

На правах рукописи



НОВИКОВСКАЯ

Анна Алексеевна

**ИНДУВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФАКУЛЬТАТИВНЫХ
СТЕРЕОТИПОВ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ОБЩЕСТВЕННЫХ
ВИДОВ ГРЫЗУНОВ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Новосибирск – 2021

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

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

Официальные оппоненты: **Котенкова Елена Владимировна**,
доктор биологических наук,
ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции
имени А. Н. Северцова РАН»,
ведущий научный сотрудник;

Куликов Александр Викторович,
доктор биологических наук,
ФИЦ «Институт цитологии и генетики СО РАН»,
главный научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова», Москва

Защита состоится «_11_» __мая__ 2021 г. в _10_ часов на заседании
диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии
животных СО РАН по адресу: 630 091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Факс:
+7 (383) 2170 973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

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

Автореферат разослан: «__»_____2021 года

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Вопрос об изменчивости и соотношении гибкого и стереотипного поведения животных является одним из фундаментальных вопросов биологии. К. Лоренц (Lorenz, 1935) привлек внимание исследователей к изучению врожденных моделей поведения. А.Н. Промптов (1940) ввел понятие о видотипическом стереотипе. Л.В. Крушинский (1960) использовал понятие унитарной реакции, включающей элементы не только врожденного поведения, но и основанного на приобретенном опыте. Эти элементы тесно переплетаются в поведении всех видов, от муравьев (Reznikova, 2007) до китов (Filatova et al., 2015), и понимание этих процессов очень важно, поскольку поведение находится на «переднем крае» взаимодействия организма и среды, определяя во многом выбор местообитаний, ресурсов и партнеров, реакции на опасности и социальное окружение (Duckworth, 2009; Марков, Наймарк, 2014).

Для описания поведения в качестве элементарной единицы выделяются элементарные двигательные акты и позы – *элементы поведения* (Tinbergen, 1951). *Поведенческим стереотипом* называются поведенческие последовательности, состоящие из устойчиво повторяющихся элементов. Стабильность и повторяемость отличают поведенческий стереотип от произвольной *поведенческой последовательности* (Reznikova et al., 2012). При проявлении стереотипа может наблюдаться *фрагментирование*, когда отдельные элементы или целые фрагменты выпадают или рекомбинируются. Стереотип может включать *фиксированный комплекс действий* (ФКД) в качестве составной неделимой части (обзор: Зорина и др., 2013). Примером ФКД может служить захват добычи у многих хищников (Caro, 2021), в том числе у хищных видов грызунов (Langley, 2021).

Облигатные поведенческие стереотипы (такие как брачные ритуалы, ауто-груминг, материнское поведение) присутствуют в поведенческом репертуаре у всех особей в популяциях, критичны для выживания и потому мало изменчивы (Berridge et al., 1990; Kokko, Monaghan, 2001; Clark, 2012; Котенкова, 2014; Васильева и др., 2017; Ryan, 2018). Факультативные стереотипы подвержены индивидуальной и популяционной изменчивости (Резникова и др., 2008; Потапов и др., 2012), поэтому их сравнительное изучение позволит развить представления о путях поведенческих адаптаций.

Особенно интересным представляется фрагментирование поведенческих стереотипов. Ранее фрагментирование рассматривалось в контексте гибридизации при исследовании наследования поведенческих признаков (Dilger, 1962; Moon-Fanelli, 2011; Kukekova et al., 2014), а также при клиническом моделировании различных состояний (Kalueff et al, 2007; Molet et

al., 2016). В естественной ситуации, насколько нам известно, фрагментированное поведение изучалось лишь в игровом поведении (Фабри, 1976; Зорина, 1998; Dinets, 2015).

Наша гипотеза состоит в том, что фрагментирование является естественным проявлением вариабельности поведенческих стереотипов в популяции и может служить источником эволюционных преобразований поведения. При проверке гипотезы в качестве поведенческой модели был использован факультативный стереотип охотничьего поведения грызунов. Данная поведенческая модель, основанная на количественном анализе элементов в стереотипе, разработана в нашей лаборатории (Левенец и др., 2016, 2019; Пантелеева и др., 2019, 2020; Reznikova et al., 2017, 2019).

Грызуны – разнообразная и процветающая группа, составляющая около 40% млекопитающих по числу видов и обладающая, помимо морфологических и физиологических особенностей, целым рядом специфических поведенческих адаптаций (Kotenkova et al., 1994; Громов, 2008; Феоктистова, 2008; Агулова и др., 2016; Surov et al., 2019; Tchabovsky et al., 2019). Охотничье поведение грызунов ранее исследовалось в основном как облигатное у специализированных хищников, среди которых особенно выделяются кузнечиковые хомячки *Onychomys* (Kreiter, Timberlake, 1988; Langley, 1994, 2021), обладающие морфологическими и физиологическими адаптациями к охоте на опасную и даже ядовитую добычу (Sarko et al., 2011; Rowe et al., 2013).

