

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

На правах рукописи

УДК 599.323: 591.5

НОВИКОВСКАЯ

Анна Алексеевна

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

03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

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

Новосибирск – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	4
ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА ПРИМЕРЕ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ	11
1.1 Стереотипное и гибкое поведение животных.....	11
1.2 Облигатное и факультативное поведение.....	14
1.3 Индивидуальная изменчивость поведенческих стереотипов	16
1.4 Полнота и возможная фрагментированность стереотипов	19
1.5 Охотничье поведение грызунов	23
1.6 Возможные пути эволюции хищнического поведения у мышевидных грызунов.....	28
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	34
2.1 Общие сведения о материале.....	34
2.2 Экологические характеристики исследованных видов.....	35
2.3 Содержание животных в лаборатории и процедура тестирования	41
2.4 Анализ поведения.....	43
ГЛАВА 3. РЕАКЦИИ ГРЫЗУНОВ НА ПОДВИЖНЫХ НАСЕКОМЫХ.....	46
3.1 Охота на подвижную и малоподвижную добычу.....	46
3.2 Успешность охоты на подвижную и малоподвижную добычу	47
ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ	49
4.1 Элементы охотничьего поведения грызунов.....	49
4.2 Соотношение элементов поведения в успешных и неуспешных стереотипах охоты на подвижную добычу	50
4.3 Схемы стереотипов при охоте на подвижную и малоподвижную добычу	54
4.4 Сравнение тактик охоты у разных видов.....	59
4.5 Сравнение сложности успешных охотничьих стереотипов.....	63
ГЛАВА 5. ФРАГМЕНТИРОВАНИЕ ОХОТНИЧЬИХ СТЕРЕОТИПОВ ГРЫЗУНОВ	66
5.1 Проявление охотничьего стереотипа у исследованных видов	66

5.2 Выпадение ключевых элементов в успешных и неуспешных охотничьих стереотипах грызунов	68
ВЫВОДЫ	72
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	74
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	101
ПРИЛОЖЕНИЕ А	103

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).

Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времён Дарвина, и множество современных работ посвящено значению вариабельности поведения для понимания эволюционных процессов (Réale et al., 2007). Несмотря на большой массив сравнительных исследований, механизмы вариабельности поведения остаются во многом неясными (Wilson et al., 2018). 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). В центре внимания находятся отдельные поведенческие характеристики, такие как агрессивность или осторожность, уровни двигательной и исследовательской активности. Эти характеристики используются и при сравнительных исследованиях грызунов (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).

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 отдельные элементы или целые фрагменты могут выпадать или рекомбинироваться. 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 (обзор: Caro, 2021)

Облигатные поведенческие стереотипы (такие как брачные ритуалы, ауто-груминг, материнское поведение) присутствуют в поведенческом репертуаре у всех особей в популяциях и критичны для выживания (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, то есть, рекомбинация или выпадение отдельных поведенческих элементов. Ранее фрагментирование рассматривалось лишь в контексте гибридизации (Dilger, 1962; Moon-Fanelli, 2011; Kukekova et al., 2014), клинически моделированных состояний (Kalueff et al., 2007; Molet et al., 2016), а в нормальном состоянии — 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. В качестве поведенческой модели был использован факультативный стереотип охотничьего поведения грызунов.

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 рода *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 данное диссертационное исследование) сравнительные исследования проводились на тринадцати видах грызунов (Левенец и др., 2019; Reznikova et al., 2019).

Для проверки гипотезы были исследованы социальные 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. tuvinicus* Ognev, 1950).

2. Экспериментально выявить стереотипные и изменчивые составляющие 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 описан стереотип охотничьего поведения для пяти видов общественных грызунов; для ольхонской полевки, ранее считавшейся исключительно зеленоядной, реакции на подвижную добычу описаны 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 популяции. 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 атакуют зубами, после чего захватывают передними лапами. Охотничьи стереотипы песчанок более гибкие и сложные. Малоподвижную добычу они, как и полевки, чаще всего захватывают зубами, а атаку на подвижных насекомых в большинстве случаев начинают с захвата передними 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. Мы полагаем, что фрагментирование факультативных стереотипов является их естественным состоянием в популяциях и может служить одним из механизмов эволюционных преобразований поведения. Генетические механизмы, лежащие в основе фенотипической вариабельности, 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

1.1 Стереотипное и гибкое поведение животных

Вопрос о соотношении гибкого и стереотипного поведения животных является одним из фундаментальных вопросов биологии. Вслед за О. Хейнротом (Heinroth, 1911), который предложил использовать фрагменты поведенческих стереотипов птиц для определения различий между видами, К. Лоренц (Lorenz, 1935) привлек внимание исследователей к изучению врожденных моделей поведения. А.Н. Промптов (1940), исследуя поведение птиц, ввел понятие о видотипическом стереотипе, который включает элементы поведения не только врожденного, но и основанного на приобретенном опыте. В поведении животных эти элементы могут тесно переплетаться. Поскольку члены одной популяции вступают, как правило, в однотипные «диалоги» со средой, их видотипические стереотипы могут быть мало изменчивы. Л. В. Крушинский (1960) ввел понятие унитарной реакции, которую он определяет как целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго фиксировано.

Наиболее стабильными и яркими примерами врожденных модулей поведения являются известные со времен классической этологии *фиксированные комплексы действий* (ФКД): генетически обусловленные последовательности поведенческих элементов, постоянные по составу и по порядку совершения (Lorenz, Tinbergen, 1938). Стартуя по принципу «спускового крючка» в ответ на воздействие определенного раздражителя (ключевого стимула), ФКД разворачивается как единая серия действий, вплоть до завершающего акта, и является неделимым: если старт состоялся, то ФКД дойдет до конца (обзор: Зорина и др., 2013). ФКД независим от внешних стимулов и продолжается даже если в среде возникают изменения, в результате которых совершаемое поведение перестает быть уместным. Например, если во время ФКД закатывания яйца серым

гусем (*Anser anser*) яйцо откатится в сторону, птица продолжит начатое движение до тех пор, пока клювом не коснется шеи (Lorenz, Tinbergen, 1938).

Контроль над проявлением ФКД осуществляется системой врожденных разрешающих механизмов (ВРМ), представляющих собой совокупность нейросенсорных систем, обеспечивающих приуроченность поведенческих актов к биологически адекватным условиям среды («пусковой ситуации») (Фабри, 1976). При воздействии ключевого стимула ВРМ снимает торможение с нервных центров, обеспечивающих осуществление соответствующего ФКД. Если животное долгое время находится в неподходящих для него условиях и не подвергается воздействию ключевых стимулов, ФКД начинает проявляться в ответ на все более генерализованные стимулы, обладающие всё меньшим внешним сходством с ключевым, пока, наконец, не начнет возникать спонтанно, в отсутствие любой внешней стимуляции. Классическим примером подобной «активности вхолостую» («*vacuum activity*») является поведение ручного скворца (*Sturnus vulgaris*), которое наблюдал К. Лоренц: воспитанная человеком птица, не имевшая возможности ловить на лету насекомых, неожиданно взлетела, щелкнула клювом в пустоте, возвратилась на жердочку, выполнила характерные движения, которыми насекомоядные птицы обычно умерщвляют насекомое, и, наконец, несколько раз сглотнула (Lorenz, 1981).

В качестве *единицы поведения* мы выделяем элементарные двигательные акты и позы — для краткости, «элементы поведения» (Tinbergen, 1951). Поведенческая последовательность — это любая последовательность элементов поведения, вне зависимости от того, упорядочены они или нет. Например, при изучении оптимизации энергетических расходов у мышей фактические дневные и ночные последовательности действий, полученные при наблюдении за животными, сравнивались с искусственно сгенерированными (Guilot, Meyer, 1997). Другим примером может служить классификация поведенческих последовательностей разных видов грызунов как «этологических текстов» (Levenets et al., 2020). Применение различных методов анализа к поведенческим

последовательностям помогает, в зависимости от обнаруженных в них закономерностей, отнести их к ФКД, стереотипам или стереотипиям. Если закономерности не обнаружены, произвольная последовательность поведенческих актов так и остается «поведенческой последовательностью», то есть, этот термин мы используем как самое общее понятие. Поведенческим стереотипом мы называем поведенческие последовательности, состоящие из устойчиво повторяющихся элементов. Стабильность и повторяемость отличают поведенческий стереотип от произвольной поведенческой последовательности (Reznikova et al., 2012). Проявление стереотипов в поведении животных носит вероятностный характер: отдельные элементы могут выпадать или, наоборот, повторяться, они могут быть «разбавлены» элементами поведения, не относящимися к данному стереотипу (Пантелеева и др., 2010; Резникова и др., 2021).

От стереотипов отличаются *стереотипии* – повторяющиеся неизменные формы поведения без очевидной цели и функции, такие как кружение или хождение на месте (Mason, 1991; Broom, 2019). Стереотипии (но не стереотипы) указывают на патологию в поведении как людей, так и животных. Стереотипии не встречаются у животных в естественной среде и характерны либо для специально выведенных генетических линий (Ryan et al., 2010), либо для особей в неволе, причем они настолько явно свидетельствуют о существенных недостатках в содержании, что нередко используются как диагностический признак (Broom, Johnson, 1993; Garner, 2005). Стереотипы, в отличие от стереотипий, адаптивны, и они не повторяются циклически; поведенческая цепочка имеет начало и завершение (Reznikova et al., 2012).

ФКД могут включаться в стереотип в качестве составной неделимой части: например, в стереотип охотничьего поведения у разных животных в качестве ФКД входит атака, включающая бросок на добычу и ее схватывание. В некоторых стереотипах можно наблюдать серии несколько ФКД, следующих друг за другом: к ним относятся, например роющая активность различных животных (Mather,

1986; Deacon, 2006), ауто-груминг у мышей (Berridge, 1990, 2005), брачные ритуалы (Bastock, Manning, 1955). Стоит отметить, что видоспецифические серии ФКД, такие как ауто-груминг (Kalueff et al., 2016) и роющая активность (Wolmarans et al., 2016) у грызунов, служат перспективными поведенческими моделями для изучения нейробиологических и психических расстройств, а исследование брачных ритуалов у дрозофилы используется для исследования роли единичных генов в формировании сложных поведенческих стереотипов (Sato, Yamamoto, 2014).

1.2 Облигатные и факультативные поведенческие стереотипы

В поведении животных можно выделить облигатные и факультативные поведенческие стереотипы.

Облигатные стереотипы проявляются у всех особей в популяции: к ним относятся, например, брачные ритуалы, ключевые моменты взаимодействия родителей и потомков, криптические реакции. Они критически важны для успешного выживания и размножения, а потому подвержены жесткому давлению отбора и мало изменчивы (Reznikova, 2007). Любое нарушение в облигатной форме поведения может привести к тому, что цель совершения стереотипа не будет достигнута: например, неправильное исполнение элемента брачного танца может привести к прерыванию ритуала ухаживания (Bartee et al., 2017).

Облигатные стереотипы могут быть сходными как в популяциях, так и в группах близкородственных видов. При изучении брачного поведения крякв (*Anas platyrhynchos*) были выделены десять общих поз, наблюдаемых не только у этого вида, но и у других видов утиных (триба Anatini), добывающих корм с поверхности воды (Lorenz, 1958). Птенцы большинства видов дронговых (*Surniculus*) и настоящих кукушек (*Cuculus*) из семейства кукушковых (*Cuculidae*) вскоре после вылупления из яиц начинают демонстрировать специфический моторный паттерн, с помощью которого они выбрасывают из гнезда яйца и птенцов хозяев (Soler, 2018). Различия в облигатных стереотипах близкородственных видов, в случае полового поведения, могут обеспечивать

предкопуляционную изоляцию и не допускать появления гибридов (Johnsgard, 1963; Котенкова, 2014; Ambaryan et al., 2019).

В отличие от облигатных, факультативные стереотипы поведения могут проявляться не у всех особей данного вида. Например, среди различных видов грызунов не все самцы возвращают в гнездо детенышей в отсутствие самки: у домовых мышей (*Mus musculus*) таких самцов было 11 %, у степных пеструшек (*Lagurus lagurus*) – 11,8 %, у отловленных в природе узкочерепных полевок (*Microtus gregalis*) – 18,6 %, а у хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) – 20 % (Soroker, Terkel, 1988; Задубровская, 2011; Потапов и др., 2012). Факультативное проявление родительской заботы было отмечено также у двух видов из семейства квакш (Hylidae): при высокой плотности животных 58,3% наблюдаемых самцов квакш-кузнецов (*Hypsiboas faber*) (Martins et al., 1998) и 73,2% самцов бойцовых квакш (*Hyla rosenbergi*) охраняли искусственные пруды с отложенной в них оплодотворенной икрой, агрессивно реагируя на присутствие рядом других самцов (Kluge, 1981).

При изучении охотничьего поведения муравьев *Myrmica rubra* по отношению к ногохвосткам (коллемболам) было выявлено, что среди «наивных» муравьев, никогда прежде не имевших контакта с добычей, 5,7% особей (7 из 123) при встрече с ногохвосткой продемонстрировали полный охотничий стереотип, закончившийся поимкой добычи (Резникова и др., 2008). В аналогичном эксперименте с различными видами мышевидных грызунов «прирожденными охотниками» оказались 67,9% серых крыс (*Rattus norvegicus*), 65,4% полевых мышей (*Apodemus agrarius*), 36,8% хомячков Кэмпбелла и 18,5% узкочерепных полевок (*Lasiopodomys gregalis*) (Левенец, 2017).

По отношению к охотничьему поведению, которое находится в центре наших исследований, выделяют облигатных хищников, часть из которых является специализированными, и оппортунистических, которые не избирательны по отношению к добыче (Резникова, 2001, 2020; Cressman, Garay, 2011). Примером облигатного хищника среди грызунов являются представители рода

кузнечиковых хомячков *Onychomys* – как специализированные охотники, обладающие морфологическими и физиологическими адаптациями к взаимодействию с подвижной добычей, в том числе такой опасной, как скорпионы (Timberlake, Washburne, 1989; Rowe, Rowe, 2006; Sarko et al., 2011). Факультативное хищничество у грызунов было впервые описано нами на широком круге видов (Левенец и др., 2016а,б, 2019; Reznikova et al., 2019). Подробно хищническое поведение у грызунов будет рассмотрено в разделе 1.5.

1.3 Индивидуальная изменчивость поведенческих стереотипов

Исследования индивидуальных различий в поведении животных начались, в той или иной степени, со времен Дарвина, и большое количество современных работ посвящено значению вариабельности поведения для понимания эволюционных процессов (Réale et al., 2007). В последние годы усилился интерес к роли индивидуальности в популяционных процессах, и в этологии появилось направление, в общем виде обозначаемое как «исследование персоналий». Это направление связано с изучением относительно устойчивых поведенческих характеристик, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Budaev, Zworykin, 2002). Мета-анализ обширной литературы показал, что 35% вариабельности поведенческих элементов приходится на долю проявлений индивидуальности (Bell et al., 2009). Наличие в популяции устойчивых связей между поведенческими характеристиками (например, смелостью и агрессивностью) обозначают как «поведенческий синдром» (Sih et al., 2004а,б), а набор связанных характеристик одной особи называют её поведенческим типом (Bell, 2007). Так, среди грызунов агрессивные особи отличаются высокой подвижностью и активной реакцией на любые неблагоприятные ситуации, тогда как неагрессивные придерживаются пассивной поведенческой стратегии (Benus et al., 1991). Комплексы индивидуальных особенностей особей, включающие в себя физиологические характеристики (в частности, тип стрессовой реакции), которые в совокупности определяют

поведенческие типы особей, получили в этологии название «персоналии» (Buss, 1991; Gosling, 2001; Groothuis, Trillmich, 2011; Минина, 2018).

Персоналии наследуются (Isles et al., 2004; van Oers et al., 2005), оказывают влияние на приспособленность (Smith, Blumstein, 2008) и ограничивают пластичность поведения (Dingemanse et al., 2009), поскольку животное реагирует схожим образом на множество различающихся ситуаций. В разных экологических контекстах преимущество получают животные с разными типами персоналий (Dingemanse et al., 2004). Например, в годы, урожайные на шишки, детеныши агрессивных самок красных белок (*Tamiasciurus hudsonicus*) растут быстрее, чем детеныши неагрессивных самок (Boon et al., 2007), сибирские бурндуки (*Tamias sibiricus*) с активным поведенческим типом оставляют наибольшее количество жизнеспособного потомства в «голодные» годы, тогда как при обилии пищи их репродуктивный успех снижается (Le Cœur et al., 2015), а обыкновенные белки (*Sciurus vulgaris*), живущие в областях с низкой плотностью популяции, более активны и агрессивны по сравнению с особями из областей с высокой плотностью (Haigh et al., 2017).

Таким образом, в быстро меняющихся условиях среды приспособительная ценность каждой поведенческой характеристики может становиться то положительной, то отрицательной, и наличие поведенческого синдрома в целом снижает индивидуальную приспособленность особи (Sih et al., 2020). Тем не менее, в различных условиях хотя бы часть особей имеет максимальную приспособленность, и в целом разнообразие поведенческих синдромов внутри популяции ведет к ее эволюционной устойчивости (Sih et al., 2004).

Важно отметить, что в исследовании персоналий, ставшим столь популярным в последние годы, в центре внимания находятся отдельные поведенческие характеристики, такие как агрессивность или осторожность, высокий или низкий уровни двигательной или исследовательской активности. Эти характеристики используются и при сравнительных исследованиях разных видов грызунов. Например, при изучении поведения двух близкородственных видов

скальных полевок (род *Alticola*) в тесте «открытое поле» было выявлено, что плоскочерепные полёвки (*A. strelzowi*) ведут себя активнее и демонстрируют меньший уровень тревожности по сравнению с тувинскими полёвками (*A. tuvinicus*), что, вероятно, связано с особенностями экологии этих видов (Задубровский и др., 2017).

Исследование индивидуальной изменчивости как целостных стереотипов, так и их структурной организации, в последние десятилетия затормозилось не только вследствие повышенного интереса к персоналиям животных, но и вследствие размывания понятий, относящихся к описанию поведения. В современной этологической литературе «pattern» используется в общем смысле, как «модель поведения» – неважно, фиксированная или нет, врожденная или приобретенная в результате научения. Термин «стереотип» практически вышел из употребления, и мы в своих работах стараемся придать ему конкретный смысл.

