
35	112	м	2	1	0, атакует	0	0	0
36	113	м	0	0	0	0	0	0
37	114	ж	0	0	0	0	0	0
38	115	м	0, атакует	0	0, атакует	0	0, атакует	0
39	116	ж	0	0	0, атакует	0	0, атакует	0
40	118	м	0	0	0	0	0	0
41	119	ж	0	0	0	0	0	0
42	121	ж	0	0	0	0	0	0
43	122	ж	0	0	0, атакует	0	0, атакует	0
44	125	м	0	0	0	0	0	0
45	126	м	0	0	0, атакует	0	0	0
46	127	ж	0	0	0	0	0	0

Таблица Б.6 – Результативность охоты скальных полевок на подвижную добычу.

№ п/п	№ животного	Вид	Пол	Возраст	Поймано	Съедено
1	60	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	3
2	60	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	2	2
3	52	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	3	3
4	52	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	3
5	39	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	3	3
6	39	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	3
7	57	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	3
8	58(57)	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	3	3
9	44	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	3
10	44(22)	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	1	1
11	455	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	3	3
12	455	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	3	2
13	148	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
14	147	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
15	160	<i>Alticola tuvunicus</i>	ж	<i>adultus</i>	0	0
16	161	<i>Alticola tuvunicus</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
17	132	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	0	0
18	134	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	1	1
19	130	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	1	1
20	133	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	0	0
21	131	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	1	1
22	138	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	0	0
23	137	<i>Alticola strelzovi</i>	ж	30 дней	0, атакует	0
24	136	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	2	2
25	135	<i>Alticola strelzovi</i>	м	30 дней	2	2
26	101	<i>Alticola strelzovi</i>	ж	45 дней	0, атакует	0
27	103	<i>Alticola strelzovi</i>	м	45 дней	2	2
28	102	<i>Alticola strelzovi</i>	м	45 дней	3	1
29	28	<i>Alticola strelzovi</i>	ж	<i>adultus</i>	1	1
30	28(9)	<i>Alticola strelzovi</i>	м	<i>adultus</i>	0, атакует	0
31	90	<i>Alticola strelzovi</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
32	40	<i>Alticola strelzovi</i>	ж	<i>adultus</i>	0	0
33	41	<i>Alticola strelzovi</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
34	42	<i>Alticola strelzovi</i>	м	<i>adultus</i>	0	0
35	43	<i>Alticola strelzovi</i>	м	<i>adultus</i>	0	0