Факультативное охотничье поведение было сравнительно недавно описано у целого ряда видов с различными пищевыми предпочтениями, в частности, у полевой мыши (Panteleeva et al., 2013; Reznikova et al., 2017) и рыжей полевки (Konczal et al., 2016). В нашей лаборатории, включая данную работу, сравнительные исследования проводились на тринадцати видах грызунов (Левенец и др., 2019; Reznikova et al., 2019).

Для работы были выбраны общественные виды грызунов. Они обладают высоким разнообразием реакций, связанных с восприятием, коммуникацией и принятием решений (Adolphs, 2010; Kingsbury et al., 2019; Kudryavtseva, 2020). Недавно показано, что направленные изменения в поведении, связанные с эволюцией социальности у грызунов, обусловлены действием нейрофизиологических механизмов и появлением новых, наследуемых модификаций фенотипа (Громов, 2020). Вариабельность стереотипов охотничьего поведения как возможный источник эволюционных преобразований у социальных грызунов ранее не исследовалась.

Цель и задачи. Цель работы – экспериментально выявить и сравнить индивидуальную изменчивость и фрагментирование факультативных стереотипов охотничьего поведения у пяти видов общественных грызунов.

Поставлены следующие **задачи**:

1. Экспериментально исследовать взаимодействие с подвижными (тараканами) и малоподвижными (личинками мучного хрущака) насекомыми у пяти видов общественных грызунов: когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867), жирнохвостой песчанки (*Pachyuromys duprasi* Lataste, 1880), ольхонской (*Alticola olchonensis* Litvinov, 1960), плоскочерепной (*A. strelzowi* Kastschenko, 1899) и тувинской полевок (*A. tuvnicus* Ognev, 1950).

2. Экспериментально выявить стереотипные и изменчивые составляющие факультативного охотничьего поведения грызунов и исследовать внутри- и межвидовую изменчивость реакций на добычу.

3. Проанализировать и сравнить фрагментирование охотничьих стереотипов у пяти видов общественных грызунов как возможный источник адаптивных преобразований хищнического поведения.

Научная новизна работы. Впервые детально исследован стереотип охотничьего поведения для пяти видов общественных грызунов; для ольхонской полевки, ранее считавшейся исключительно зеленоядной, реакции на подвижную добычу выявлены впервые. Впервые оценена межвидовая и внутривидовая вариабельность проявления охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым у пяти видов общественных грызунов с различными типами питания и пространственно-этологическими структурами популяций. Впервые описан феномен естественного фрагментирования поведенческих стереотипов на примере охотничьего поведения у систематически далеких видов, что позволяет уточнить представления об эволюции хищничества у грызунов и формировании видоспецифических поведенческих стереотипов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы существенно углубляют представления об адаптивном значении охотничьего поведения у грызунов с разными типами питания и позволяют расширить поиск эволюционных истоков хищничества у млекопитающих.

Полученные представления об адаптивном потенциале грызунов с разными типами питания могут быть использованы при прогнозировании пространственного распределения, динамики и возможных всплесков численности этих животных в условиях антропогенных воздействий и изменений климата. Детальное внимание к элементам охотничьего поведения и полученные сведения о подвижности кистей и пальцев у грызунов могут быть

полезными в прикладных медицинских исследованиях. Новые данные могут помочь в исследованиях координированной работы рук и интактного и пораженного мозга у человека в условиях сложных двигательных задач. Результаты диссертационного исследования могут быть использованы в лекционных курсах по териологии, общей зоологии, эволюционной экологии, этологии и сравнительной психологии.

Положения, выносимые на защиту:

1. У пяти видов общественных грызунов выявлены стереотипные последовательности охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым. Стереотип охотничьего поведения у жирнохвостой песчанки проявляется облигатно, у остальных видов – факультативно. У охотящихся животных стереотип проявляется по принципу «все и сразу» с первого предъявления добычи, что говорит о его врожденном характере.

2. Применение идей Колмогоровской сложности к количественной оценке стереотипов показало, что минимальная сложность и максимальная лаконичность охотничьего поведения характерна для скальных полевок: как подвижную, так и малоподвижную добычу они захватывают зубами и перехватывают передними лапами. Охотничьи стереотипы песчанок более изменчивые и сложные. Малоподвижную добычу они, как и полевки, чаще всего захватывают зубами, а атаку на подвижных насекомых в большинстве случаев начинают с захвата лапами. Дифференциация стереотипов по отношению к разным объектам и значительная роль передних конечностей при захвате подвижной добычи свидетельствуют об эволюционной прогрессивности охотничьего поведения песчанок по сравнению с полевками.

3. У пяти видов общественных грызунов впервые выявлены отдельные фрагменты поведенческих последовательностей, рекомбинация или выпадение которых могут формировать свойственные виду или группе видов стереотипы охотничьего поведения. Можно предположить, что фрагментирование факультативных стереотипов является их естественным состоянием в популяциях и служит одним из механизмов эволюционных преобразований поведения. Генетические механизмы, лежащие в основе фенотипической variability, выражающейся в фрагментировании поведенческих стереотипов, еще предстоит исследовать.