Изменчивость поведенческих паттернов отмечалась еще на заре классической этологии, однако далеко не всегда понятно, идет ли речь о ФКД, стереотипах или их частях. Например, Д. Барлоу (1968), исследовавший брачный ритуал пятнистых этроплюсов (*Etroplus maculatus*) и отметивший разницу в длительности отдельных его компонентов, предложил термин «модальный комплекс действий» (МКД), т.е. обладающий некоторым диапазоном изменчивости; сейчас этот термин нередко используется как синоним ФКД (Dixon et al., 2008; Pellis et al., 2009). Тем не менее, даже такой «классический» пример модального комплекса действий, как брачный ритуал обыкновенного гоголя (*Bucephala clangula*), в котором стереотипная последовательность действий сочетается с вариативной продолжительностью каждого из компонентов (Dane, Walcott, Drury, 1959), не может считаться ФДК/МКД, потому как не обладает одним из его основных свойств – независимостью от внешних стимулов. Если ФКД, начавшись, совершается до конца (см. раздел 1.1), брачный ритуал гоголя может прерваться, например, при появлении другого самца (Myres, 1957). Размывание понятий сказывается и в современных работах, посвященных

персоналиям. Так, в исследовании Зоратто и соавторов (Zoratto et al., 2018) сравниваются ФКД при охоте на добычу у медицинской каракатицы (*Sepia officinalis*), и количественные различия в длительности действий приводятся как характеристики персоналий у этих животных. Однако при ближайшем рассмотрении оказывается, что ФКД у каракатицы – это заключительная и очень короткая часть стереотипа, который носит вариативный характер.

В своей работе мы произвели ревизию понятий, относящихся к описанию видоспецифического поведения (Резникова и др., 2021; см. также раздел 1.1), уделив особое внимание фрагментированности стереотипов (см. раздел 1.4). Настоящее исследование посвящено сравнительному анализу изменчивости стереотипов охотничьего поведения у разных видов грызунов.

1.4 Полнота и возможная фрагментированность стереотипов

Видоспецифическое стереотипное поведение обычно представляется стабильным и цельным, а его фрагментированность, то есть рекомбинация или выпадение отдельных частей стереотипа, до настоящего времени считалась «патологическим» или «незрелым» состоянием. Хотя В. Шлейдт упоминал возможность отсутствия или присутствия определенного элемента внутри поведенческого паттерна (Schleidt, 1972), это утверждение не было экспериментально подтверждено на естественных поведенческих моделях.

В литературе фрагментированность поведенческих стереотипов в основном отмечалась у животных в состоянии клинически моделированного стресса (Ivy et al., 2008), при серьезных эмоциональных и физических нарушениях (Eilamm et al., 2006; Szechtman et al., 2017), а также под воздействием медикаментов (Santangelo et al., 2018). Так, у молодых волков изоляция от сородичей в раннем возрасте приводила к фрагментированию социального поведения (Mac Donald, Ginsburg, 1981; Frank, Frank, 1982). У лишенных подстилки кормящих самок крыс проявляется фрагментированность материнского поведения: крыса, не закончив кормить, начинает вылизывать еще голодного крысенка, а потом, не завершив чистку, начинает перетаскивать его или снова приступает к кормлению (Molet et

al., 2016). У самцов мышей под воздействием сульфата D-амфетамина, наступает «амфетаминовый раж», при котором животные демонстрируют хаотичные фрагменты агрессивного поведения: в них сохранялся порядок элементов, характерный для «нормальных» агрессивных реакций, но вместо атаки животные могут внезапно начать бегать (Miczek, Tidey, 1989). Транссекция различных отделов головного мозга нарушала паттерны пищевого поведения и груминга у крыс, что приводило к «обрыву» поведенческой последовательности до ее завершения (Rowland, 1977; Cromwell, Berridge, 1996). Особый интерес представляет ряд исследований, посвященных ауто-грумингу у грызунов. Была отмечена фрагментированность груминга, особенно характерная для стрессовых ситуаций, таких как временное перемещение в незнакомую обстановку или на ярко освещенную арену: вместо обычной последовательности вылизывания в цефалокаудальном направлении животное могло пропускать отдельные стадии груминга, изменять их последовательность или заканчивать стадию груминга, не завершив процесс целиком (Kalueff et al., 2007). Нарушения цепочки ауто-груминга связывают также с повреждениями мозга, введением психотропных препаратов или наличием генетических мутаций у животного (Smolinsky et al., 2009). Фрагментированность может обуславливаться и генетически: у линии мышей с наследуемым синдромом Туретта наблюдается значительная фрагментация всех форм поведения (Santangelo et al., 2018), а у мышей, нокаутных по гену дофаминавого транспортера, фрагментируется социальное поведение, затрагивающее, в частности, установление иерархических отношений между особями (Rodríguez et al., 2004).

Красноречивые примеры фрагментированного поведения дают исследования гибридов. Сравнительный анализ поведения гибридов и родительских форм, начиная со второй половины XX в., является одним из основных методов генетики поведения (Alcock, 1979). В некоторых случаях гибриды демонстрируют промежуточные варианты стереотипов родителей. В ставших классическими исследованиях Дилгера (Dilger, 1962) гибриды маскового

неразлучника (*Agapornis personatus*), который переносит гнездовой материал (в эксперименте – бумажные полоски) в клюве, и розовощекого неразлучника (*A. roseicollis*), который засовывает полоски между перьев, демонстрировали различные сочетания фрагментов поведения родительских видов. Гибриды пауков-волков *Schizocosa ocreata* и *S. royneri* переключались с последовательностей поз и звуков, характерных для брачного поведения одного родительского вида на соответствующие последовательности другого вида; кроме того, самцы-гибриды совершали в процессе ухаживания «двойные поклоны» вместо одиночных (Stratton, Uetz, 1986). Хорошим примером «гибридизации стереотипов» является проявление агрессии у гибридов койотов и собак (Fox, 1975). У койотов (*Canis latrans*) демонстрация угрозы включает горизонтальное положение хвоста, у собак породы бигль – вертикальное, а у их гибридов F1 и F2 наряду с родительскими вариантами наблюдались и промежуточные положения хвоста между вертикальным и горизонтальным. Также гибриды койотов и биглей при явно выраженной угрозе не рычали, как собаки, и не шипели, сильно выгибая спину, как койоты, а демонстрировали набор реакций от полного до частичного проявления паттерна койотов (Moon-Fanelli, 2011). При скрещивании «агрессивной» и «дружелюбной» линий серебристых лисиц (*Vulpes vulpes*) их потомки часто демонстрировали фрагменты «агрессивного» и «дружелюбного» поведения, характерного для родительских линий (Kukekova et al., 2008, 2014).

Таким образом, чаще всего фрагментированность поведения рассматривалась в качестве нарушенной, «неправильной» формы поведения, не имеющей адаптивной ценности.

В естественной ситуации, насколько нам известно, фрагментированное поведение исследовалось лишь в игровом поведении животных. К этому интересному и перспективному направлению неоднократно обращались многие этологи и зоопсихологи (Хайнд, 1975; Фабри, 1976; Bekoff, 1976; Зорина, 1998, и др.). Классические описания игр шимпанзе и их сравнение с игрой ребенка принадлежат перу Н.Н. Ладыгиной-Котс (1935; см. также: Зорина, 2008).

Известно, что в играх животных фрагментированность поведения принимает форму прерванных последовательностей, в которые могут «вклиниваться» элементы другого поведения, а отдельные элементы поведенческой цепочки могут повторяться или менять порядок (см. обзоры: Klinger, 1969; Bekoff, 1976; Lancy, 1980; Spinka et al., 2001; Vanderschuren, Trezza, 2013). У детенышей черных медведей (*Ursus americanus*) игровая борьба включала отдельные элементы сексуального поведения, чего никогда не замечалось в агонистическом поведении взрослых животных (Henry, Herrero, 1974). У неполовозрелых крыс (Poole, Fish, 1975; Smith, 1982) и сусликов Белдинга (*Spermophilus beldingi*) (Nunes et al., 2004) социальная игра является переупорядоченным набором элементов агонистического поведения взрослых самцов. Гренландские киты (*Balaena mysticetus*) во время игры с бревнами демонстрируют элементы предкопулятивного и материнского поведения, а афалины (*Tursiops truncatus*), играя с живыми рыбами, демонстрируют элементы охотничьего поведения, но при этом не ловят своих жертв (Paulos et al., 2010). Играющие с различными объектами крокодиловые демонстрируют элементы охотничьего и сексуального поведения: например, самец кубинского крокодила (*Crocodylus rhombifer*), играя с мячом, совершал как атакующие движения, так и приближался к игрушке, выдувая пузыри, что является частью ритуала ухаживания этого вида, а детеныши черного каймана (*Melanosuchus niger*), играя, совершали частые и короткие кружения друг за другом, как делают взрослые кайманы во время гона (Dinets, 2015). Обыкновенные осьминоги (*Octopus vulgaris*), играя с различными объектами, демонстрируют отдельные элементы охотничьего и запасающего поведения, совершая попытки унести понравившиеся им игрушки в свои логова (Kuba et al., 2003, 2006).

В качестве варианта естественного поведения, фрагментированность была описана только на примере муравьев. При изучении охоты муравьев рода *Myrmica* на ногохвосток — прыгающих насекомых, не являющихся основной добычей мирмик — были выявлены как носители полного охотничьего стереотипа,

демонстрирующие его по принципу «все и сразу» с первого предъявления добычи, так и особи, в чьем поведении наблюдались только фрагменты стереотипа. Авторы предположили, что фрагментированность может служить источником новых форм поведения на основе социального обучения в сообществах (Reznikova, Panteleeva, 2008).

1.5 Охотничье поведение грызунов

Грызуны – разнообразная и процветающая группа, составляющая около 40% млекопитающих по числу видов и обладающая, помимо морфологических и физиологических особенностей, целым рядом как специфических поведенческих адаптаций, так и познавательных способностей (Котенкова и др., 1989; Kotenkova et al., 1994; Rabi et al., 2017; Reznikova et al., 2019).

Для многих грызунов отмечено включение в рацион беспозвоночных и даже мелких позвоночных (Landry, 1970; Башенина, 1977), однако сведения о включении в рацион животной пищи для большинства видов грызунов получены на основе анализа желудков и фекалий (Левенец, 2017). Общие представления о значении белковой пищи для грызунов сформировались в 70-ых годах (Flake, 1973; Башенина, 1977). Животный корм служит источником белка и незаменимых аминокислот, пополняет недостаток некоторых минеральных веществ (кальция, фосфора, микроэлементов, соли), обеспечивает потребности в цинке, меди, кобальте, йоде и других элементах. И если для специализированных грызунов-хищников ответ на вопрос о способе добычи белка очевиден, то для преимущественно растительноядных видов возможность активной добычи животной пищи до недавнего времени детально не исследовалась (Левенец, 2017).

В лабораторных условиях наиболее подробно охотничье поведение грызунов изучалось на хищных кузнечиковых хомячках (Langley, 1986, 1987, 1991, 1994; Timberlake, Washburne, 1989; Sherbrooke, 1991; Rowe, Rowe, 2006) и всеядных серой крысе (*Rattus norvegicus*) (Haug, Johnson, 1991; Comoli et al., 2005; Резникова и др., 2014), сирийском хомячке (*Mesocricetus auratus*) (Polsky, 1977, 1978) и белоногих хомячках (Timberlake, Washburne, 1989; Langley, 1994). Ряд

экспериментов касается других видов грызунов: домашней мыши (*Mus musculus*) (Butler, 1973; Hoy et al., 2016; Han et al., 2017), когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus*), каирской мыши (*Acomys cahirinus*) и щетинистого хлопкового хомяка (*Sigmodon hispidus*) (Timberlake, Washburne, 1989), полевой мыши (*Apodemus agrarius*) (Panteleeva et al., 2013), рыжей полевки (*Myodes glareolus*) (Sadowska et al. 2008, Konczal et al., 2016), хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), джунгарского хомячка (*P. sungorus*), хомячка Эверсмманна (*Allocricetulus evermanni*), монгольского хомячка (*A. curtatus*), узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) и восточноевропейской полевки (*Microtus levis*) (Левенец, 2017; Левенец и др., 2019; Reznikova et al., 2019).

Врожденность охотничьего поведения у грызунов была показана на широком спектре видов: не только у хищных кузнечиковых (McCarty, Southwick, 1977; Langley, 1986) и всеядных белоногих (Kreiter, Timberlake, 1988; Langley, 1994) и сирийского (Polsky, 1977) хомячков, но и у зерно-зеленоядной полевой мыши (Пантелеева и др., 2011) и зеленоядной рыжей полевки (Sadowska et al., 2008; Konczal et al., 2016) охотничье поведение не нуждается в предварительном опыте и проявляется у «наивных» животных по принципу «все и сразу» с первого предъявления добычи. У кузнечиковых хомячков и некоторых всеядных видов грызунов охотничий стереотип проявляется облигатно, у остальных — факультативно, при этом даже предварительное голодание не исключает факультативности проявления охотничьего поведения у не-хищных грызунов (Karli, 1956; Sadowska et al., 2008).

Роль индивидуального опыта в формировании охотничьего поведения исследовалась на кузнечиковых и белоногих хомячках. У кузнечиковых хомячков состав поведенческих элементов в стереотипе сходен как у молодых «наивных» особей, ранее не имевших опыта охоты, так и у опытных 70-дневных хомячков. Как у кузнечиковых, так и у белоногих хомячков наивные особи менее эффективно убивали добычу. Например, при охоте на скорпиона неопытные кузнечиковые хомячки стремились укусить его за голову, как если бы охотились

на неопасную добычу, тогда как опытные в первую очередь атаковали жало (Langley, 1981, 1989). У белоногих хомячков неопытные животные наносили добыче укусы случайным образом, но с опытом начинали целенаправленно кусать добычу в голову, а старые хомячки чаще повреждали добычу в области груди, что, по-видимому, связано с их большими размерами и морфологией челюстного аппарата (Kreiter, Timberlake, 1988).

При изучении охотничьего поведения наивных животных различных возрастов были также получены сведения о роли созревания в успешности проявления врожденной формы поведения. Так, среди всеядных сирийских хомячков доля охотящихся зверьков значительно увеличивалась с возрастом: если в возрасте 30 дней при первом предъявлении успешно охотилось около 20% хомячков, то в возрасте 90 дней при первом предъявлении успешно охотилось уже 70% животных (Polsky, 1977). Схожие результаты были получены при изучении охотничьего поведения наивных взрослых серых крыс и 30-40-дневных крысят: доля зверьков, охотившихся на добычу при первом предъявлении, среди крысят оказалась ниже (57,7%), чем среди взрослых крыс (67,9%) (Левенец, 2017).

Физиологические и поведенческие адаптации к хищничеству преимущественно исследовались на хищных кузнечиковых хомячках (Langley, 1986; Whitman, 1986; Sherbrooke, 1991; Rowe, Rowe, 2006), однако были получены отдельные данные на не-хищных видах – серых крысах (Kemble et al., 1985; Kinsley et al., 2014), полевых мышах (Panteleeva et al., 2013) и хомячках Кэмпбелла (Левенец и др., 2019; Резникова и др., 2021). У кузнечиковых хомячков отмечена высокая толерантность к боль-индуцирующим ядам, например, яду древесного скорпиона (*Centruroides exilicauda*) (Rowe, Rowe, 2006). Изучение способности кузнечиковых хомячков к оценке риска при охоте на потенциально опасную добычу выявило, что эти грызуны способны оценивать опасность добычи во время нападения, соответственно меняя тактику охоты (Whitman, 1986). При этом, как ни парадоксально, хомячки склонны без колебаний атаковать любой движущийся объект определенного размера вне зависимости от того,

насколько он может быть опасен (Langley, 1986; Rowe, Rowe, 2006). Наивные серые крысы быстрее атакуют предложенного в качестве добычи таракана, чем мышь или агрессивного конспецифика (Kemble et al., 1985), вероятно, за счет того, что маленькие объекты сильнее привлекают крыс как потенциальная пища (Kinsley et al., 2014). Полевые мыши способны оценивать потенциальный риск охоты на опасную добычу – рыжих лесных муравьев – и в случае выбора между большим и меньшим количеством добычи склонны предпочитать меньшее (Panteleeva et al., 2013). Хомячки Кэмпбелла при охоте на быстродвигающуюся добычу – мраморных тараканов – при поимке быстро обездвигивают ее, удерживая в лапах и откусывая конечности насекомого (Резникова и др., 2021), при этом поступают так не только в лабораторных, но и в естественных условиях (Левенец и др., 2019).

Благодаря экспериментам по целенаправленному искусственному отбору была выявлена значительная роль генетической компоненты в проявлении охотничьего поведения у различных видов не-хищных грызунов. Впервые такой эксперимент был проведен на сирийских хомячках: целенаправленное скрещивание животных, быстро и успешно ловивших добычу в ходе тестов («ловцов»), а также животных, которые долгое время не могли поймать добычу («не-ловцов»), на протяжении восьми поколений привело к сокращению среднего времени поимки добычи среди «ловцов» и увеличению среднего времени поимки у «не-ловцов» (Polsky, 1978). Проведенный недавно эксперимент по целенаправленному отбору животных-«охотников» у зерно-зеленоядной рыжей полевки показал, что спустя три поколения доля охотящихся животных в линии «охотников» почти вдвое превзошла количество таких животных в контрольных группах (Sadowska, 2008), а после тринадцати поколений отбора доля охотящихся животных в линии «охотников» выросла в пять раз по сравнению с контрольной (Konczal et al., 2016). Эти эксперименты продемонстрировали, что искусственный отбор успешно охотящихся грызунов приводит к быстрому, в течение нескольких поколений, повышению частоты проявления охотничьего поведения («быстрой

эволюции»). В случае быстрых изменений в окружающей среде, приводящих к дефициту привычных для вида пищевых ресурсов, особи, способные к расширению рациона за счет активной охоты на насекомых, значительно увеличат свое селективное преимущество. Как следствие, наличие носителей охотничьего поведения в популяциях не-хищных грызунов можно рассматривать как эволюционно-стабильную стратегию, позволяющую расширять пищевой спектр за счет подвижных насекомых (Пантелеева и др., 2019).