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 III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2017); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2018); Международном симпозиуме «Экология и эволюция: новые горизонты» (Екатеринбург, 2019); IV конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2019).

Публикации. По результатам исследования опубликовано 7 работ, в том числе 4 статьи в журналах из перечня ВАК (из них 2 по специальности «Зоология»).

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложения. Материал изложен на 105 страницах. Работа содержит 14 рисунков (из них 6 в приложении), 7 таблиц. Список литературы включает 251 источник.

Благодарности. Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (17-04-00702, 18-34-00119, 20-04-00072) и Программ ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Ж.И. Резниковой за наставничество и ценные консультации, к.б.н. С.Н. Пантелеевой, к.б.н. Я.В. Левенцу и всему коллективу лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН за всестороннюю помощь и поддержку. Автор сердечно благодарит д.б.н. Ю.Н. Литвинова и Н.В. Лопатину, О.Г. Ильченко и весь коллектив Отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка за предоставление возможности работы с живыми коллекциями грызунов. Автор признателен к.б.н. Г.Н. Азаркиной за фотографии охотящихся животных, а М.В. Новикову и Д.А. Реусову – за создание вспомогательных компьютерных программ. Особую благодарность автор выражает родным, близким и коллегам за помощь и поддержку.

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА ПРИМЕРЕ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

В главе рассмотрены общие вопросы, касающиеся изменчивых и стереотипных форм поведения, включая проявление индивидуальной изменчивости и фрагментирования поведенческих стереотипов. Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времен Дарвина, и множество современных работ посвящено

значению вариабельности поведения для понимания эволюционных процессов (Réale et al., 2007). Несмотря на большой массив сравнительных исследований, механизмы изменчивости поведения остаются во многом неясными (Wilson et al., 2019). В последние годы усилился интерес к роли индивидуальности в популяционных процессах, и в этологии появилось новое направление, в общем виде обозначаемое как «исследование персоналий» (Bell, 2009; Sih, Del Giudice, 2012; Минина, 2018; Nacarová et al., 2019). В центре внимания находятся отдельные поведенческие характеристики, такие как агрессивность и осторожность, уровни двигательной и исследовательской активности. Эти характеристики используются и при сравнительных исследованиях грызунов (Venus et al., 1991; Задубровский и др., 2017). На фоне повышенного интереса к отдельным характеристикам поведения, исследование индивидуальной изменчивости целостных поведенческих стереотипов в последние десятилетия затормозилось, и произошло размывание понятий, относящихся к описанию поведения (обзор: Резникова и др., 2021).

В главе проанализированы особенности проявления охотничьего поведения у различных видов грызунов. Затронута проблема возникновения и эволюции этой формы поведения, рассмотрена возможность использования охотничьего стереотипа для построения филогенетических деревьев и отмечены основные эволюционные тенденции развития охотничьего поведения грызунов. В научной литературе есть целый ряд примеров, показывающих, что не каждая форма поведения помогает судить о силе филогенетического сигнала. В хищническом поведении мышевидных грызунов наиболее информативна в филогенетическом отношении ключевая и наиболее стереотипная составляющая охоты – атака на добычу (Langley, 2021). В целом же распределение примитивных и прогрессивных черт охотничьего стереотипа среди мышеобразных грызунов носит мозаичный характер и слабо связано со степенью филогенетического расхождения видов.

В главе рассмотрены не только экологические, эволюционные и этологические работы, но и исследования, посвященные молекулярно-генетическим механизмам охотничьего поведения грызунов, позволяющие предположить, что стабильная и вариабельная части стереотипа охотничьего поведения у грызунов регулируются различными генами.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общие сведения о материале. В лабораторных исследованиях использованы пять видов общественных грызунов. По типам питания когтистая песчанка относится к зерно-зеленоядным видам, жирнохвостая — к всеядным, скальные полевки — к зеленоядным (Литвинов, 1960; Osborn, Helmy, 1980;

Громов, Ербаева, 1995). Часть когтистых песчанок являются беспородными (особи-основатели лабораторных семей были приобретены в зоомагазинах), остальные зверьки являются потомками 11-15 поколения животных, отловленных в 2001 году в Овюрском р-не Республики Тыва и разводимых в Отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка. Жирнохвостые песчанки являются потомками 13-15 поколения животных, отловленных в Египте в 2007 году и разводимых в том же Отделе. Скальные полевки были отловлены сотрудниками лаборатории экологии сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН: тувинские полевки – в Ширинском районе Республики Хакасия в 2014 году, плоскочерепные полевки – в Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2013 году, ольхонские полевки – на о-вах Ольхон и Хубун оз. Байкал в 2016-2017 гг. и в «Долине духов» на материковом побережье оз. Байкал в 2018 г. Все использованные в исследовании полевки являются потомками первого – третьего поколений отловленных животных, за исключением 11 особей ольхонских полевок.

Таблица 1 – Общие сведения о материале.