Отдельные исследования были посвящены охотничьему поведению других видов нехищных грызунов, тяготеющих в различной степени к зеленоядной диете. Так, охотничье поведение когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus*) было охарактеризовано как «более эффективное, чем у других растительноядных видов, но непоследовательное и принимающее несколько форм» (Timberlake, Washburne, 1989; с. 9): предполагается, что у когтистых песчанок частично утрачены навыки охоты или же развит повышенный порог/ограниченность фильтров стимулов, что затрудняет проявление охотничьего поведения у этих грызунов. Каирские мыши (*Acomys cahirinus*), несмотря на то, что для этого вида отмечалось питание насекомыми в природе (Kronfeld-Schor, Dayan, 1999), в экспериментах охотились неэффективно, причем это касалось как живой, так и искусственной добычи: животное преследовало движущуюся цель и наносило ей слабые укусы, однако подобная тактика не приводила к успеху. Наконец, у щетинистого хлопкового хомяка (*Sigmodon hispidus*) охотничье поведение не было зафиксировано вовсе: если в клетке с хомяком присутствовала искусственная или живая добыча, животное замирало и редко двигалось, причем его реакция оставалась неизменной даже после месяца повторных тестов. Согласно предположению авторов, страх щетинистых хлопковых хомячков перед добычей подавлял проявление охотничьего поведения (Timberlake, Washburne, 1989). Частично это предположение подтверждается экспериментами на серых крысах: при введении животным, ранее не проявлявшим охотничье поведение, больших доз параклорфенилаланина (селективного ингибитора синтеза

серотонина, тормозящего нейромедиатора), крысы начинали атаковать предложенным им в качестве добычи мышей, хотя при этом их охотничье поведение отличалось от поведения «естественных охотников» (Miczek et al., 1975).

1.6 Возможные пути эволюции хищнического поведения у мышевидных грызунов

Хищническое поведение среди грызунов, скорее всего, берет начало от общих предков всех современных плацентарных млекопитающих, подобных юрамае (*Juramaia sinensis*) – небольшому древесному млекопитающему, жившему на территории Восточной Азии около 160 миллионов лет назад и питавшемуся в основном различными беспозвоночными (Luo et al., 2011). Наиболее примитивные представители клады грызунообразных (Glires) из надотряда Anagalida отделились от грандотряда Euarchonta около 65,2 млн. лет назад, вскоре после начала диверсификации примитивных плацентарных 69,8 млн. лет назад (Wu et al., 2012). Судя по строению зубного ряда, сами анагалиды вели насекомоядный (Simpson, 1931) или, по крайней мере, всеядный образ жизни (Fostowicz-Frelik, 2017). Можно предположить, что современные грызуны унаследовали стереотип охоты на мелкую подвижную добычу от своих предков.

Косвенно в пользу такого предположения говорит многократное появление специализированных хищных видов в нескольких эволюционных линиях семейств мышинных и хомяковых. Например, представители семейства мышинных, независимо заселив Филиппины, Сулавеси и Новую Гвинею, сформировали конвергентно схожие хищные виды в пределах родов *Rhynchomys*, *Paucidentomys* и *Leptomys* соответственно. Землеройковая крыса (*Rhynchomys soricoides*), малозубая мышь (*Paucidentomys vermidax*) и длинноногая водяная крыса (*Leptomys elegans*) отличаются редуцированным набором зубов, слабо приспособленных к перетиранию растительной пищи, и питаются в основном различными беспозвоночными, например, дождевыми червями (Rowe et al., 2016). В семействе хомяковых в Старом и Новом Свете появились роды всеядных

хомячков *Allocricetulus* и *Peromyscus* со значительной долей беспозвоночных в рационе (Miljutin, 2011; Platt et al., 2015; Lebedev et al., 2018; Левенец и др., 2019).

Для некоторых родов грызунов, ведущих растительноядный или всеядный образ жизни, а также для отдельных популяций внутри одного вида отмечалось питание преимущественно животной пищей, что может представлять собой начальную стадию экологической дивергенции (Rowe et al., 2016). Так, например, изучение содержимого желудков представителей четырех видов рода *Mus*, принадлежащих к базальному подроду «землеройковых мышей» («shrew-mouse»; *Coelomys*) и обитающих в Юго-Восточной Азии, показало, что они питаются в основном различными беспозвоночными (Marshall, 1977; Lundrigan et al., 2002). Аналогичные результаты были получены для живущих в джунглях Новой Зеландии черных крыс (*Rattus rattus*) (Best, 1969) и домовых мышей (*Mus musculus*), обнаруженных на субантарктическом острове Маккуори, причем в желудках последних беспозвоночные (в основном пауки и гусеницы) были обнаружены в 84% случаев, а в 49% они составляли большую часть содержимого (Copson, 1986).

Основным методом изучения эволюции поведения является сравнение поведенческих признаков современных видов и использование их для построения схемы филогенеза видоспецифичных моделей поведения. Основу этого метода заложили О. Хейнрот и К. Лоренц, когда на основании сходства видоспецифических действий проследили эволюционный путь ритуала ухаживания самцов различных видов птиц (Lorenz, 1941; Хейнрот, 1947); в дальнейшем тот же метод был применен для построения эволюционного древа брачного поведения у зябликов (Hinde, 1956) и чайковых (Tinbergen, 1960), охотничьего поведения – у наземных млекопитающих (Eisenberg, Leyhausen, 1972), гнездостроительного – у ос подсемейства Polistinae (Wenzel, 1993) и эмбий (McMillan et al., 2016), вокального – у квакш (Cocroft, Ryan, 1995), оропендол (Price, Lanyon, 2002) и сверчков (Desutter-Grandcolas, Robillard, 2011), социального – у веслоногих птиц (Kennedy et al., 1996) и тараканов семейства

Blaberidae (Legendre et al., 2014), груминга – у ряда видов грызунов (Malange et al., 2013). При изучении более гибкой формы поведения – ориентировочно-исследовательского – у мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. было выявлено, что сходство наблюдается даже между филогенетически далекими видами, ведущими похожий образ жизни (Котенкова, Мальцев, 2010; Frynta et al., 2018), тогда как между двумя подвидами полевки Хартинга (*Microtus hartingi*), разделившимися всего около 12 тысяч лет назад и незначительно отличающимися генетически, уже имеются значительные поведенческие различия в тесте «открытое поле» (Zorenko et al., 2016).

Таким образом, не каждая форма поведения помогает судить о степени генетического расхождения видов, иными словами, о силе филогенетического сигнала. Филогенетический сигнал (*phylogenetic signal*) можно определить как склонность эволюционно близких видов напоминать друг друга больше, чем любой другой вид, случайным образом взятый из филогенетического древа, при этом точные причины такого сходства не рассматриваются (Harvey, Pagel, 1991; Blomberg et al., 2003; Kamilar, Cooper, 2013). Поскольку сила филогенетического сигнала во многом может зависеть от внешних признаков – например, в одинаковых экологических нишах схожие признаки могут появиться у эволюционно далеких видов – а по мере усложнения поведения возрастает чувствительность филогенетического построения к посторонним факторам (Malange et al., 2013), для получения адекватных филогенетических деревьев на основе поведенческих признаков, вероятно, следует выбирать сравнительно простые и малоизменчивые формы поведения, находящиеся под сильным давлением естественного отбора.

Если рассматривать хищническое поведение мышевидных грызунов, то наиболее информативна в филогенетическом отношении ключевая и наиболее «стереотипная» фаза их охотничьего стереотипа – атака добычи. При реконструкции эволюционного древа охотничьего поведения наземных млекопитающих (Eisenberg, Leyhausen, 1972) были сделаны выводы, что наиболее

примитивной формой атаки является захват добычи с помощью челюстей, тогда как использование с той же целью передних конечностей является более прогрессивной чертой. Были рассмотрены и способы повреждения добычи: нанесение ей множества сравнительно слабых укусов («искусывание насмерть») считается архаичным признаком, тогда как возникновение в охотничьем репертуаре одного-двух точно направленных «смертельных укусов» – сравнительно недавнее эволюционное приобретение.

До недавнего времени детально были рассмотрены лишь стереотипы охотничьего поведения нескольких видов грызунов, преимущественно относящихся к семействам мышиных и хомяковых (Langley, 1987, 1994; Timberlake, Washburne, 1989; Левенец и др., 2016а,б; Левенец и др., 2019), однако на основе этих данных уже можно судить о путях развития охотничьего поведения внутри этой группы видов. Так, наиболее примитивный тип атаки и повреждения добычи – захват зубами и нанесение множества укусов – демонстрируют полевые мыши (*Apodemus agrarius*): в этом отношении их охотничий стереотип напоминает поведение специализированного насекомоядного вида – обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). У серой крысы (*Rattus norvegicus*), узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) и хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) в стереотипе, при сохранении захвата добычи зубами, появляются прогрессивные черты – уменьшение количества множественных укусов и нанесение добыче преимущественно одиночных «смертельных укусов» (Левенец и др., 2016а,б). У хомячка Кэмпбелла также произошло смещение способа захвата добычи в сторону передних лап: примерно в четверти случаев животные успешно захватывали добычу передними лапами, что наблюдалось и у других представителей подсемейства Cricetinae – джунгарского (*P. sungorus*), монгольского (*Allocricetulus curtatus*) и эверсманнового (*A. evermanni*) хомячков (Левенец и др., 2019). Достаточно активно использовали передние лапы для захвата добычи и другие всеядные хомячки – представители рода *Peromyscus* из подсемейства Neotominae, а также

представители семейства мышиных – когтистые песчанки (*Meriones unguiculatus*) (Timberlake, Washburne, 1989; Langley, 1994). Наконец, наиболее прогрессивный тип захвата добычи демонстрировали специализированные хищники – кузнечиковые хомячки рода *Onychomys*, начинающие атаку на добычу с захвата передними лапами (Langley, 1987, 1994).

При наложении полученных данных на общее филогенетическое древо мышеобразных грызунов (*Myomorpha*) (Steppan, Schenk, 2017) можно увидеть, что и среди хомяковых, и среди мышиных грызунов есть виды, обладающие прогрессивными, то есть эволюционно более поздними чертами охотничьего стереотипа. Среди мышиных наиболее прогрессивный охотничий стереотип демонстрируют представители древнего рода *Meriones*, согласно молекулярным данным, отделившегося от других песчанковых около 18 млн. лет назад, вскоре после разделения семейств мышиных и хомяковых 23,4 млн. лет назад (Wu et al., 2012; Bray et al., 2014). У представителя рода *Apodemus*, отделившегося 6 млн. лет назад, охотничий стереотип наименее прогрессивный, тогда как у представителя рода *Rattus*, отделившегося 2,8 млн. лет назад, стереотип занимает промежуточное положение (Steppan, Schenk, 2017).

Среди хомяковых род *Lasiopodomys* из подсемейства Arvicolinae, отделившийся около 780 тысяч лет назад (Petrova et al., 2014), демонстрирует сочетание примитивного способа захвата добычи с прогрессивным способом ее повреждения. Представители подсемейств Criticinae – роды *Phodopus* (отделение 8,5–12,2 млн. лет назад (Феоктистова, 2008)) и *Allocricetulus* (2,65 млн. лет назад (Lebedev et al., 2018)) – а также род *Peromyscus* из подсемейства Neotominae (14,8 млн. лет назад (Platt et al., 2015)) демонстрируют более прогрессивный захват добычи как зубами, так и передними лапами. Обращает на себя внимание, что для представителей более филогенетически молодого рода – *Allocricetulus* – характерен более «насекомоядный» образ жизни и большая успешность охоты по сравнению с представителями более древнего рода *Phodopus* (Левенец и др., 2019). Для представителей рода *Onychomys*, отделившегося 7,3 млн. лет назад

(Platt et al., 2015), характерен наиболее прогрессивный захват добычи передними лапами и повреждение ее одним-двумя точно направленными «смертельными» укусами.

Таким образом, общее распределение примитивных и прогрессивных черт охотничьего стереотипа среди мышеобразных грызунов носит мозаичный характер и слабо связано со степенью филогенетического расхождения видов. Можно предположить, что общие предки мышиных и хомяковых обладали достаточно прогрессивным охотничьим стереотипом, схожим со стереотипом современных представителей родов *Meriones*, *Peromyscus* и *Phodopus*: в частности, есть основания полагать, что предки кузнечиковых хомячков из рода белоногих хомячков обладали охотничьим стереотипом, который наблюдается у ныне живущих представителей рода *Peromyscus*, т.е. за более чем 7,3 миллиона лет их поведенческий стереотип практически не изменился (Левенец, 2017). Возможно, опустынивание мест обитания (позднемиоценовое – в западной части Северной Америки (Riddle, 1995), раннеголоценовое – в центральной Азии (Jin et al., 2012)) могло способствовать сохранению прогрессивного охотничьего стереотипа в некоторых линиях пустынных грызунов (*Onychomys*, *Allocricetulus*, *Meriones*), тогда как среди обитающих в умеренных условиях полевочьих (*Lasiopodomys*) и поздних мышиных (*Apodemus*) произошло смещение охотничьего стереотипа к более примитивному способу захвата и повреждения добычи.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Общие сведения о материале

Исследования проводили в 2015–2019 гг. в лаборатории на пяти видах общественных грызунов: когтистых песчанках (*M. unguiculatus*), жирнохвостых песчанках (*P. duprasi*), ольхонских полевках (*A. olchonensis*), плоскочерепных полевках (*A. strelzowi*) и тувинских полевках (*A. tuvinicus*).

Общая информация об объеме исследованного материала представлена в таблице 1. Часть особей когтистой песчанки ($n = 48$) являются беспородными, особи-основатели лабораторных семей были приобретены в зоомагазинах г. Новосибирска, остальные зверьки ($n = 12$) являются потомками 11–15 поколения животных, в 2001 году отловленных в Овюрском р-не Республики Тува и разводимых в Отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка. Жирнохвостые песчанки ($n = 21$) 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 Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2015 году, плоскочерепные полевки – в Ширинском районе Республики Хакасия в 2014 году, ольхонские полевки – на о-вах Ольхон и Хубын 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 ольхонских полевок.

Возраст тестируемых животных, рожденных в лаборатории, составлял от 1 месяца до 1,5 лет. На основании представленных в литературе сведений о сроках полового созревания, когтистые и жирнохвостые песчанки считались неполовозрелыми до 3-месячного возраста, жирнохвостые песчанки – до 2-месячного, скальные полевки – до наступления весны следующего года. Всего было протестировано 6 взрослых и 55 неполовозрелых когтистых песчанок, 12 взрослых и 7 неполовозрелых жирнохвостых песчанок, 12 взрослых и 92

неполовозрелых ольхонских полевки, 8 взрослых и 44 неполовозрелых плоскочерепных полевки, 16 взрослых и 36 неполовозрелых тувинских полевки.

Таблица 1 – Общие сведения об объеме исследованного материала.

№ 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

2.2 Экологические характеристики исследованных видов

Когтистая, или монгольская песчанка *Meriones (Pallasiomys) unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)

Распространена в зоне северных пустынь и сухих степей Монголии, прилегающих территорий Китая (Внутренняя Монголия, пески Ордоса, предгорья Наньшаня) и России. На территории России встречается в Туве (Убсу-Нурская и Тувинская котловины), Южном и Восточном Забайкалье (Млекопитающие России..., 2012).

Зерно-зеленоядный вид: в пище преобладают семена культурных растений и сорняков (злаков, лилейных, сложноцветных), но в летние месяцы значительна примесь зеленых и подземных частей растений (Ågren et al., 1989; Громов, Ербаева, 1995). Помимо этого в естественных условиях песчанки потребляют в пищу насекомых (Kanarek et al., 1977; Snipes, 1982; Timberlake, Washburne, 1989).

Вид активен преимущественно днем: летом зверьки предпочитают сумеречные часы, зимой – середину дня. Ведет семейно-групповой образ жизни: семейные группы в основном состоят из одного взрослого самца, одной-двух, реже трех взрослых самок и их потомства (до трех выводков); общее число особей

варьирует от 2 до 17 (Ågren et al., 1989; Громов, 2008). Семейная группа занимает отдельный участок обитания с 2-3 гнездовыми норами и активно защищает его от представителей своего вида: в защите участка принимают участие, как правило, все взрослые и полувзрослые члены группы (Громов, Попов, 1979). Молодые особи обычно остаются в составе группы до начала следующего сезона размножения, однако часть молодых, достигших половой зрелости, может расселиться в конце лета (Громов, 2013). Сезон размножения охватывает период с февраля по сентябрь, число выводков варьирует от 3 до 5 (Clark et al., 1986), беременность длится 24 дня (Bagwell, 1977), число эмбрионов у беременных самок варьирует от 3 до 11 (в среднем составляет 6,4) (Громов, 2008). В заботе о потомстве принимают участие оба родителя и детеныши из старших выводков: самцы согревают и вылизывают детенышей, приносят свежий гнездовой материал и затаскивают детенышей обратно в гнездо (Громов, 2013). Детеныши появляются из гнезда в возрасте 13-14 дней, твердую пищу пробуют в возрасте 16-18 дней, лактация продолжается до 21-22 дней (McManus, 1971). Половой зрелости самцы достигают в возрасте 70-85 дней, самки – в возрасте 65-85 дней (Gulotta, 1971), однако у остающихся в составе семейных групп самок наблюдается задержка полового созревания и стимуляция поведения, связанного с заботой о детенышах (Saltzman et al., 2006).

Жирнохвостая песчанка *Pachyuromys duprasi* (Lataste, 1880)

Вид обитает в засушливых пустынях, полупустынях и степях Северной Африки: распространен от Марокко до Ливии (Osborn, Helmy, 1980), изолированные популяции известны из Мавритании (Padial, Ibáñez, 2005) и Египта (Saleh, Basuony, 2014).

Всеядный вид: наряду с растительной пищей (преимущественно употребляет в пищу ежовник членистый *Anabasis articulata* и полынь односемянную *Artemisia monosperma*) (Osborn, Helmy, 1980) питаются моллюсками (Osborn, Helmy, 1980; Hoath, 2009) и насекомыми, в том числе

жуками-чернотелками как минимум двух родов – *Adesmia* и *Pimelia* (Felt et al., 2008).