№ п/п	Вид	Отловлено	Рождено в виварии	Всего животных	Всего тестов	Всего часов наблюдений
1	Когтистая песчанка	0	31♀ / 30♂	61	842	103,5
2	Жирнохвостая песчанка	0	12♀ / 9♂	21	210	10
3	Ольхонская полевка	2♀ / 9♂	40♀ / 53♂	104	1027	86,1
4	Плоскочерепная полевка	0	25♀ / 27♂	52	697	42,6
5	Тувинская полевка	0	26♀ / 26♂	52	890	33,4
Итого:				290	3666	275,6

Содержание животных в лаборатории и процедура тестирования.

Когтистых песчанок содержали семейными группами в прозрачных контейнерах 135x70x50 и 69x42x44 см. Жирнохвостых песчанок содержали парами или поодиночке в клетках 40x30x20 см. Ольхонских, плоскочерепных и тувинских полевок содержали парами или семейными группами в клетках 55x39x27 см. В виварии соблюдался 16с:8т часовой световой цикл. Животным предоставлялся постоянный доступ к воде и комплексному корму. Исключая 11 отловленных в природе ольхонских полевок, все зверьки были «наивны» по отношению к добыче, то есть, с живыми насекомыми встречались в экспериментах впервые.

Для наблюдения и видеозаписи охотничьего поведения животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену размером 45×45×50 см для взрослых когтистых песчанок и скальных полевок, 30×30×35 см для

жирнохвостых песчанок, неполовозрелых когтистых песчанок и скальных полевков. После пятиминутной передержки в арену помещали имаго или нимфу старших возрастов мраморного (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789), средняя длина тела 27.93 ± 0.40 мм, или туркменского таракана (*Shelfordella lateralis* Walker, 1868), средняя длина тела 26.45 ± 0.50 мм (рис. 1). Части животных (24 когтистым песчанкам, 39 тувинским полевкам, 12 плоскочерепным полевкам) также предьявлялась малоподвижная добыча – личинки старших возрастов большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758). Наблюдения продолжали до начала поедания добычи или, если животное не охотилось, прекращали спустя 10 минут. Животных тестировали один раз в сутки 10 дней подряд, с двухдневным перерывом после 5-го дня.



Рисунок 1 – Плоскочерепная полевка, поймав мраморного таракана зубами, собирается перехватить его лапами. Фото Г.Н. Азаркиной

Получение поведенческих последовательностей. Обработка видеозаписей проводилась в программе The Observer XT 12.5 (Noldus Information Technology), которая позволяет преобразовывать поведение в последовательность из символов («этологические тексты»), например, QWEN: преследование добычи бегом (Q), укус (W), захват лапами (E), откусывание конечностей добычи (H). Началом охоты считали активное взаимодействие с добычей (преследование с последующим захватом зубами или лапами), окончанием – элементом поведения перед поеданием добычи или перед потерей интереса к ней. Полученные последовательности элементов переносили, разделяя пробелами, в «суммарные» текстовые файлы в формате (.txt).

Исследование структуры охотничьего стереотипа. В «суммарных» текстовых файлах подсчитывалось количество элементов поведения и рассчитывались их доли. С помощью специальной программы (см.: Левенец и др., 2019) для «суммарного» файла строилась матрица вероятностей перехода

от одного элемента поведения к другому (Марковская цепь первого порядка). На основании полученных матриц были построены схемы охотничьих стереотипов, в которых показан порядок совершения элементов поведения и вероятность перехода от одного элемента к другому (р).

Сравнительное исследование сложности охотничьих стереотипов.

Сложность поведенческих последовательностей успешных охот оценивалась с помощью метода анализа «биологических текстов» на основе идей Колмогоровской сложности (Ryabko et al., 2013; Левенец, 2017; Reznikova et al., 2019). Статистически проверялась гипотеза H_0 (последовательности порождаются одним источником) против гипотезы H_1 (последовательности порождаются разными источниками, имеющими разную Колмогоровскую сложность). В основе примененного метода сжатия данных (Ryabko et al., 2013) лежит способность программ-архиваторов находить в текстах любые закономерности. Чем больше в тексте повторяющихся фрагментов, тем он лучше сжимается (и, таким образом, будет считаться менее сложным), и наоборот. Для сравнения поведенческих последовательностей, из «суммарных» текстовых файлов с помощью специальной программы вырезались последовательности, которые переносили в отдельные текстовые файлы заданного объема – 300 байт. Полученные три или более, для каждого отдельного вида, текстовых файла, состоящие из случайного набора поведенческих последовательностей, архивировали при помощи программы 7-zip (метод сжатия BZip2) в архив в формате (.bz2). После этого вычисляли степень сжатия файла – отношение объема полученного архива к объему исходного текстового файла. Различия в степени сжатия файлов отражали различия в сложности записанных в них поведенческих последовательностей.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакции грызунов на подвижных и малоподвижных насекомых.

Охотничий стереотип проявился облигатно у жирнохвостой песчанки – все протестированные животные охотились, а у остальных видов – факультативно, от 60,2 % до 75,4 % зверьков продемонстрировали охотничий стереотип (рис. 2). У наивных по отношению к насекомым животных стереотип проявлялся по принципу «все и сразу», что говорит о его врожденном характере. Все животные показали высокий уровень успешности охоты (рис. 3).



Рисунок 2 – Количество животных, охотившихся и не охотившихся на подвижную добычу. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0.002$).

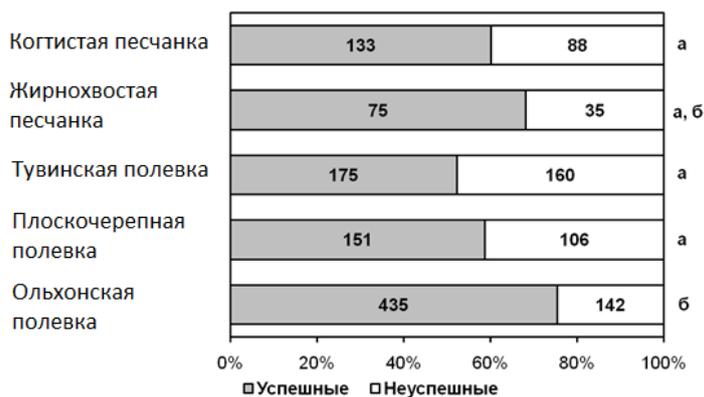


Рисунок 3 – Количество успешных и неуспешных актов охоты на подвижную добычу у исследованных видов. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0.002$).

При охоте на малоподвижную добычу межвидовых различий по долям охотящихся особей и по долям успешных стереотипов не выявлено; успешность охоты составляла от 89% до 96,3%.

Межполовых и возрастных (между неполовозрелыми и половозрелыми животными) различий в приведенных выше показателях охотничьего поведения нет (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p > 0,05$ для всех случаев).

Организация охотничьего стереотипа грызунов. При анализе структуры стереотипа охотничьего поведения элементы «захват зубами» (W) и «захват лапами» (E), рассматриваются как *ключевые*, поскольку именно они критически важны для поимки подвижной добычи. Интервал между этими элементами, независимо от порядка их совершения во время атаки, составляет у всех исследованных видов доли секунды: в среднем 0,2 у полевок (min – 0,02, max – 0,92) и 0,24 (min – 0,02, max – 0,96) у песчанок. Это говорит о стремительности и целенаправленности атак у охотящихся зверьков.

«Захват лапами» (E) оказался необходимым элементом для всех успешных стереотипов у всех исследуемых видов. В неуспешных стереотипах чаще всего этот элемент отсутствовал у ольхонской и плоскочерепной полевок, реже у тувинской полевки, и никогда у обоих видов песчанок (см. таб. 2, столбец 2). Захват зубами («укус» – W) оказался необходимым элементом для успешных стереотипов полевок, но не песчанок. Доля успешных стереотипов, в которых

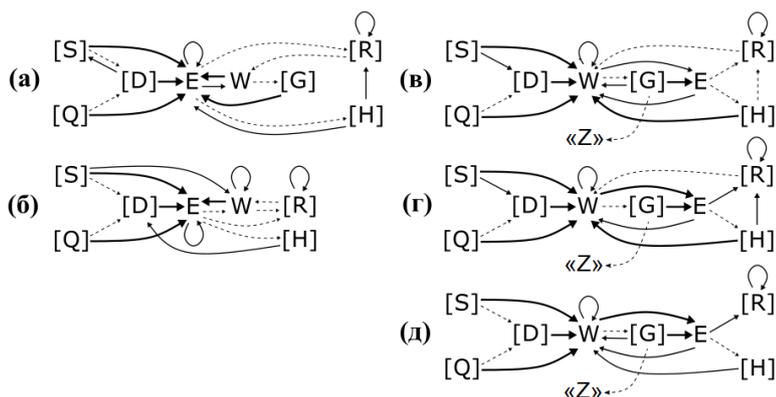
отсутствует этот элемент, составляет 8,6% у когтистых песчанок и 31,6% у жирнохвостых (таб. 2, столбец 3). Это означает, что, атакуя добычу, песчанкам не обязательно действовать челюстями. Таким образом, элемент «захват зубами» не критичен для охотничьего стереотипа песчанок, и ключевым для них является только элемент «захват лапами».

Остальные элементы поведения присутствовали не во всех стереотипах и были разделены на две группы. *Дополнительные* элементы – такие как преследование, принюхивание, перенос добычи в зубах и разные формы манипулирования насекомым – связаны с «приготовлением» к охоте и обработкой добычи. *Шумовые* элементы – такие как прыжки на месте, «замирание», повороты, движение назад – не влияют на совершение стереотипа.