В естественных условиях активность преимущественно ночная и сумеречная, в неволе ведут полифазный образ жизни, чередуя сон и краткие периоды активности в течение суток. Селятся парами или небольшими группами, однако могут вести и одиночный образ жизни (Osborn, Helmy, 1980). Роют простые неразветвленные норы глубиной до 1 метра, однако могут занимать более сложные норы, предположительно, принадлежащие другим видам грызунов (Hoath, 2009). Размножение жирнохвостых песчанок в природе практически не изучено, в неволе зверьки размножаются с апреля по ноябрь, принося до трех выводков в год. В отличие от песчанок рода *Meriones*, для которых характерны прочные связи между партнерами, зачастую описываемые как «моногамные», жирнохвостые песчанки успешно спариваются даже с незнакомыми конспецификами (Donnelly, Quimby, 2002). Беременность длится 19-22 дня, число детенышей варьирует от 1 до 7 (в среднем 3,1). Детеныши начинают активно передвигаться в возрасте двух недель, твердую пищу пробуют в возрасте 21 дня, лактация продолжается до 28 дня (Felt et al., 2008). И самцы, и самки достигают половой зрелости в возрасте 8 недель (Felt et al., 2012).

Тувинская полевка *Alticola tuvinicus* (Ognev, 1950)

Распространена в каменистых биотопах степных, высокогорно-степных, альпийских и субальпийских ландшафтов северной части Монгольского Алтая, на хребтах Восточный Тану-Ола и Академика Обручева, в северном Прихубсугулье и в Кузнецком Алатау (Млекопитающие России..., 2012; Литвинов и др., 2014). Вид населяет остепненные биотопы низкогорий (400–800 м) с выходами сланцевых скальных пород, а также крупноглыбчатые осыпи с кустарниковыми зарослями (Литвинов и др., 2014).

Зеленоядный вид, питающийся различными частями травянистых растений (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов, 1999). С начала интенсивной вегетации делает запасы, собирая и подсушивая разнообразные травянистые растения, которые

располагает в естественных пустотах под камнями, в трещинах, щелях (Литвинов и др., 2014).

Активность полифазная: в зимнее время почти исключительно подснежная, в тёплое время встречается преимущественно в светлое время суток (Громов, Ербаева, 1995). Ведет семейно-колониальный образ жизни (Задубровский и др., 2017), семьи состоят из одного взрослого самца, одной-двух самок и их разновозрастного потомства (Лопатина и др., 2017). Гнезда строит в пустотах между камнями и в скальных трещинах из растительных остатков, шерсти, мелких камешков, скрепляя строительный материал пометом. Данные о размножении этого вида в природных условиях немногочисленны и скудны. В виварных условиях размножение зверьков происходит с апреля по октябрь. Число выводков в году варьирует от 1 до 8 (чаще 3), беременность длится 23 дня, число детенышей в помете варьирует от 3 до 8 (в среднем 3,6). В заботе о потомстве принимают участие оба родителя: самцы согревают детенышей в отсутствие самки, чистят гнездо, приносят пищу и защищают в случае опасности. Молодые полевки начинают покидать гнездо в возрасте 16-17 дней, впервые пробуют твердую пищу уже с 11 дня, и до 18 дня питаются молоком. Половой зрелости молодые животные достигают только в апреле-начале мая следующего года (Лопатина и др., 2017).

Плоскочерепная полевка, или полевка Стрельцова *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1989)

Распространена в сухих и каменистых биотопах центрального и восточного Казахстана, северо-западной Монголии, Алтая и Тувы, заходит в северо-западный Китай (Млекопитающие Казахстана, 1978; Млекопитающие России..., 2012). Населяет каменистые участки (россыпи и скалы) на высотах от 400 до 3000 м над уровнем моря (Громов, Ербаева, 1995). Основным фактором, определяющим размещение и плотность поселений, является наличие каменистых убежищ. Предпочтения отдаются коренным породам, «останцам» с большим количеством

горизонтальных трещин и пустот, а также крупнокаменистым россыпям (Шубин, 1959; Капитонов, Кадырбаев, 1972)

Зеленоядный вид: питается зелеными частями различных травянистых растений (лапчатки, злаки) и полукустарничков (полыни), семенами. Примесь животных кормов в рационе невелика, но наблюдается постоянно (Громов, Ербаева, 1995); в поселениях плоскочерепной полевки обнаруживали остатки съеденных бабочек, стрекоз, жуков, саранчовых, моллюсков, реже – мумий рептилий, птиц, млекопитающих со следами резцов грызунов (Капитонов, 1965). Летом и осенью собирает значительные запасы специально просушенного сена, пряча его в трещины, ниши и под камни (Млекопитающие фауны СССР, 1963). У этого вида чрезвычайно развит инстинкт собирания запасов, а также привычка складывать на территории колонии кучи мелких камешков, костей и других предметов. Отмечена также привычка заделывать трещины и щели в скалах и россыпях смесью из земли и мелких камешков, скрепленных собственным пометом и мочой (Млекопитающие фауны СССР, 1963).

Длительные паузы в прерывистой круглосуточной активности приходится на жаркое время суток и дождливые дни (Громов, Ербаева, 1995). Наиболее активны, по разным данным, в ночное и сумеречное время суток (Афанасьев др., 1953) или в светлые часы (Млекопитающие фауны СССР, 1963). Ведет семейно-колониальный образ жизни (Задубровский и др., 2017), семьи состоят из взрослой размножающейся пары и разновозрастного потомства (Nadachowski, Mead, 1999). Гнезда устраивает в пустотах между камнями и узких трещинах (Млекопитающие фауны СССР, 1963), перед входом в жилище полевки зверьки часто собирают большие кучи из щебня (Грызуны фауны СССР, 1952), перетаскивая в зубах камни до 15 г весом (Громов, Ербаева, 1995). Размножение в различных частях ареала начинается с начала марта – начала июня (Громов, Ербаева, 1995), в год зверьки приносят 1-3 выводка (Грызуны фауны СССР, 1952; Литвинов и др., 2013), беременность длится 20 дней, в каждом выводке 4-13 детенышей. В заботе о потомстве принимают участие оба родителя. Молодые полевки покидают гнездо

в возрасте 16-20 дней, пробуют твердую пищу в возрасте 12 дней, питаются молоком до 15-16 дня (Nadachowski, Mead, 1999). Половой зрелости молодые животные достигают весной следующего года (Задубровский и др., 2017).

Ольхонская полевка *Alticola olchonensis* (Litvinov, 1960)

Долгое время рассматривалась как подвид серебристой (*Alticola argentatus*; Литвинов, 1982) или тувинской полевки (Млекопитающие России, 2012), однако последние генетические исследования (Bodrov et al., 2016) подтвердили выделение ольхонской полевки в качестве отдельного вида.

Распространена на о-вах Ольхон, Хубын, Борокчин (Ольтрек), Огой, Замогой (Зумугой) и Малый Тойнак в Малом Море оз. Байкал, а также в Тажеранской степи, непосредственно примыкающей к озеру (Литвинов, 2007; Млекопитающие России, 2012). Преимущественно населяет участки горной степи с нагромождениями камней, но также встречается в редких сосновых лесах; предполагается, что определяющим фактором в расселении этого вида является наличие подходящих каменистых убежищ, тогда как условия, в которых они встречаются, для полевки довольно безразличны. В отличие от других видов скальных полевок, высота местообитания ольхонской полевки невелика, и в некоторых местах ее поселения могут располагаться у самой кромки озерной воды (Литвинов, 1982).

Зеленоядный вид: в состав рациона входит более тридцати видов местных травянистых растений, среди которых чаще всего встречаются массовые виды – остролодочник байкальский, горноколосник колючий, прострел Турчанинова (Литвинов, 1960). В течение всего вегетативного периода запасает зеленый корм, вес которого может достигать 2600 г; срезанные и подсушенные растения зверьки прячут в убежищах, щелях, под и между камнями. Часто в запасах полевок обнаруживали хитин жуков и саранчовых; предполагается, что насекомых зверьки съедали сразу после добычи, тогда как запасали только их остатки (Литвинов, 1982).

Активность прерывистая круглосуточная; наиболее активны зверьки в утренние и вечерние часы вплоть до наступления темноты, тогда как днем активны крайне редко (Литвинов, 1960). Отмечена довольно низкая подвижность вида: большинство исследованных в естественных условиях зверьков за сутки проходит не более 20 м, а две трети из них – всего около 10 метров, при этом перемещаются они исключительно в пределах участков скального грунта (Литвинов, 2007). Селится в нагромождениях камней, на выходах коренных пород, в останцах и скалах; растительность в местах ее обитания обычно не образует сплошного покрова, но приурочена к отдельным ровным участкам или пробивается между камнями. Обычно зверек занимает горизонтальные трещины скал, часто сооружает стенки из мелких камней, скрепленных пометом, которые закрывают широкие горизонтальные щели между крупными камнями. Шарообразное гнездо сооружает из различных мягких материалов, таких как овечья шерсть или опахала птичьих перьев (Литвинов, 1982). Зверек ведет семейный образ жизни, семьи состоят из взрослой размножающейся пары и их разновозрастного потомства. В естественных условиях самая ранняя беременность отмечена 15 апреля (Литвинов, 2007), в виварных условиях размножение длится с мая по октябрь, число выводков варьирует от 1 до 6 (чаще 1-2), беременность длится 23 дня (Лопатина, устное сообщение), в каждом выводке 2-8 детенышей (в среднем 4,8) (Литвинов, 2007). В заботе о потомстве принимают участие оба родителя. Молодые полевки начинают покидать гнездо в возрасте 16-17 дней, впервые пробуют твердую пищу с 11 дня, до 18 дня питаются молоком. Половой зрелости молодые животные достигают весной следующего года (Лопатина, устное сообщение).

2.3 Содержание животных в лаборатории и процедура тестирования

Когтистые песчанки содержались семейными группами в прозрачных контейнерах 135х70х50 см и 69х42х44 см. Жирнохвостые песчанки содержались парами или поодиночке в клетках 40х30х20 см. Ольхонские, плоскочерепные и

тувинские полевки содержались парами или семейными группами в клетках Ferplast Mini Duna Multy 55x39x27 см. В качестве подстилки использовалась древесная стружка. В виварии соблюдался 16:8 часовой световой цикл (light:dark cycle). Животные имели неограниченный доступ к воде и корму: зерносмеси, овощам и фруктам, в летнее время скальные полевки получали свежее разнотравье, в зимнее – кормовое сено. Жирнохвостые песчанки раз в неделю получали до четырех куколок большого мучного хрущака. Кормление грызунов производилось раз в двое суток.

Все эксперименты проведены с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 12000-№ 496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

Для исследования спонтанного проявления охотничьего поведения мы применили схему, ставшую стандартной (Левенец и др., 2016а, 2016б; Reznikova et al., 2019). В качестве подвижной добычи животным предлагали имаго и нимф старших возрастов мраморных (*Nauphoeta cinerea* Olivier 1789), средняя длина тела 27.93 ± 0.40 мм, и туркменских (*Shelfordella lateralis* Walker 1868) тараканов, средняя длина тела 26.45 ± 0.50 мм. В качестве малоподвижной добычи использовались личинки старших возрастов большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758), средняя длина тела $25,21 \pm 0,24$ мм. Эксперименты с подвижной добычей были проведены для всех животных, с малоподвижной – для 24 когтистых песчанок, 39 тувинских полевок и 12 плоскочерепных полевок.

Животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену размером 45×45×50 см для взрослых когтистых песчанок и скальных полевок, 30×30×35 см 30×30×35 см для жирнохвостых песчанок и неполовозрелых когтистых песчанок и скальных полевок. После пятиминутной передержки животному предъявляли добычу (аккуратно сбрасывали в арену сверху). Поведение зверьков на арене фиксировали с помощью видеокамер Sony Handycam DCR-SR68 и HDR–AS200V (25 кадров/с). Наблюдения длились до начала поедания добычи или, если

животное не охотилось, прекращались спустя 10 минут. После окончания теста животное возвращалось в домашнюю клетку, арена протиралась 70%-ным этиловым спиртом. Животных тестировали один раз в сутки 10 дней подряд (с двухдневным перерывом после 5-го дня).

2.4 Анализ поведения

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 считалось активное взаимодействие с добычей (преследование с последующим захватом насекомого зубами или лапами), окончанием – ключевой или дополнительный элемент поведения, предшествующий либо поеданию добычи, либо прекращению манипуляций с ней. Полученные последовательности элементов переносили, разделяя пробелами, в «суммарные» текстовые файлы в формате (.txt).

Для построения схемы стереотипа на основе «суммарных» текстовых файлов рассчитывались матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому (Марковский процесс первого порядка) (Casarrubea et al., 2008). Матрица размера $m \times m$ позволяет отразить связанность последующего элемента поведения с предшествующим, 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 -й строки. На основании полученных матриц выделяются схемы охотничьих стереотипов, в которых отражены порядок совершения элементов поведения и вероятности перехода от одного элемента к другому (их связанность). На основании полученных матриц были построены схемы охотничьих стереотипов, в которых показан порядок совершения элементов поведения и вероятность перехода от одного элемента к другому. 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 (Casarrubea 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, количестве 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.

Статистические сравнения состава различных типов элементов поведения в полученных стереотипах проводили с помощью точного теста Фишера с поправкой Бонферрони. Для сравнения количества элементов поведения в стереотипах применялся Н-критерий Краскела-Уоллиса; при сравнении представлены медиана, первый и третий квартили (Me; Q1 – Q3).

Сложность поведенческих последовательностей успешных охот оценивалась с помощью метода анализа «биологических текстов» на основе идей Колмогоровской сложности (Ryabko et al., 2013; 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 нами 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. 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; 2) сложность каждого фрагмента определяется как $K(x_1...x_t) = |\Phi(x_1...x_t)| / t$, где Φ – архиватор, а $|\Phi(x_1...x_t)|$ – длина сжатого архиватором фрагмента последовательности; 3) с помощью критерия Манна-Уитни проверяется гипотеза

H_0 (между уровнем сложности в рассматриваемых выборках нет существенного различия), против гипотезы H_1 (уровень сложности в рассматриваемых выборках существенно различается).

«Суммарные» текстовые файлы, содержащие в себе записанные через пробел поведенческие последовательности охотничьих стереотипов для каждого вида, с помощью специальной программы нарезались на фрагменты, размером 300 байт. 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 этого 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 ГРЫЗУНОВ НА ПОДВИЖНЫХ НАСЕКОМЫХ

3.1. Охота на подвижную и малоподвижную добычу

При предъявлении подвижной добычи (таракана) охотничье поведение продемонстрировали 37 из 61 (60,7%) когтистых песчанок, 21 (100%) жирнохвостая песчанка, 71 из 104 (68,3%) ольхонских полевок, 36 из 52 (69,2%) плоскочерепных полевок и 42 из 52 (80,8%) тувинских полевок (рис. 1).

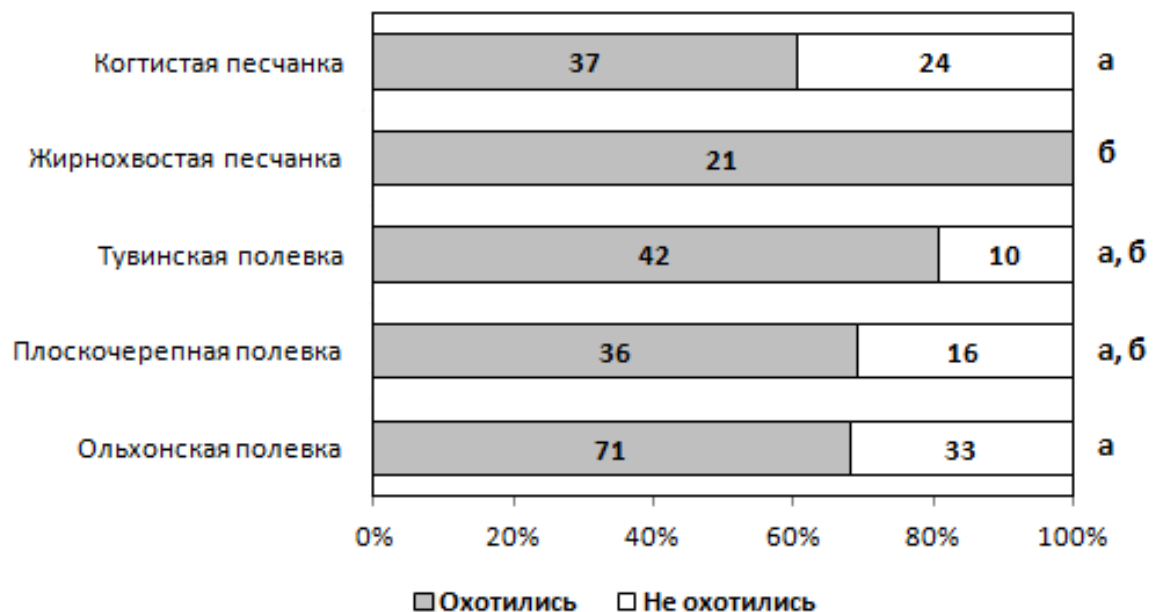


Рисунок 1 – Количество животных, охотившихся и не охотившихся на подвижную добычу. Данные, отмеченные буквами **а** и **б**, достоверно различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0.002$).

При предъявлении малоподвижной добычи (личинки мучного хрущака), охотничье поведение продемонстрировали 18 из 24 (75%) когтистых песчанок, 39 из 39 (100%) тувинских полевок и 12 из 12 (100%) плоскочерепных полевок. Достоверных различий по долям охотящихся животных выявлено не было. Шесть когтистых песчанок не охотились ни на таракана, ни на личинку.

Межполовых и возрастных различий (между неполовозрелыми и половозрелыми животными) в долях охотившихся и не охотившихся особей не выявлено.

3.2. Успешность охоты на подвижную и малоподвижную добычу

Успешность охоты оценивалась как соотношение охот, закончившихся поимкой добычи, и охот, в которых добыча была упущена. Доля успешных охот на подвижную добычу у когтистых песчанок составила 60,2% (133 из 221 охот), у жирнохвостых песчанок – 68,2% (75 из 110), у ольхонских полевок – 75,4% (435 из 577), у плоскочерепных полевок – 58,8% (151 из 257) и 52,2% у тувинских полевок (175 из 335) (рис. 2).

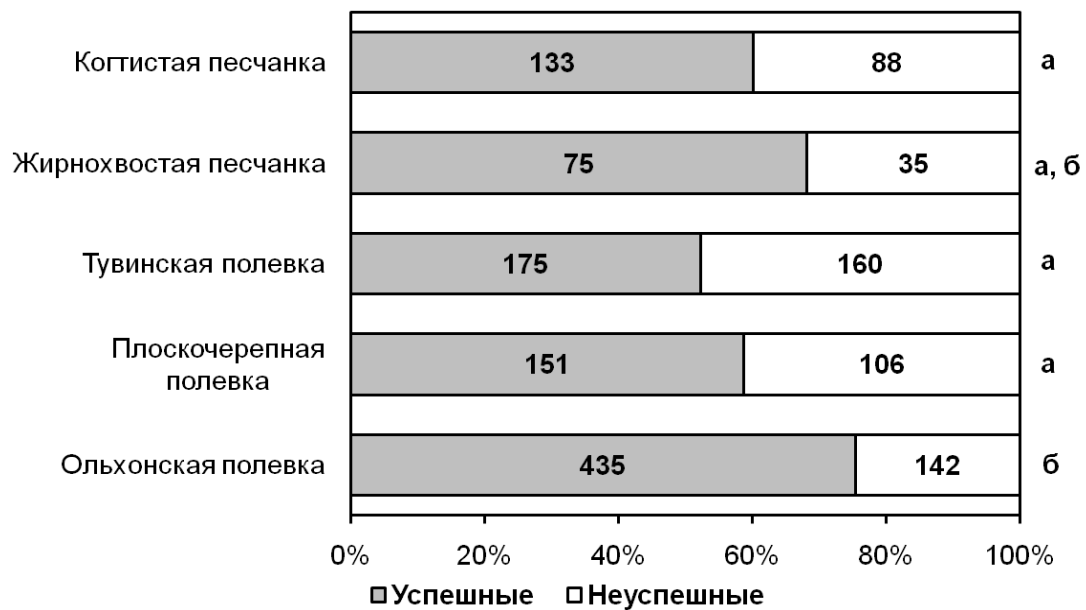


Рисунок 2 – Количество успешных и неуспешных актов охоты на подвижную добычу у исследованных видов. Данные, отмеченные одинаковыми буквами **а** и **б**, не различаются (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,002$).

При охоте на малоподвижную добычу доля успешных охот у когтистых песчанок составила 89,0% (130 из 146 охот), у тувинских полевок – 96,3% (207 из 215 охот), у плоскочерепных полевок – 93,0% (53 из 57 охот). Достоверных различий по успешности проявляемого охотничьего поведения выявлено не было.

Межполовых и возрастных различий в долях успешных и неуспешных охот не выявлено.

Таким образом, у четырех из пяти видов при предъявлении подвижной добычи охотничье поведение проявлялось факультативно, т.е. не у всех особей, а у жирнохвостой песчанки – облигатно. При предъявлении малоподвижной добычи трем видам охотничье поведение проявлялось факультативно у когтистых песчанок и облигатно – у тувинских и плоскочерепных полевок. Все охотящиеся особи показали высокий уровень успешности охоты. У наивных по отношению к насекомым животных стереотип проявлялся по принципу «все и сразу», что говорит о его врожденном характере.

ГЛАВА 4. ОРГАНИЗАЦИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

4.1. Элементы охотничьего поведения грызунов

Элементы охотничьего поведения в стереотипах исследованных видов грызунов оказались одинаковыми, а их состав оказался в целом таким же, как у ранее исследованных видов (Левенец, 2017; Резникова и др., 2021). Элементы поведения, связанные с захватом добычи (атакой) – «захват зубами» – укус (W) и «захват лапами» (E) – были объединены в группу *ключевых*: без них успешная охота невозможна. Интервал между этими элементами (независимо от порядка их совершения) во время атаки составляет у всех исследованных видов доли секунды (табл. 2), что говорит о стремительности и целенаправленности атак у всех охотящихся зверьков.

Таблица 2 – Интервал между элементами «захват зубами» (W) и «захват лапами» (E) в стереотипах исследованных видов (в секундах). Представлены медиана, минимальное и максимальное значение.

Вид	<i>Me</i>	<i>min</i>	<i>max</i>
Когтистая песчанка	0.24	0.02	0.96
Жирнохвостая песчанка	0.24	0.04	0.88
Ольхонская полевка	0.20	0.04	0.92
Плоскочерепная полевка	0.20	0.04	0.60
Тувинская полевка	0.20	0.02	0.88

Захват лапами (E) присутствовал во всех успешных стереотипах у исследуемых видов. В неуспешных стереотипах этот элемент присутствовал не во всех стереотипах. Чаще всего он отсутствовал у ольхонской и плоскочерепной полевок, реже у тувинской полевки, и никогда у обоих видов песчанок. Захват зубами (W) присутствовал во всех успешных стереотипах полевок, но не песчанок. У песчанок этот элемент мог отсутствовать как в успешных, так и в неуспешных стереотипах. Доля успешных стереотипов охоты на подвижную добычу, в которых отсутствовал захват лапами, составляет 12,0% у когтистых

песчанок и 22,7% у жирнохвостых, а при охоте на малоподвижную – 4,6% у когтистых песчанок (см. таб. 6 и 7). Таким образом, элемент «захват зубами» не критичен для охотничьего стереотипа песчанок, и ключевым для них является только захват лапами.

Остальные элементы поведения присутствовали не во всех стереотипах. *Дополнительные* элементы связаны с приготовлением к охоте и обработкой добычи: преследование добычи спокойным шагом (S) или бегом (Q), принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват добычи (R) и откусывание конечностей добычи (H). *Шумовые* элементы не влияют на совершение стереотипа: замирание (C), поворот на 90° (V), поворот на 180° (B), поворот головы (F), стойка с опорой (Y), стойка без опоры (I), движение назад (U), чистка (X) и прыжок (J). У некоторых видов в стереотипах присутствовали не все элементы: например, жирнохвостые песчанки никогда не переносили добычу в зубах.

4.2. Соотношение элементов поведения в успешных и неуспешных стереотипах охоты на подвижную добычу

Для того чтобы составить представление о том, как исследованные виды взаимодействуют с добычей, было проведено сравнение долей ключевых, дополнительных и шумовых элементов в охотничьих стереотипах. Больше всего ключевых элементов в успешных стереотипах зафиксировано у песчанок: доля ключевых элементов в стереотипах когтистых песчанок достоверно ниже, чем у скальных полевок, а у жирнохвостых песчанок – чем у плоскочерепных и ольхонских полевок. Меньше всего дополнительных элементов было в стереотипах ольхонских полевок. Шумовых элементов больше всего было в стереотипах когтистых песчанок. Доля шумовых элементов у когтистой песчанки была достоверно выше, чем у жирнохвостой песчанки, тувинской и плоскочерепной полевок, а доля шумовых элементов у ольхонской полевки была

достоверно выше, чем у плоскочерепной и тувинской полевок (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,001$ для всех случаев) (рис. 3).

В неуспешных стереотипах доля ключевых элементов у когтистой песчанки достоверно ниже, чем у скальных полевок. Дополнительных элементов у когтистой песчанки меньше, чем у ольхонской и плоскочерепной полевок, а у жирнохвостой песчанки больше, чем у плоскочерепной полевки. Доля шумовых элементов у когтистой песчанки выше, чем у жирнохвостой песчанки и ольхонской полевки ($p < 0,001$ для всех случаев) (рис. 4).

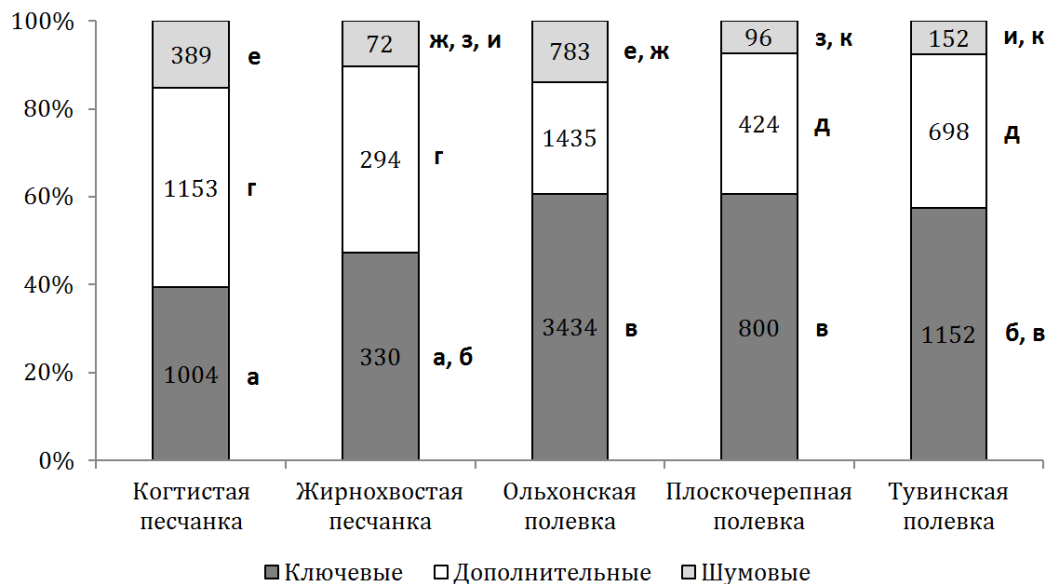


Рисунок 3 – Соотношение различных типов элементов поведения в успешных охотничьих стереотипах. Буквами обозначено отсутствие различий между долями ключевых (а–в), дополнительных (г, д), шумовых (е–к) элементов (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,002$).

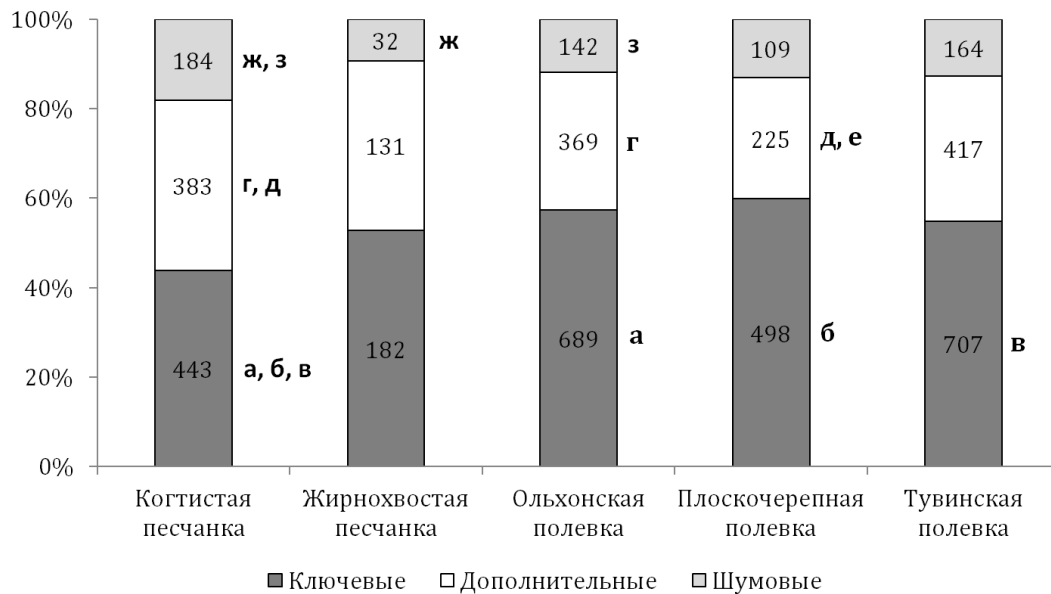


Рисунок 4 – Соотношение различных типов элементов поведения в неуспешных охотничьих стереотипах. Буквами обозначено отсутствие различий между долями ключевых (а–в), дополнительных (г–е), шумовых (ж, з) элементов (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,002$).

По соотношению долей ключевых, дополнительных и шумовых элементов охотничьи стереотипы песчанок схожи с ранее исследованными серыми крысами – хищниками-генералистами с неспециализированным охотничьим стереотипом. Скальные полевки в этом отношении больше напоминают эврифагов хомячков Кэмпбелла, чей стереотип более специализирован (Левенец, 2017, Левенец и др., 2019). Можно предположить, что охотничий стереотип песчанок является более гибким и подходящим для успешной поимки различных насекомых, тогда как скальные полевки ведут себя более стереотипно и лаконично.

Достоверных различий по соотношениям групп элементов в успешных и неуспешных стереотипах исследованных видов грызунов не выявлено.

Для того чтобы понять, каким образом грызуны повреждают добычу во время атаки, была исследована повторяемость элемента поведения «укус» (W). Чаще всего животные, укусив насекомое, сразу захватывали его в передние лапы, но в некоторых случаях они наносили два и более укусов подряд, повреждая

добычу. Вся совокупность элементов «укус» в успешных и неуспешных стереотипах была разделена на 3 группы: одиночные, двойные (два последовательно совершаемых укуса) и множественные (3 и более укусов подряд) (таб. 3).

Таблица 3 – Количество элементов поведения «укус» на один охотничий стереотип; представлены медиана, первый и третий квартили (Me; Q1 – Q3)

Вид	Одиночных укусов в одном стереотипе		Двойных укусов в одном стереотипе		Множественных укусов в одном стереотипе	
	Успешном	Неуспешном	Успешном	Неуспешном	Успешном	Неуспешном
Когтистая песчанка	1 (1–3)	0 (0–1)	0 (0–0)	0 (0–0)	0 (0–0)	0 (0–0)
Жирнохвостая песчанка	1 (1–2)	0 (0–3)	0 (0–0)	0 (0–0)	0 (0–0)	0 (0–0)
Ольхонская полевка	2 (1–4)	1 (0–2)	0 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–1)
Плоскочерепная полевка	2 (1–3)	1 (1–2)	0 (0–0)	0 (0–1)	0 (0–0)	0 (0–0)
Тувинская полевка	1 (1–2)	1 (1–2)	0 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–0)	0 (0–0)

Различий между успешными и неуспешными стереотипами по способу повреждения добычи не выявлено. Достоверных различий по количеству одиночных, двойных и множественных укусов между исследованными видами не выявлено (критерий Краскела-Уоллиса с поправкой Бонферрони, NS для всех случаев).

В стереотипах всех исследованных видов одиночных укусов было больше, чем двойных и множественных (критерий Краскела-Уоллиса с поправкой Бонферрони, $p > 0,002$ для всех случаев). В этом отношении скальные полевки отличаются от ранее исследованных узкочерепных полевок, которые повреждают добычу серией множественных укусов – «искусывают насмерть» (Левенец, 2017; Пантелеева и др., 2019), что с точки зрения эволюции охотничьего поведения

считается более примитивным признаком (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Конечно, одиночные укусы скальных полевок отличаются от «смертельного укуса» специализированных хищников (например, кошачьих), который фигурирует в схеме, предложенной Дж. Эйзенбергом и П. Лейхаузенем, и нельзя с уверенностью говорить о «более продвинутом» характере атаки у скальных полевок, но эта особенность данной группы видов кажется примечательной.

4.3. Схемы стереотипов при охоты подвижную и малоподвижную добычу

У всех исследованных видов охотничий стереотип чаще всего начинался со сближения с добычей спокойным шагом (S) или бегом (Q), исключение составляли случаи, когда добыча (в том числе и личинка хрущака) сама приближалась к охотнику – в таком случае стереотип мог начаться без фазы преследования. Затем могло следовать принюхивание (D). Далее начиналась фаза атаки добычи: в случае охоты на подвижную добычу песчанки чаще всего захватывали добычу передними лапами (E), полевки – зубами (W); в случае охоты на малоподвижную добычу и песчанки, и полевки чаще всего захватывали добычу зубами (W). Было зафиксировано по одной попытке тувинских полевок захватить добычу передними лапами; обе закончились неудачей (см. таб. 6 и 7). У всех исследованных видов, вне зависимости от порядка совершения, в большинстве случаев атака добычи состояла из двух элементов – «укуса» и «захвата лапами». У песчанок атака могла состоять только из «захвата лапами». В одном охотничьем стереотипе одна за другой могли следовать несколько атак. Если последняя атака приводила к поимке добычи, такой стереотип мы считаем 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 захватывало добычу лапами (E) или, в случае скальных полевок, опускало ее на пол в углу арены (элемент «складирование» – «Z»). После фазы атаки животное могло перейти к

фазе манипулирования добычей: перехватывать добычу (R) и откусывать конечности (H). У песчанок, если атака начиналась с захвата лапами (E) животное могло сразу перейти к фазе манипулирования добычей или к ее поеданию (рис. 5 и 6). Иногда животные бросали обездвиженную добычу, чаще всего это наблюдалось у жирнохвостых песчанок – в 50 случаях из 75, или в 66,7 % всех охот на подвижную добычу.

Принципиальные схемы успешных и неуспешных охот совпадают. 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.