Схемы стереотипов охоты на подвижную и малоподвижную добычу. У всех исследованных видов стереотип начинался с преследования добычи спокойным шагом (S) или бегом (Q); если насекомое само приближалось к зверьку, стереотип мог начаться без фазы преследования. Затем могло следовать принюхивание (D). Далее начиналась фаза атаки на добычу: в случае охоты на таракана песчанки чаще всего захватывали насекомое лапами (E), полевки – зубами (W) (см. таб. 2, столбцы 5-6). В случае охоты на малоподвижную добычу и песчанки, и полевки чаще всего захватывали ее зубами (W). В одном охотничьем стереотипе одна за другой могли следовать несколько атак. Если последняя атака приводила к поимке добычи, такой стереотип считается успешным, а если добыча была упущена, и животное прекращало ее преследование – неуспешным. В случае начала атаки с укуса (W) за ним следовал захват лапами (E) или перенос добычи в зубах (G), после которого животное снова захватывало добычу лапами (E) или опускало ее на пол в углу арены (элемент «складирование» – «Z»). После захвата животное могло перейти к фазе манипулирования добычей: перехватывать добычу (R) и откусывать конечности (H) (рис. 4).

Как правило после охотничьего стереотипа следовало поедание добычи (заметим, что это поведение не входит в анализируемый стереотип); в некоторых случаях зверьки бросали обездвиженную добычу, чаще всего (в 66,7% охот) это наблюдалось у жирнохвостых песчанок. Последовательности элементов в неуспешных стереотипах не отличаются от успешных. Это означает, что неудачи в охоте не связаны с нарушениями в последовательности действий животного по отношению к добыче. Скорее всего, неудачным оказывается заключительный бросок на насекомое.

Схемы стереотипов охоты на подвижную добычу



Схемы стереотипов охоты на малоподвижную добычу

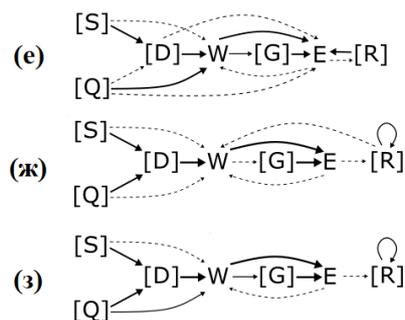


Рисунок 4 – Схемы успешных стереотипов охоты на подвижную добычу (а) когтистой песчанки, (б) жирнохвостой песчанки, (в) ольхонской полевки, (г) плоскочерепной полевки, (д) тувинской полевки; малоподвижную добычу (е) когтистой песчанки, (ж) тувинской полевки, (з) плоскочерепной полевки. На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые, но важные для совершения стереотипа связи между элементами (вероятность перехода между элементами $p < 0,2$). Простой линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Жирной – высоко устойчивые связи между элементами поведения ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы поведения, в кавычках указано «складирование», не относящееся к охотничьему поведению.

Сравнение тактик охоты у разных видов. На основе количественного анализа состава элементов поведения в охотничьих стереотипах описаны тактики охоты, то есть, совокупности приемов для быстрого повреждения добычи и перехода к ее поеданию.

Тактики охоты скальных полевков на подвижную и малоподвижную добычу оказались схожи: захват зубами и повреждение добычи несколькими одиночными укусами, сопровождающимися манипуляциями с добычей лапами. Малоподвижную добычу песчанки тоже в основном хватают зубами. Охотясь на подвижное насекомое, они захватывают его передними лапами, после чего начинают поедать живьем. Такой способ атаки на добычу – с помощью передних конечностей – говорит об эволюционной продвинутости охотничьего стереотипа песчанок, в этом отношении близкого к стереотипу специализированных хищных грызунов – кузнечиковых хомячков (Langley, 1994, 2021).

Сравнение сложности успешных охотничьих стереотипов. Показатели сложности стереотипов использовались для оценки их изменчивости (подробно в: Reznikova et al., 2019). Файлы, содержащие стереотипы охоты на

подвижную добычу у когтистых песчанок, сжимались хуже, то есть обладали большей сложностью, чем стереотипы жирнохвостых песчанок и скальных полевок (критерий Манна-Уитни, $p < 0,01$). Файлы, содержащие стереотипы ольхонских полевок, сжимались хуже по сравнению с файлами, содержащими стереотипы плоскочерепных ($p < 0,01$) и тувинских полевок ($p < 0,05$). Это говорит о большей изменчивости охотничьего поведения у ольхонских полевок среди трех видов скальных полевок. У всех видов стереотипы охоты на малоподвижную добычу «проще», чем на подвижную, и в этом плане не различаются у разных видов ($p > 0,05$).

Сложность охотничьих стереотипов у когтистой песчанки оказалась сравнима с ранее изученной серой крысой (Reznikova et al., 2019), отличающейся гибким охотничьим поведением и способностью охотиться на добычу различных типов. У филогенетически далеких жирнохвостой песчанки и скальных полевок, различающихся типами питания, охотничье поведение оказалось более стереотипным и по сложности сопоставимым с ранее исследованным (Reznikova et al., 2017, 2019) специализированным насекомоядным видом – обыкновенной бурозубкой.