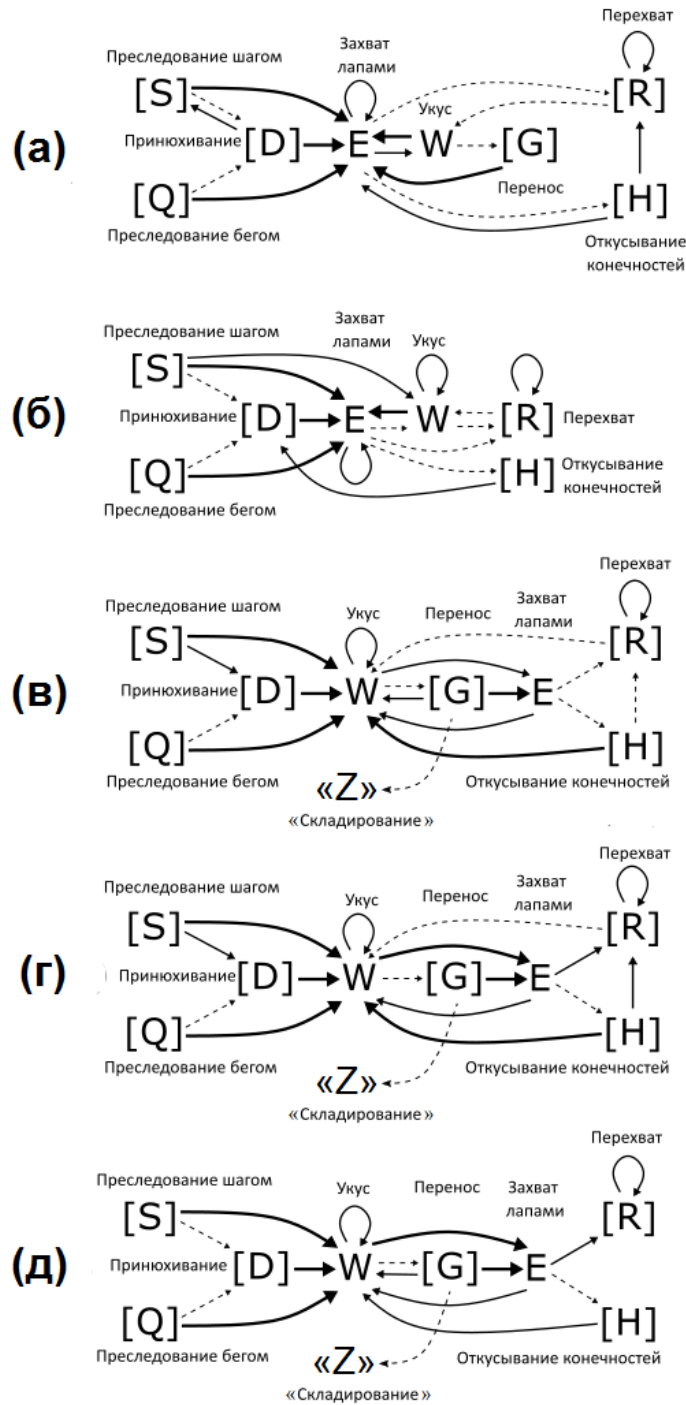


Рисунок 5 – Схемы успешного стереотипа охоты на подвижную добычу (а) когтистой песчанки, (б) жирнохвостой песчанки, (в) ольхонской полевки, (г) плоскочерепной полевки, (д) тувинской полевки. На схемах пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами (вероятность перехода между элементами $p < 0,2$). Сплошной линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Сплошной жирной линией обозначены высокоустойчивые

связи ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы, в кавычках указано «складирование», не относящееся к охотничьему поведению.

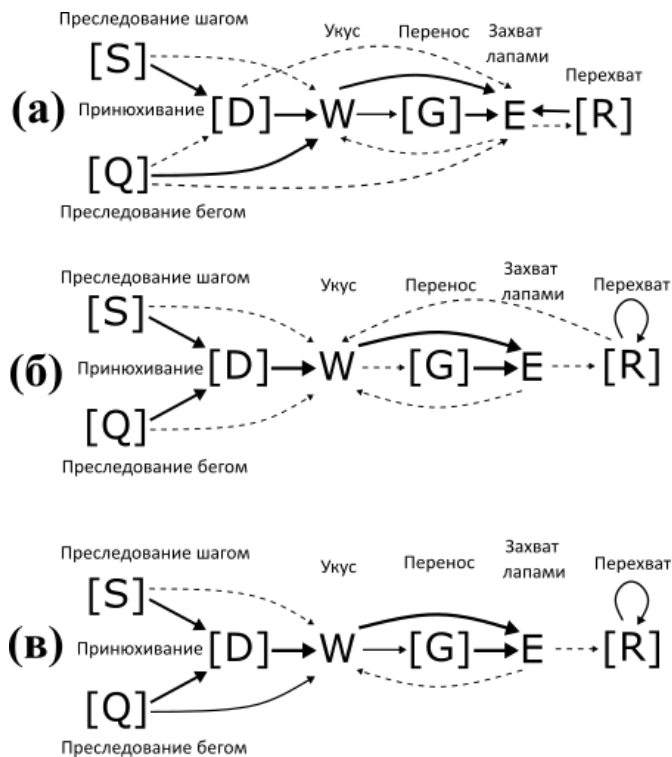


Рисунок 6 – Схемы успешного стереотипа охоты на малоподвижную добычу (а) когтистой песчанки, (б) тувинской полевки и (в) плоскочерепной полевки. На схемах пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами (вероятность перехода между элементами $p < 0,2$). Сплошной линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Сплошной жирной линией обозначены высокоустойчивые связи ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы.

Скальные полевки, поймав добычу, могли как приступить к поеданию, так и отнести пойманное насекомое в угол арены и опустить на пол. Такое поведение рассматривалось как «складирование»: характерно, что при этом зверьки подталкивали добычу носом, как бы «прикапывая» ее. Всего было отмечено 60 охот, закончившихся «складированием» добычи: 1 случай (3% от всех охот) у плоскочерепной полевки, 10 случаев (5%) у ольхонской полевки и 49 случаев (22%) у тувинской полевки. Захватывая добычу зубами, скальные полевки

наносили ей лишь незначительные повреждения: спустя какое-то время таракан мог покинуть угол арены, в котором его оставили, и оказаться «запасенным» повторно. В 26 случаях тувинские полевки ($n = 6$) возвращали добычу в угол арены: в восьми случаях 1 раз, в двух случаях 2 раза, в трех случаях 3 раза, в одном случае 6 раз. В некоторых случаях ($n = 27$) случаях тувинские полевки ($n = 7$) брали добычу в зубы и сразу, без каких-либо манипуляций, переносили в угол арены, где опускали на пол.

Стоит отметить, что подобное поведение наблюдалось ранее у хищных грызунов: кузнечиковые хомячки запасали пойманных сверчков как в естественных, так и в лабораторных условиях (Langley, 1991). У не хищных грызунов запасание живых насекомых отмечается впервые.

Можно предположить, что «складирование» насекомых у скальных полевок связано с запасанием травы и сушкой ее в стожках (Литвинов и др., 2013). При «складировании» тараканов полевки совершают ту же последовательность действий. «Складировали» добычу не только взрослые животные, но и детеныши в возрасте 30-35 дней: именно в этом возрасте у молодых скальных полевок формируется стереотип запасаения зеленого корма (Лопатина и др., 2017). Примечательно однако, что хотя запасают и сушат траву в природе все три вида скальных полевок, «складирование» живых насекомых оказалось характерным в основном для тувинской полевки: в экспериментальной арене добычу «складировали» 13 из 52 животных, а у остальных двух видов отмечены лишь единичные случаи. «Складирование» можно рассматривать как элемент запасающего поведения, не относящийся к охоте и «вклинивающийся» в охотничий стереотип, причем это «вклинивание» носит в значительной степени видоспецифический характер.

4.4. 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 полевок на подвижную и малоподвижную добычу оказались схожи: после захвата добычи зубами животные с высокой вероятностью захватывали добычу передними лапами (вероятность перехода $p > 0,5$ для всех случаев), после чего могли приступить к манипулированию добычей, перехватывая ее ($0,2 < p < 0,5$ в случае охоты на подвижную добычу, $p < 0,2$ в случае охоты на малоподвижную добычу). При охоте на подвижную добычу наблюдалась устойчивая повторяемость циклических перехватов ($0,2 < p < 0,5$).

Атакуя добычу, скальные полёвки в основном наносили ей одиночные укусы. У тувинских и плоскочерепных полевок соотношение элементов «укус» и «захват лапами» в стереотипах охоты на подвижную добычу в среднем составляло 1:1, а у ольхонских полевок – 2:1 (таб. 4). Поскольку в стереотипах ольхонских полевок преобладают одиночные укусы, с минимальным количеством двойных и множественных укусов (таб. 3), можно предположить, что во время охоты эти животные менее эффективно захватывают добычу зубами, позволяя ей вырваться, после чего вынуждены преследовать насекомое и атаковать его повторно. Это предположение подтверждается несколько большим количеством атак после преследования (сочетаний элементов SW и QW) в стереотипах ольхонских полевок. На один стереотип у ольхонских полевок в среднем приходится 1,04 атаки после преследования, тогда как у тувинских полевок этот показатель равен 0,86, а у плоскочерепной полёвки – 0,75.

Таблица 4 – Среднее количество элементов «укус» и «захват лапами» в стереотипах скальных полевок. Приведены средние значения и стандартное отклонение.

Вид	Среднее количество элементов «укус» в стереотипе	Среднее количество элементов «захват лапами» в стереотипе
Ольхонская полевка	5,22±0,18	2,57±0,08
Плоскочерепная полевка	2,95±0,21	2,3±0,15
Тувинская полевка	2,86±0,17	1,93±0,09

Песчанки при охоте на подвижную добычу преимущественно начинают атаку добычи с захвата передними лапами: у обоих видов связи между элементами «преследование добычи шагом/бегом» и элементом «захват лапами» высокоустойчивы, $p > 0,5$ для всех случаев. Для жирнохвостой песчанки отмечена устойчивая связь между элементами «преследование добычи шагом» и «укус» ($0,2 < p < 0,5$). В стереотипах обоих видов песчанок наблюдается устойчивая повторяемость элемента «захват лапами» – два и более захватов подряд, например, ЕЕЕ ($0,2 < p < 0,5$). Связи между элементом «захват лапами» и элементами «перехват добычи» и «откусывание конечностей добычи» оставались неустойчивыми ($p < 0,2$).

При охоте на малоподвижную добычу в стереотипах когтистых песчанок наблюдалась высокоустойчивая связь между элементами «преследование добычи бегом» и «укус», а также между элементами «принюхивание» и «укус» ($p > 0,5$ для обоих случаев), тогда как связь между этими же элементами и «захватом лапами» оставалась малоустойчивой ($p < 0,2$ для обоих случаев).

Таким образом, тактики охоты скальных полевок на подвижную и малоподвижную добычу оказались схожи: захват зубами и повреждение добычи несколькими одиночными укусами, сопровождающимися манипуляциями с добычей лапами. Аналогичным образом повреждают добычу серая крыса

(Левенец, 2017), неспециализированный хищник-генералист, и всеядные эверсманновы хомячки (Левенец и др., 2019), обитающие в схожих со скальными полевками засушливых биотопах с дефицитом растительных пищевых ресурсов (Пантелеева и др., 2020).

Песчанки малоподвижную добычу в основном хватают зубами. Во время охоты на подвижное насекомое они преимущественно атакуют добычу с помощью лап, что говорит об эволюционной продвинутости их охотничьего стереотипа, в этом отношении близкого к стереотипу специализированных хищных грызунов – кузнечиковых хомячков (Langley, 1994). У жирнохвостой песчанки наблюдается склонность к более примитивному захвату добычи зубами, но количество таких атак существенно меньше, чем у ранее исследованных мохноногих и эверсманновых хомячков, у которых три четверти атак начиналась с укуса (Левенец и др., 2019).

В целом же, когтистые и жирнохвостые песчанки, в отличие от ранее исследованных видов не-хищных грызунов, таких как сирийские (Polsky, 1977, 1978), мохноногие и эверсманновы хомячки (Левенец и др., 2019), в большинстве случаев захватывают подвижную добычу передними лапами. Стоит отметить, что песчанки могут оперировать лапами, взаимодействуя с неподвижными объектами. При исследовании действий передних конечностей грызунов, которым предлагалось поднимать с пола неподвижные пищевые объекты – семена подсолнечника, кусочки яблок, гранулы корма для грызунов – поднимали семена подсолнуха зубами, а когтистые песчанки в большинстве случаев использовали лапы, а не зубы (47 случаев из 60). Захват зубами наблюдался только в тех случаях, когда семя находилось в углу экспериментальной арены и его было трудно схватить лапами (Whishaw et al., 1998). Однако личинку мучного хрущака в наших экспериментах когтистые песчанки чаще захватывали зубами, и только в 14,5% – лапами. Схожим образом вели себя ранее исследованные всеядные хомячки Кэмпбелла, которые при охоте на подвижную добычу в 25% случаев начинают атаку с захвата передними лапами: по отношению к малоподвижной

добыче сложно организованный охотничий стереотип хомячков становился более простым и коротким, а функция захвата полностью смещалась в сторону зубов. Все скальные полевки в наших экспериментах любую добычу, как подвижную, так и малоподвижную, захватывали только зубами. Так же ведет себя ранее исследованный насекомоядный вид – обыкновенная бурозубка: любую добычу она захватывает зубами (Левенец, 2017; Reznikova et al., 2017). Хищные кузнечиковые хомячки (*Onychomys leucogaster*) семя подсолнуха и личинку мучного хрущака захватывали зубами, а атаку на домового сверчка во всех случаях начинали с захвата лапами (Langley, 1994). Различия между реакцией на семечки у песчанок (Whishaw et al., 1998) и у хищных хомячков можно (Langley, 1994) объяснить дифференцированными действиями пальцев песчанок по отношению к мелким объектам.

Различные способы захвата подвижной и малоподвижной добычи отмечались у ряда специализированных хищных млекопитающих. Так, охотясь на живую крысу, многие мангустовые захватывают добычу лапами прежде, чем нанести ей смертельный укус, тогда как при контакте с улиткой белохвостый мангуст (*Ichneumia albicauda*) и сурикат (*Suricata suricatta*) хватают добычу пастью (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Африканские хорьки (*Ictonyx striatus*) – малоподвижную добычу (гусениц) подбирали пастью с субстрата, а более подвижных насекомых хватали и придерживали лапами (Rowe-Rowe, 1978). Двугребнехвостые сумчатые мыши (*Dasyuroides byrnei*) подвижную добычу (тараканов, лягушек, ящериц) прижимали к земле одной или двумя лапами, тогда как личинок мучного хрущака могли как хватать лапой, так и подбирать пастью (Hutson, 1975).

Таким образом, среди исследованных видов дифференциация реакций на подвижную и малоподвижную добычу наблюдается только у когтистой песчанки: именно по отношению к подвижным насекомым поведение песчанок, подобно специализированным хищникам, основано на действиях передних конечностей.

Скальные полевки любую добычу захватывают одинаково, используя при атаке только зубы.

4.5. Сравнение сложности успешных охотничьих стереотипов

Объем «суммарных» текстовых файлов, включающих в себя все полученные неуспешные стереотипы, был недостаточным для проведения анализа, поэтому сравнивалась сложность только успешных стереотипов.

Объем полученных данных представлен в таблице 5. Объем текстового файла с успешными стереотипами охоты плоскочерепных полевок на малоподвижную добычу (53 стереотипа, объем файла 323 байта) оказался недостаточным для проведения сравнения.

Таблица 5 – Количество зафиксированных успешных стереотипов, объем суммарного текстового файла и степень сжатия файлов у исследованных видов.

	Вид	Количество стереотипов	Объем файла, байт	Степень сжатия
Охота на подвижную добычу	Когтистая песчанка	133	2679	0,584
	Жирнохвостая песчанка	75	905	0,517
	Ольхонская полевка	435	6017	0,537
	Плоскочерепная полевка	151	1464	0,499
	Тувинская полевка	175	1613	0,510
Охота на малоподвижную добычу	Когтистая песчанка	130	946	0,432
	Тувинская полевка	207	1130	0,383

Из «суммарных» текстовых файлов с помощью специальной программы вырезались последовательности, которые переносили в отдельные текстовые файлы заданного объема – 300 байт. Со стереотипами охоты на подвижную добычу было получено 8 файлов для когтистой песчанки, 3 – для жирнохвостой песчанки, 19 – для ольхонской полевки, 4 – для плоскочерепной полевки и 5 – для тувинской полевки. Со стереотипами охоты на малоподвижную добычу было получено по 3 файла для когтистой песчанки и тувинской полевки.

Текстовые файлы, содержащие поведенческие последовательности охотничьих стереотипов когтистых песчанок, сжимались хуже (средняя степень сжатия 0,584), то есть обладали большей сложностью, чем стереотипы других исследованных видов грызунов (средняя степень сжатия 0,526) ($U_{\text{эмп}} = 3,5$, $U_{\text{кр}} = 56$, $p < 0,01$). Несколько хуже сжимались файлы, содержащие стереотипы ольхонских полевок, по сравнению с файлами, содержащими стереотипы плоскочерепных ($U_{\text{эмп}} = 8$, $U_{\text{кр}} = 9$, $p < 0,01$) и тувинских полевок ($U_{\text{эмп}} = 16$, $U_{\text{кр}} = 33$, $p < 0,05$). Различий между степенями сжатия файлов, содержащих стереотипы жирнохвостых песчанок, тувинских и плоскочерепных полевок, выявлено не было (рис. 7).

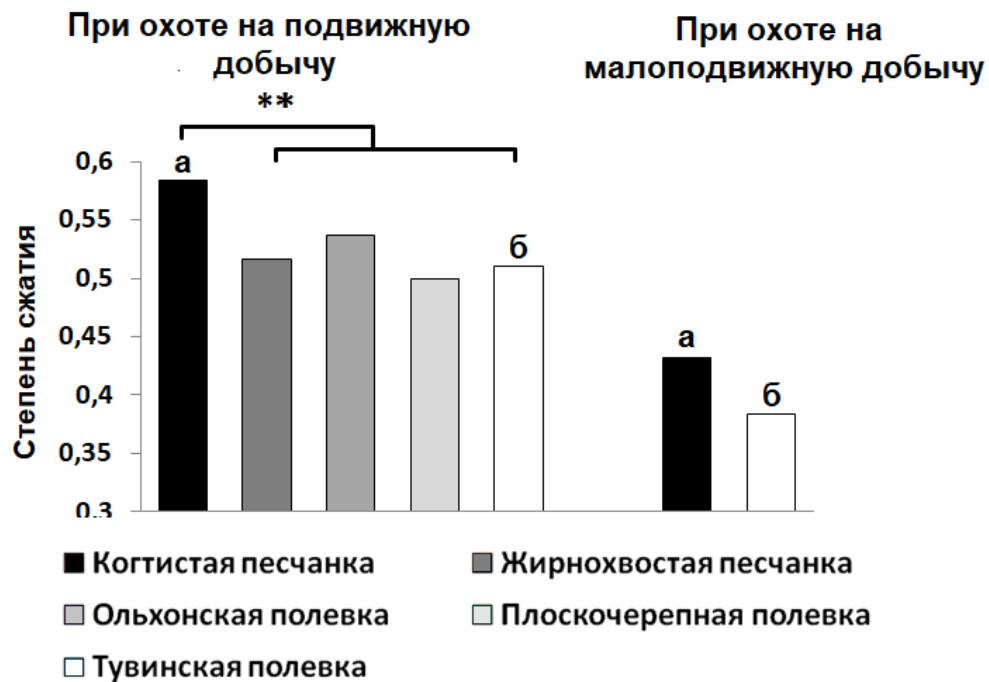


Рисунок 7 – Различия в степени сжатия файлов у разных видов. Данные, обозначенные буквами **а** и **б**, достоверно различаются. ** – критерий Манна-Уитни, $p < 0,01$.

Различий в степенях сжатия текстовых файлов, содержащих стереотипы охоты на малоподвижную добычу, выявлено не было ($U_{\text{эмп}} = 15$, $U_{\text{кр}} = 3$, $p > 0,05$), однако в сравнении с файлами, содержащими стереотипы охоты на подвижную добычу, и файлы когтистых песчанок ($U_{\text{эмп}} = 0$, $U_{\text{кр}} = 3$, $p < 0,05$), и файлы

тувинских полевков ($U_{\text{эмп}} = 0$, $U_{\text{кр}} = 1$, $p < 0,05$) сжимаются лучше, то есть обладают меньшей сложностью.

Таким образом, 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 полевков, различающихся типами питания, охотничье поведение оказалось более стереотипным и по сложности сопоставимым с ранее исследованным специализированным насекомоядным видом — обыкновенной бурозубкой (Reznikova et al., 2017, 2019).

ГЛАВА 5. ФРАГМЕНТИРОВАНИЕ ОХОТНИЧЬИХ СТЕРЕОТИПОВ ГРЫЗУНОВ

На основании содержания ключевых элементов все полученные стереотипы были разделены на «полные» – содержали все ключевые элементы, и «неполные» – в которых один ключевой элемент отсутствовал («выпадал»). Таким образом, охотничьи стереотипы могут быть «полные и успешные», «полные и неуспешные» и «неполные и неуспешные». Неполный стереотип не мог быть успешным, т.е. «неполных и успешных» стереотипов не было.

5.1. Проявление охотничьего стереотипа у исследованных видов

Мы исследовали, какие фрагменты стереотипов связаны с результативностью и успешностью охоты (Резникова и др., 2017). Сравнение результативности охоты у грызунов позволило разделить всех протестированных животных на три группы: «прирожденных охотников», которые успешно ловили насекомое при первой же встрече с ним, «не охотящихся» особей, которые совсем не интересовались подвижной добычей, и «не природенных охотников», которые ловили добычу, но не с первого раза, а после нескольких неудач.

Доли «прирожденных охотников» у исследованных видов не различались: от 36,5% у тувинских и плоскочерепных полевок до 57,1% у жирнохвостых песчанок. Доля «не-прирожденных охотников» у тувинских полевок была больше, чем у ольхонских полевок и когтистых песчанок, а доля «не-охотников» у когтистых песчанок и ольхонских полевок была больше, чем у жирнохвостых песчанок (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,0002$ для всех случаев) (рис. 8).

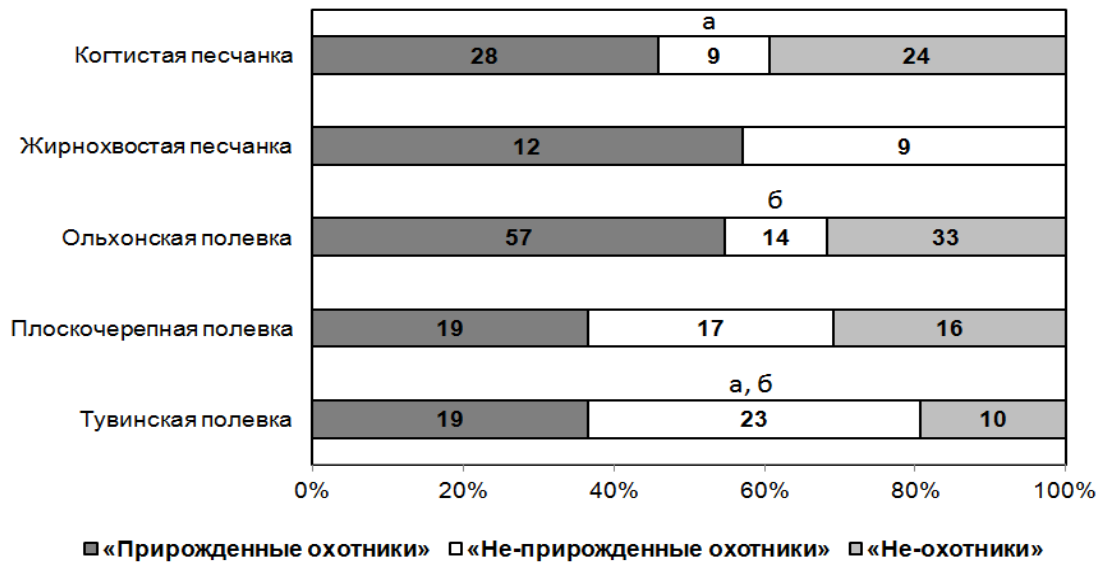


Рисунок 8 – Соотношение животных выделенных групп у исследованных видов при охоте на подвижную добычу. Различаются только доли «не-прирожденных охотников», обозначенные одинаковыми буквами **а** и **б** (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,0002$). У жирнохвостых песчанок «не-охотники» не выявлены.

Наибольшее количество «прирожденных охотников» было выявлено среди жирнохвостых песчанок и ольхонских полевок, для которых также было отмечено наибольшее количество успешных стереотипов (рис. 2). Доли «не-охотников» у исследованных видов, исключая жирнохвостую песчанку, не различались: около трети животных четырех видов ни разу не приступили к охоте. Повторные тестирования «не-охотников» у когтистых песчанок и ольхонских полевок (через 30, 60 и 90 дней у песчанок, через 60 дней и через год у полевок) не выявили охотящихся животных, что ставит под вопрос, но не исключает полностью возможность наличия у «не-охотников» поздно созревающего охотничьего стереотипа.

5.2. Выпадение ключевых элементов в успешных и неуспешных охотничьих стереотипах грызунов

Была рассмотрена встречаемость ключевых элементов в успешных и неуспешных стереотипах охоты на подвижную (таб. 6) и малоподвижную добычу (таб. 7).

Для охотничьего поведения песчанок элемент «захват зубами» оказался не ключевым, как следствие, стереотипы, в которых он отсутствовал, рассматривались как «полные», неполных стереотипов у песчанок не было. В неуспешных стереотипах когтистых песчанок захват зубами выпадал чаще, чем в стереотипах жирнохвостых песчанок (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, для всех случаев $p < 0.002$). В неуспешных стереотипах ольхонских и плоскочерепных полевок выпадение захвата зубами не отмечалось, а в стереотипах тувинских полевок было единичным (таб. 6, столбец 4).

При охоте на подвижную добычу у скальных полевок выпадение захвата добычи лапами (E) приводило к потере добычи. Выпадение захвата зубами (W) было отмечено только в одном неуспешном стереотипе у тувинской полевки, когда она совершила попытку захватить добычу лапами.

У песчанок отсутствие захвата зубами (W) не является критичным для успешности охоты. У жирнохвостой песчанки доли успешных и неуспешных стереотипов, в которых отсутствовал элемент «захват зубами», не различались (точный тест Фишера, $p = 0,635$). У когтистой песчанки неуспешных стереотипов, в которых отсутствовал укус, было больше, чем успешных (точный тест Фишера, $p < 0.00001$).

Таблица 6 – Доли стереотипов охоты на подвижную добычу с различным содержанием элементов «E» (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 стереотипов, в которых отсутствовал захват лапами (Е)		Доля стереотипов, в которых отсутствовал укус (W)		Доля атак, начинавшихся с укуса (W)	
	Успешные	Неуспешные	Успешные	Неуспешные	В полных	В неполных
Когтистая песчанка	0,0% ^a (0 из 133)	0,0% ^a (0 из 88)	12,0% ^a (16 из 133)	65,9% ^a (58 из 88)	14,6% ^a (48 из 329)	–
Жирнохвостая песчанка	0,0% ^a (0 из 75)	0,0% ^a (0 из 35)	22,7% ^a (17 из 75)	28,6% ^b (10 из 35)	18,7% ^a (25 из 134)	–
Ольхонская полевка	0,0% ^a (0 из 435)	44,4% ^b (63 из 142)	0,0% ^b (0 из 435)	0,0% ^b (0 из 142)	99,9% ^b (673 из 674)	100,0% ^a (107 из 107)
Плоскочерепная полевка	0,0% ^a (0 из 151)	31,1% ^b (33 из 106)	0,0% ^b (0 из 151)	0,0% ^b (0 из 106)	100,0% ^b (249 из 249)	100,0% ^a (31 из 31)
Тувинская полевка	0,0% ^a (0 из 175)	25,6% ^b (41 из 160)	0,0% ^b (0 из 175)	0,6% ^b (1 из 160)	99,4% ^b (343 из 345)	97,37% ^a (37 из 38)

При охоте на малоподвижную добычу только в одном случае (12,5% от всех стереотипов) тувинская полевка начала захватывать добычу сразу лапами, без захвата зубами, что привело к потере добычи.

При охоте на малоподвижную добычу укус у песчанок чаще выпадал в неуспешных стереотипах, чем в успешных (точный тест Фишера, $p < 0,01$ для обоих случаев). о время охоты на личинку мучного хрущака песчанки чаще захватывали добычу зубами (85,5%), а не лапами.

Таблица 7 – Доли стереотипов охоты на малоподвижную добычу с различным содержанием элементов «Е» (захват добычи передними лапами) и «W» (захват зубами). Данные, отмеченные одинаковыми буквами **a** и **b**, не различаются в каждом отдельном столбце (точный тест Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0,01$). «–» – неполных стереотипов у когтистых песчанок нет.

	Доля стереотипов, в которых отсутствовал захват лапами (Е)		Доля стереотипов, в которых отсутствовал укус (W)		Доля атак, начинавшихся с укуса (W)	
	Успешные	Неуспешные	Успешные	Неуспешные	В полных	В неполных
Когтистая песчанка	0,0% ^a (0 из 130)	0,0% ^a (0 из 16)	4,6% ^a (6 из 30)	56,25% ^a (9 из 16)	85,5% ^a (124 из 145)	–
Тувинская полевка	0,0% ^a (0 из 207)	37,5% ^{a, b} (3 из 8)	0,0% ^a (0 из 207)	12,5% ^a (1 из 8)	99,6% ^a (225 из 226)	66,7% ^a (2 из 3)
Плоскочерепная полевка	0,0% ^a (0 из 52)	60,0% ^b (3 из 5)	0,0% ^a (0 из 52)	0,0% ^a (0 из 5)	100,0% ^a (56 из 56)	100,0% ^a (3 из 3)

Поскольку в составе охотничьего поведения песчанок был выделен только один ключевой элемент – «захват добычи лапами» – неполных стереотипов у песчанок не было. При охоте на подвижную добычу 88,0% успешных стереотипов когтистых песчанок и 77,3% успешных стереотипов жирнохвостых песчанок содержали и «укус», и «захват лапами». Подобная ситуация сохранялась и при охоте на малоподвижную добычу, которая не могла активно избегать охотящегося

грызуна: 95,4% стереотипов успешной охоты когтистой песчанки на личинку мучного хрущака содержали и «укус», и «захват лапами». Из этого можно предположить, что, хотя элемент «укус» и не является абсолютно необходимым для успешной охоты, его присутствие в стереотипе увеличивает шансы зверька на успешную поимку насекомого.

Можно предположить, что появление отличных друг от друга охотничьих стереотипов стало возможным благодаря их естественному фрагментированию, обеспечившему возможность перестановки и выпадения существующих поведенческих элементов. Не исключено, что стабильная и подвижная части стереотипа охотничьего поведения у грызунов регулируются различными генами. Это предположение подкрепляется работами, посвященными молекулярно-генетическим механизмам их охотничьего поведения. На примере лабораторных мышей и крыс было выяснено, что за охотничью активность отвечает регуляция активности гена *c-Fos* в хвостатом ядре и скорлупе мозга (Comoli et al., 2005). У крыс, которым с помощью инъекций N-метил-D-аспартата заблокировали NDMA-рецепторы в вентролатеральном каудопутамене, наблюдались нарушения в связке «захват зубами – захват лапами» (dos Santos et al., 2012). В отличие от членов контрольной группы, которые, как и скальные полевки, эффективно схватывали добычу зубами и потом удерживали и перехватывали ее лапами, экспериментальные животные действовали крайне неуклюже и пытались схватить добычу лапами, а удерживать зубами: эта часть стереотипа у них как бы выворачивалась наизнанку.

Фрагментирование поведения у социальных видов может лежать в основе распределенного социального обучения в сообществах. Гипотеза распределенного социального обучения, сформулированная в процессе исследования муравьев – носителей полных и незавершенных стереотипов охоты на трудноуловимую добычу, основана на предположении, что неполные стереотипы могут быть «спящими» (Резникова, Пантелеева, 2015; Reznikova, Panteleeva, 2008). При изменении условий, когда добыча становится настолько массовой, что в разы

увеличивается вероятность встречи потенциальной жертвы и носителя полного стереотипа, увеличивается вероятность наблюдения носителя «спящего» фрагмента стереотипа за удачливыми охотниками (Резникова, Пантелеева, 2003). Можно предположить, что достроить фрагменты до полного стереотипа на основе такой простой формы социального обучения как «социальное облегчение» (Резникова, 2004, Galef et al., 1998) значительно легче, чем учиться сложному охотничьему поведению «с нуля», и поэтому количество успешных охотников быстро возрастает (Резникова, Пантелеева, 2015).

Наличие в популяциях грызунов определенной доли носителей полного стереотипа охотничьего поведения позволяет им, в случае колебаний внешних условий, существенно расширять рацион за счет включения в него насекомых (Пантелеева и др., 2019). Проверка гипотезы распределенного социального обучения на примере социальных видов грызунов требует дальнейших экспериментов, организованных по типу «актер – зритель», и пока были проведены лишь пробные тесты. В экспериментах с когтистыми песчанками два зверька из четырех, ранее демонстрировавшие лишь неуспешные стереотипы охотничьего поведения, после наблюдений за удачливыми охотниками показали удачные атаки на таракана.

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 полевых 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 полевых. Песчанки могут захватывать добычу лапами без помощи челюстей. Попытки полевых 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 полевыми.

4. У всех исследованных видов скальных полевых выявлены попытки «складирования» живой добычи, ранее не встречавшиеся у грызунов: «вклинивание» запасающего 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 ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Агулова, Л.П. Многолетняя динамика и связи эколого-физиологических показателей в сообществах мышевидных грызунов / Л.П. Агулова, Н.С. Москвитина, Н.П. Большакова, Л.Б. Кравченко, Н.В. Иванова, В.Н. Романенко // Экология. – 2016. – №. 5. – С. 353–359.

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

Васильева, Н.Ю. Выбор полового партнера самкой, конкуренция самцов и половые признаки. Экспериментальное исследование направленности механизмов полового отбора у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas 1905) / Н.Ю. Васильева, О.Н. Шекарова, А.М. Хрущова, К.А. Роговин // Журн. общей биологии. – 2017. – Т. 78. – № 2. – С. 14–31.

Виноградов, Б.С. Грызуны фауны СССР / Б.С. Виноградов, И.М. Громов // М.-Л.: Издательство АН СССР, 1952. – 296 с.

Громов, В.С. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты / В.С. Громов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 338 с.

Громов, В.С. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) и попытка воздействия на нее фармакологическими средствами / В.С. Громов, С.В. Попов // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58. – №. 10. – С. 1528–1535.

Громов, В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов / В.С. Громов. – М.: Товарищество 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, В.С. Эпигенетическое программирование фенотипических различий в поведении и эволюция социальности у грызунов / В.С. Громов // Успехи современной биологии. – 2020. – Т. 140. – №. 1. – С. 58–72.

Задубровская, И.В. Межвидовая изменчивость систем семейных отношений у мышевидных грызунов сем. Cricetidae открытых ландшафтов юга Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.В. Задубровская. – Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2011. – 22 с.

Задубровский, П.А. Поведение неполовозрелых скальных полевок двух видов (*Alticola strelzowi* и *A. tuvinicus*) в тесте «открытое поле» / П.А. Задубровский, А.В. Степанова, Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов // Сибирский экологический журнал. – 2017. – Т. 24. – №. 3. – С. 257–263.

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.

Зорина, З.А. Игры животных / З.А. Зорина // Мир психологии. – 1998. – Т. 4. – С. 95–117.

Зорина, З.А. Возможность диалога между человеком и человекообразной обезьяной: обзор экспериментальных исследований / З.А. Зорина // Разумное поведение и язык. – 2008. – С. 135–172.

Капитонов, В.И. Плоскочерепная полевка (*Alticola strelzowi* Kastsch.) в Калбинском Алтае / В.И. Капитонов, Х.К. Кадырбаев // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. – 1972. – Т. 72. – № 3. – С. 54–57.

Капитонов, В.И. Плоскочерепная полевка на севере Казахского нагорья / В.И. Капитонов // Материалы научной конференции по природной очаговости и профилактике чумы. – 1965. – 668 с.

Котенкова, Е.В. О крысах и мышах / Е.В. Котенкова, Н.Н. Мешкова, М.И. Шутова. – М.: Наука, 1989. – 176 с.

Котенкова, Е.В. Межвидовые отношения домовых мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* / Е.В. Котенкова, А.Н. Мальцев // Успехи современной биологии. – 2010. – Т. 130. – №. 3. – С. 306–318.

Котенкова, Е.В. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов / Е.В. Котенкова // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134. – №. 5. – С. 488–518.

Крушинский, Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. / Л.В. Крушинский. – М.: МГУ, 1960. – 264 с.

Ладыгина-Котс, Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека / Н.Н. Ладыгина-Котс. – М.: Изд. ГДМ, 1935. – 122 с.

Левенец, Я.В. Оценка изменчивости и сложности поведенческих стереотипов на примере охотничьего поведения мелких млекопитающих: дис. ... канд. биол. наук / Я.В. Левенец. – Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2017. – 150 с.

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

Левенец, Я.В. Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова // Евразийский энтомологический журнал. – 2016а. – Т. 15. – № 6. – С. 550–554.

Левенец, Я.В. Экспериментальный сравнительный анализ охотничьего поведения четырех видов хомячков подсемейства *Cricetinae* / Я.В. Левенец, А.В. Гуреева, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – №. 6. – С. 673–683.

Литвинов Н.И. Фауна островов Байкала (наземные позвоночные животные) / Н.И. Литвинов. – Иркутск: Издательство Иркутского университета, 1982. – 132 с.

Литвинов, Н.И. Новый подвид серебристой полевки с острова Ольхон / Н.И. Литвинов // Зоологический журнал. – 1960. – Т. 39. – № 12. – С. 1888–1891.