Фрагментирование охотничьего стереотипа грызунов. Мы исследовали, какие фрагменты стереотипов связаны с результативностью и успешностью охоты (Резникова и др., 2017). По результативности протестированные зверьки разделились на три группы: «прирожденных охотников», которые успешно ловили подвижное насекомое при первой же встрече с ним, «не охотящихся» особей, которые совсем не интересовались подвижной добычей, и «не природенных охотников», которые ловили добычу после нескольких неудач. Наибольшая доля «прирожденных охотников» оказалась у жирнохвостой песчанки и ольхонской полевки (более половины зверьков), и у когтистой песчанки. «Не-охотников» у жирнохвостой песчанки не было совсем, у остальных видов равнодушные к добыче особи составляли от 19% у тувинской полевки до 39% у когтистой песчанки (рис. 5).



Рисунок 5 – Соотношение «прирожденных охотников», «не-прирожденных охотников» и «не-охотников» у исследованных видов при охоте на подвижную добычу. Данные, обозначенные одинаковыми буквами **а** и **б**, различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,0002$)

Все полученные поведенческие последовательности были разделены на «полные» стереотипы, содержавшие все ключевые элементы, и «неполные», в которых один ключевой элемент отсутствовал («выпадал»). Охотничьи стереотипы могут быть «полные и успешные», «полные и неуспешные» и «неполные и неуспешные». Для охотничьего стереотипа песчанок элемент «захват зубами» оказался не ключевым: 12% успешных стереотипов когтистых песчанок и 22,7% успешных стереотипов жирнохвостых песчанок при охоте на подвижную добычу, а также 4,6% успешных стереотипов когтистых песчанок при охоте на малоподвижную добычу не содержали захватов зубами. Как следствие, стереотипы, в которых элемент «захват зубами», отсутствовал, рассматривались как «полные», и неполных стереотипов у песчанок не было. У полевок выпадение элемента «захват зубами» в успешных стереотипах не отмечалось совсем, а в неуспешных было единичным (см. таб. 2).

Анализ случаев «выпадения» элементов из охотничьих стереотипов выявил подвижные фрагменты в ключевой связке элементов «укус–захват лапами». Захват добычи лапами оказался необходимым элементом успешного стереотипа охотничьего поведения у всех исследованных видов (таб. 2, столбец 2). В неуспешных стереотипах «захват лапами» «выпадал» примерно в четверти случаев у полевок, но никогда – у песчанок (таб. 2, столбец 3). Таким образом, для охотничьего поведения песчанок захват лапами необходим всегда. Элемент «захват зубами» оказался необходим только для успешной охоты полевок, тогда как у песчанок он может «выпадать» даже в случае успешной охоты (таб. 2, столбец 4). То есть песчанкам для успешного захвата жертвы достаточно оперировать лапами.

Таблица 2 – Доли стереотипов охоты на подвижную добычу с различным содержанием элементов «Е» (захват добычи передними лапами) и «W» (захват зубами). Данные, отмеченные одинаковыми буквами **а, б и в**, не различаются в каждом отдельном столбце (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,002$). «←» – неполных стереотипов у песчанок нет.

	Доля элементов, в которых отсутствовал захват лапами (E)		Доля элементов, в которых отсутствовал укус (W)		Доля атак, начинавшихся с укуса (W)	
	Успешные	Неуспешные	Успешные	Неуспешные	Полные	Неполные
Когтистая песчанка	0.0% ^а (0 из 133)	0.0% ^а (0 из 88)	12.0% ^а (16 из 133)	65.9% ^а (58 из 88)	14.6% ^а (48 из 329)	–
Жирнохвостая песчанка	0.0% ^а (0 из 75)	0.0% ^а (0 из 35)	22.7% ^а (17 из 75)	28.6% ^б (10 из 35)	18.7% ^а (25 из 134)	–
Ольхонская полевка	0.0% ^а (0 из 435)	44.4% ^б (63 из 142)	0.0% ^б (0 из 435)	0.0% ^в (0 из 142)	99.9% ^б (673 из 674)	100.0% ^а (107 из 107)
Плоскочерепная полевка	0.0% ^а (0 из 151)	31.1% ^б (33 из 106)	0.0% ^б (0 из 151)	0.0% ^в (0 из 106)	100.0% ^б (249 из 249)	100.0% ^а (31 из 31)
Тувинская полевка	0.0% ^а (0 из 175)	25.6% ^б (41 из 160)	0.0% ^б (0 из 175)	0.6% ^в (1 из 160)	99.4% ^б (343 из 345)	97.37% ^а (37 из 38)

Картина фрагментирования охотничьих стереотипов позволяет уточнить представления об их эволюции у грызунов. Дж. Эйзенберг и П. Лейхаузен предложили модель эволюции охотничьего поведения млекопитающих, в которой наиболее прогрессивными считаются захват добычи лапами и «смертельный» укус (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Опираясь на эти данные и на исследования Лэнгли, посвященные охотничьему поведению хищных и всеядных грызунов (Langley, 1994, 2021), можно полагать, что скальные полевки, атакующие добычу с помощью зубов, а затем захватывающие ее лапами, демонстрируют более примитивную схему охотничьего стереотипа по сравнению с песчанками, которые в основном используют лапы. Дивергенция и специализация охотничьего поведения в различных систематических группах грызунов может быть основана на фрагментировании «исходного» стереотипа, т.е. на рекомбинации, появлении и/или редукции отдельных поведенческих элементов.

ВЫВОДЫ

1. У пяти видов общественных грызунов выявлено активное охотничье поведение по отношению к подвижным насекомым. Стереотип охотничьего поведения у жирнохвостой песчанки проявляется облигатно, у остальных видов – факультативно: около трети особей каждого вида не реагируют на добычу. У охотящихся животных стереотип проявляется по принципу «все и сразу» с первого предъявления добычи, что говорит о его врожденном характере.

2. Применение идей Колмогоровской сложности к количественной оценке стереотипов показало, что у всех видов стереотипы охоты на малоподвижную добычу менее сложны, чем на подвижную. По отношению к подвижной добыче наиболее сложным и изменчивым охотничьим поведением обладают когтистые песчанки. У жирнохвостых песчанок и у скальных полевок охотничье поведение оказалось более стереотипным и по сложности сопоставимым с ранее исследованным насекомоядным видом – обыкновенной бурозубкой.

3. Захват добычи лапами является ключевым элементом, необходимым для успешного совершения стереотипа у всех исследованных видов. Захват зубами критичен только для скальных полевок. Песчанки могут захватывать добычу лапами без помощи челюстей. Попытки полевок атаковать добычу лапами редки и безуспешны. Дифференциация стереотипов по отношению к разным объектам и значительная роль передних конечностей при захвате подвижной добычи свидетельствуют об эволюционной прогрессивности охотничьего поведения песчанок по сравнению с полевками.

4. У всех исследованных видов скальных полевок выявлены попытки «складирования» живой добычи, ранее не встречавшиеся у грызунов:

«вклинивание» запаасающего поведения в охотничье приводит к прекращению охоты. Такая парадоксальная комбинация стереотипов наиболее характерна для тувинской полевки.

5. У всех исследованных видов общественных грызунов выявлено фрагментирование охотничьего поведения, т.е. наличие в стереотипе элементов, подверженных рекомбинации и/или выпадению. С результативностью и успешностью стереотипа связаны фрагменты, включающие захваты добычи зубами и лапами. В целом, можно предположить, что изменчивость отдельных фрагментов стереотипов лежит в основе формирования видоспецифического охотничьего поведения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК по специальности «Зоология»:

1. Пантелеева, С.Н. Экспериментальное исследование охотничьего поведения скальных полевок *Alticola strelzowi* и *Alticola tuvinicus* (Rodentia, Cricetidae) / С.Н. Пантелеева, Я.В. Левенец, **А.А. Новиковская**, Ж.И. Резникова, Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – №. 1. – С. 113–120. doi: 10.31857/S0044513419080099

2. Резникова, Ж.И. Эволюция поведенческих стереотипов и представлений о них / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева, **А.А. Новиковская**, Я.В. Левенец // Журнал общей биологии. – 2021. – Т. 82. – № 1. – С. 1–22. doi: 10.31857/S0044459621010061

по специальности «Теория информации»:

3. Reznikova, Zhanna. Using the Data-Compression Method for Studying Hunting Behavior in Small Mammals / Zhanna Reznikova, Jan Levenets, Sofia Panteleeva, **Anna Novikovskaya**, Boris Ryabko, Natalia Feoktistova, Anna Gureeva, Alexey Surov // Entropy. – V. 21. – 2019. – P. 386. doi: 10.3390/e21040368

4. Levenets, Jan. Using Data-Compressors for Classification Hunting Behavioral Sequences in Rodents as «Ethological Texts» / Jan Levenets, **Anna Novikovskaya**, Sofia Panteleeva, Zhanna Reznikova, Boris Ryabko // Mathematics. – V. 8. – N. 4. – 2020. – P. 579. doi: 10.3390/math8040579

Публикации в сборниках материалов конференций:

5. Резникова, Ж.И. Фрагментарность поведенческих стереотипов как возможная основа распределенного социального обучения в популяциях и сообществах / Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., **Новиковская А.А.** // Материалы III Международной конференции «Современные проблемы

биологической эволюции», 16–20 октября 2017 г. / М.:Изд-во Государственного Дарвиновского музея, 2017. — 620 с. – С. 57.

6. **Новиковская, А.А.** Индивидуальная изменчивость факультативного охотничьего поведения у общественных видов грызунов / **Новиковская А.А.**, Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 10–13 апреля 2018 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург:«Реэкшен», 2018.—184 с. – С. 108.

7. **Новиковская, А.А.** Экспериментальное исследование охотничьего поведения скальных полевок *Alticola strelzowi* и *Alticola tuvinicus* (Rodentia, Cricetidae) / **Новиковская А.А.**, Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., Левенец Я.В., Лопатина Н.В., Литвинов Ю.Н. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 4-ой научной конференции, 11–15 ноября 2019 г., Черноголовка – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. – 95 с. – С. 54.