Литвинов, Н.И. Ольхонская полевка – эндемик Прибайкальского национального парка / Н.И. Литвинов // Труды Прибайкальского национального

парка: юбил. сб. науч. статей к 20-летию Прибайкал. нац. парка. – Иркутск, 2007. – Вып. 2. – С. 268–278.

Литвинов, Ю.Н. Адаптивные стратегии размножения полёвок открытых пространств в горах юга Сибири и Северного Казахстана / Ю.Н. Литвинов, О.В. Чертилина, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2013. – Т. 6. – №. 2. – С. 74–78.

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.

Лопатина, Н.В. Основные характеристики размножения тувинской полевки (*Alticola tuvinicus* Ognev, 1950) в условиях вивария / Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов // Итоги и перспективы развития териологических исследований Азиатской России и сопредельных территорий: Материалы международной научно-практической конференции. – Иркутск, 2017. – С. 42–46.

Марков, А. Классические идеи в свете новых открытий / А. Марков, Е. Наймарк. – М.: АСТ: CORPUS, 2014. – 656 с.

Минина, М.А. Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озерной чайки (*Larus ridibundus*) и черной крачки (*Chlidonias niger*): автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.А. Минина. – Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2018. – 22 с.

Млекопитающие Казахстана. Грызуны / под ред.: А.А. Слудского. – Алма-Ата: Наука, 1978. – Т.1. – Ч.3. – 492 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.

Млекопитающие фауны СССР / под ред.: И.М. Громова, А.А. Гуреева, Г.А. Новикова и др. – Л.: Издательство АН СССР, 1963. – Ч. 1. – 638 с.

Павлинов, И.Я. Природа России: жизнь животных. Млекопитающие (ч. 2). / И.Я. Павлинов. – М.: Издательство АСТ, 1999. – 624 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. Экспериментальное исследование охотничьего поведения скальных полевок *Alticola strelzowi* и *Alticola tuvinicus* (Rodentia, Cricetidae) / Пантелеева С.Н., Я.В. Левенец, А.А. Новиковская, Ж.И. Резникова, Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – №. 1. – С. 113–120.

Потапов, М.А. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды / М.А. Потапов, П.А. Задубровский, И.В. Задубровская, О.Ф. Потапова, В.И. Евсиков // Экология. – 2012. – №. 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. Возможные эволюционные механизмы “культуры” у животных: гипотеза распределенного социального обучения / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76. – №. 4. – С. 295–309.

Резникова, Ж.И. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелева // Успехи современной биологии. – 2003. – Т. 123. – №. 3. – С. 234–242.

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. Гипотеза распределенного социального обучения и адаптивные возможности популяций: экспериментальные исследования на примере муравьев / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева, И.К. Яковлев // Информационный вестник ВОГИС. – 2008. – Т. 12. – №. 1/2. – С. 97–111.

Резникова, Ж.И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных / Ж.И. Резникова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – №. 2. – С. 136–152.

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.

Резникова, Ж.И. Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы) (часть II) / Ж.И. Резникова. – М.: Научный мир, 2000. – 208 с.

Резникова, Ж.И. Экология, этология, эволюция. Межвидовые отношения животных / Ж.И. Резникова. – М.: Издательство Юрайт, 2020. – 190 с.

Фабри, К.Э. Основы зоопсихологии / К.Э. Фабри. – М.: МГУ, 1976. – 287 с.

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

Хейнрот, О. Из жизни птиц / О. Хейнрот. – М.: Государственное издательство иностранной литературы, 1947. – 216 с.

Хайнд, Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии / Р. Хайнд. – М.: Мир, 1975. – 855 с.

Шубин, И.Г. Экология полевки Стрельцова в Казахском нагорье / И.Г. Шубин // Труды Института зоологии АН КазССР. – 1959. – Т. 10. – С. 87–113.

Adolphs, R. What does the amygdala contribute to social cognition? / R. Adolphs // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2010. – V. 1191. – N. 1. – P. 42.

Ågren, G. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner Mongolia, China // G. Ågren, Q. Zhou W. Zhong // *Animal Behaviour* – 1989. – V. 37 – N. 11. – P. 27.

Alcock, J. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps // J. Alcock / *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. – N.Y.: Academic Press, 1979. – P. 381–402.

Ambaryan, A.V. Mating behavior differences in monogamous and polygamous sympatric closely related species *Mus musculus* and *Mus spicilegus* and their role in behavioral precopulatory isolation / A.V. Ambaryan, V.V. Voznessenskaya, E.V. Kotenkova // *Russian Journal of Theriology*. – 2019. – V. 18. – N. 2. – P. 67–79.

Bagwell, J.N. Fine structure of the corpus luteum of pregnancy in the gerbil (*Meriones unguiculatus*) / J.N. Bagwell // *Cell and Tissue Research*. – 1977. – V. 176. – N. 3. – P. 361–371.

Barlow, G.W. Ethological units of behavior. / G.W. Barlow // *The Central Nervous System and Fish Behavior*. – Chicago: University of Chicago Press. – 1968. – P. 217–232.

Bartee, L. Behavioral Biology: Proximate and Ultimate Causes of Behavior / L. Bartee, W. Shriner, C. Creech // *Principles of Biology*. – Open Oregon Educational Resources, 2017. – 144 p.

Bastock, M. The courtship of *Drosophila melanogaster* / M. Bastock, A. Manning // *Behaviour*. – 1955. – V. 8. – N. 2/3. – P. 85–111.

Bekoff, M. Animal play: problems and perspectives / M. Bekoff // *Perspectives in ethology*. – Boston: Springer, 1976. – P. 165–188.

Bell, A.M. Future directions in behavioral syndromes research / A.M. Bell // *Proceedings of the Royal Society. London Series B*. – 2007. – V. 274. – P. 755–761.

Bell, A.M. The repeatability of behaviour: a meta-analysis / A.M. Bell, S.J. Hankison, K.L. Laskowski // *Animal behaviour*. – 2009. – V. 77. – N. 4. – P. 771–783.

Benus R.F. Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies / R.F. Benus, B. Bohus, J.M. Koolhaas, G.A. Oortmerssen // *Experientia*. – 1991. – V.47. – P. 1008–1019.

Berridge, K.C. Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species / K.C. Berridge // *Behaviour*. – 1990. – V. 113. – N. 1–2. – P. 21–56.

Berridge, K.C. Sequential super-stereotypy of an instinctive fixed action pattern in hyper-dopaminergic mutant mice: a model of obsessive compulsive disorder and Tourette's / K.C. Berridge, J.W. Aldridge, K.R. Houchard, X. Zhuang // *BMC biology*. – 2005. – V. 3. – N. 1. – P. 4.

Best, L.W. Food of the roof-rat, *Rattus rattus rattus* (L), in two forest areas of New Zealand / L.W. Best // *New Zealand Journal of Science*. – 1969. – V. 12. – P. 258–267.

Blomberg, S.P. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile / S.P. Blomberg, T. Garland, A.R. Ives // *Evolution*. – 2003. – V. 57. – N. 4. – P. 717–745.

Bodrov, S.Y. Revision of the taxonomic position of the Olkhon mountain vole (Rodentia, Cricetidae) / S.Y. Bodrov, A.Y. Kostygov, L.V. Rudneva, N.I. Abramson // *Biology Bulletin*. – 2016. – V. 43. – N. 2. – P. 136–145.

Boon, A.K. The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels / A.K. Boon, D. Réale, S. Boutin // *Ecology letters*. – 2007. – V. 10. – N. 11. – P. 1094–1104.

Bray, T.C. A widespread problem: cryptic diversity in the Libyan jird / T.C. Bray, A.N. Alagaili, N.C. Bennett // *Zoological Studies*. – 2014. – V. 53. – N. 1. – P. 33.

Broom, D.M. Assessment of Welfare and Needs / D.M. Broom // *Encyclopedia of Animal Behavior*. – Academic Press, 2019. – P. 423–428.

Broom, D.M. Approaching questions of stress and welfare / D.M. Broom, K.G. Johnson // *Stress and animal welfare*. – Springer, Dordrecht, 1993. – P. 1–7.

Butler, K. Predatory behavior in laboratory mice: Strain and sex comparisons / K. Butler // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1973. – V. 85. – N. 2. – P. 243–249.

Budaev, S. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology / S. Budaev, D. Zworykin // *J. Ichthyol.* – 2002. – V. 42. – P. S189–S195.

Buss, D.M. Evolutionary Personality Psychology / D.M. Buss // *Annual Review of Psychology*. – 1991. – V. 42. – N. 1. – P. 459–491.

Caro, T. When animal coloration is a poor match / T. Caro // *Evolutionary Ecology*. – 2021. – V. 35. – N. 1. – C. 1–13.

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.

Clark, M.M. Improving the productivity of breeding colonies of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) / M.M. Clark, C.A. Spencer, B.G. Galef // *Laboratory animals*. – 1986. – V. 20. – N. 4. – P. 313–315.

Clark, C.J. The role of power versus energy in courtship: what is the ‘energetic cost’ of a courtship display? / C.J. Clark // *Animal Behaviour*. – 2012. – V. 84. – N. 1. – P. 269–277.

Cocroft, R.B. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs / R.B. Cocroft, M.J. Ryan // *Animal behaviour*. – 1995. – V. 49. – N. 2. – P. 283–303.

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.

Copson, G.R. The diet of the introduced rodents *Mus musculus* L. and *Rattus rattus* L. on subantarctic Macquarie Island / G.R. Copson // *Wildlife Research*. – 1986. – V. 13. – N. 3. – P. 441–445.

Cromwell, H.C. Implementation of action sequences by a neostriatal site: a lesion mapping study of grooming syntax / H.C. Cromwell, K.C. Berridge // *Journal of Neuroscience*. – 1996. – V. 16. – N. 10. – P. 3444–3458.

Kronfeld-Schor, N. The dietary basis for temporal partitioning: food habits of coexisting *Acomys* species / N. Kronfeld-Schor, T. Dayan // *Oecologia*. – 1999. – V. 121. – N. 1. – P. 123–128.

Le Cœur, C. Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population / C. Le Cœur, M. Thibault, B. Pisanu, S. Thibault, J.L. Chapuis, E. Baudry // *Behavioral Ecology*. – 2015. – V. 26. – N. 5. – P. 1285–1291.

Cressman, R. The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behavior of prey / R. Cressman, J. Garay // *Ecology*. – 2011. – V. 92. – N. 2. – P. 432–440.

Dane, B. The form and duration of the display actions of the Goldeneye (*Bucephala clangula*) / B. Dane, C. Walcott, W.H. Drury // *Behaviour*. – 1959. – V. 14. – N. 1–4. – P. 265–281.

Deacon, R.M.J. Digging and marble burying in mice: simple methods for in vivo identification of biological impacts / R.M.J. Deacon // *Nature protocols*. – 2006. – V. 1. – N. 1. – P. 122–124.

Desutter-Grandcolas, L. Evolution of calling songs as multicomponent signals in crickets (Orthoptera: Grylloidea: Eneopterinae) / L. Desutter-Grandcolas, T. Robillard // *Behaviour*. – 2011. – V. 148. – N. 5–6. – P. 627–672.

Dilger, W.C. The behavior of lovebirds / W.C. Dilger // *Scientific American*. – 1962. – V. 206. – N. 1. – P. 88–99.

Dinets, V. Play behavior in crocodilians / V. Dinets // *Animal Behavior and Cognition*. – 2015. – V. 2. – N. 1. – P. 49–55.

Dingemanse, N.J. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity / N.J. Dingemanse, A.J. Kazem, D. Réale, J. Wright // *Trends in ecology & evolution*. – 2010. – V. 25. – N. 2. – P. 81–89.

Dingemanse, N.J. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment / N.J. Dingemanse, C. Both, P.J. Drent, J.M. Tinbergen // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2004. – V. 271. – N. 1541. – P. 847–852.

Dixon, L.M. What's in a peck? Using fixed action pattern morphology to identify the motivational basis of abnormal feather-pecking behaviour / L.M. Dixon, I.J.H. Duncan, G. Mason // *Animal Behaviour*. – 2008. – V. 76. – N. 3. – P. 1035–1042.

Donnelly, T.M. Biology and diseases of other rodents / T.M. Donnelly, F.W. Quimby // *Laboratory Animal Medicine*. – San Diego: Academic Press, 2002. – P. 275–279.

dos Santos, L.M. The role of the ventrolateral caudoputamen in predatory hunting / L.M. dos Santos, S.L. Boschen, M. Bortolanza, W.F. de Oliveira, I.C. Furigo, S.R. Mota-Ortiz, C. Da Cunha, N.S. Canteras // *Physiology & behavior*. – 2012. – V. 105. – N. 3. – P. 893–898.

Duckworth, R.A. The role of behavior in evolution: a search for mechanism / R.A. Duckworth // *Evolutionary ecology*. – 2009. – V. 23. – N. 4. – P. 513–531.

Eilamm, D. Rituals, stereotypy and compulsive behavior in animals and humans / D. Eilamm, R. Zor, H. Szechtman, H. Hermesh // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 2006. – V. 30. – N. 4. – P. 456–471.

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.

Felt, S.A. Biology, breeding, husbandry and diseases of the captive Egyptian fat-tailed jird (*Pachyuromys duprasi natronensis*) / S.A. Felt, H.I. Hussein, I.H.M. Helmy // *Lab Animal*. – 2008. – V. 37. – P. 256–261.

Felt, S.A. Egyptian Fat-Tailed Jird / S.A. Felt, N.L. Merrill, F.I. Guirguis, H.I. Hussein // *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*. – San Diego: Academic Press, 2012. – P. 1157–1170.

Filatova, O.A. Killer whale call frequency is similar across the oceans, but varies across sympatric ecotypes / O.A. Filatova, P.J.O. Miller, H. Yurk, F.I.P. Samarra, E. Hoyt, J.K.B. Ford, C.O. Matkin, L.G. Barrett-Lennard // *The Journal of the Acoustical Society of America*. – 2015. – V. 138. – N. 1. – P. 251–257.

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.

Fostowicz-Frelik Ł. Convergent and parallel evolution in early Glires (Mammalia) / Ł. Fostowicz-Frelik // *Evolutionary biology: self/nonself evolution, species and complex traits evolution, methods and concepts*. – Springer, Cham, 2017. – P. 199–216.

Fox, M.W. Behavior genetics of F1 and F2 coyote-dog hybrids / M.W. Fox // *Applied Animal Ethology*. – 1975. – V. 1. – N. 2. – P. 185–195.

Frank, H. On the effects of domestication on canine social development and behavior / H. Frank, M.G. Frank // *Applied Animal Ethology*. – 1982. – V. 8. – N. 6. – P. 507–525.

Frynta, D. Behavioural strategies of three wild-derived populations of the house mouse (*Mus m. musculus* and *M. m. domesticus*) in five standard tests of exploration and boldness: Searching for differences attributable to subspecies and commensalism / D. Frynta, B. Kaftanová-Eliášová, B. Žampachová, P. Voráčková, J. Sádlová, E. Landová // *Behavioural processes*. – 2018. – V. 157. – P. 133–141.

Galef, B.G. Familiarity and relatedness: Effects on social learning about foods by Norway rats and Mongolian gerbils / B.G. Galef, B. Rudolf, E.E. Whiskin, E. Choleris, M. Mainardi, P. Valsecchi // *Animal Learning & Behavior*. – 1998. – V. 26. – N. 4. – P. 448–454.

Garner, J.P. Stereotypies and other abnormal repetitive behaviors: potential impact on validity, reliability, and replicability of scientific outcomes / J.P. Garner // *ILAR journal*. – 2005. – V. 46. – N. 2. – P. 106–117.

Gosling, S.D. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? / S.D. Gosling // *Psychological Bulletin*. – 2001. – V. 127. – P. 45–86.

Guillot, A. A cost-benefit analysis of behavioural sequence organization in laboratory mice / A. Guillot, J.A. Meyer // *Ethology, Ecology & Evolution*. – 1997. – V. 9. – N. 2. – P. 119–132.

Groothuis, T.G.G. Unfolding Personalities: The Importance of Studying Ontogeny / T.G.G. Groothuis, F. Trillmich // *Developmental Psychobiology*. – 2011. – V. 53. – N. 6. – P.641–655.

Gulotta, E.F. *Meriones unguiculatus* / E.F. Gulotta // *Mammalian Species*. – 1971. – N. 3. – P. 1–5.

Haigh, A., Variations in aggression and activity levels amongst squirrels inhabiting low and high density areas / A. Haigh, R. O’Riordan, F. Butler // *Ecological research*. – 2017. – V. 32. – N. 6. – P. 931–941.

Han, W. Integrated control of predatory hunting by the central nucleus of the amygdala / W. Han, L.A. Tellez, M.J. Rangel Jr, S.C. Motta, X. Zhang, I.O. Perez, N.S. Canteras, S.J. Shammah-Lagnado, A.N. van den Pol, I.E.de Araujo // *Cell*. – 2017. – V. 168. – N. 1–2. – P. 311–324.

Harvey, P.H. The comparative method in evolutionary biology / P.H. Harvey, M.D. Pagel. – Oxford: Oxford University Press, 1991. – 239 p.

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.

Heinroth, O. Beiträge zur Biologie: Nämentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. – Berlin: Verhandlungen des V. internationalen Ornithologen congresses, 1911. – P. 589–702.

Henry, J.D. Social play in the American black bear: Its similarity to canid social play and an examination of its identifying characteristics / J.D. Henry, S.M. Herrero // *American Zoologist*. – 1974. – V. 14. – N. 1. – P. 371–389.

Hinde, A. The biological significance of the territories of birds / A. Hinde // *Ibis*. – 1956. – V. 98. – N. 3. – P. 340–369.

Hoath, R. A field guide to the mammals of Egypt / R. Hoath. – New York: American University in Cairo Press, 2009. – 320 p.

Hoy, J.L. Vision drives accurate approach behavior during prey capture in laboratory mice / J.L. Hoy, I. Yavorska, M. Wehr, C.M. Niell // *Current Biology*. – 2016. – V. 26. – N. 22. – P. 3046–3052.

Hutson, G. Sequences of prey-catching behaviour in the brush-tailed marsupial rat (*Dasyuroides byrnei*) / G. Hutson // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1975. – V. 39. – N. 1–5. – P. 39–60.

Ingram, W.M. Snail associates of *Blarina brevicauda talpoides* (Say) / W.M. Ingram // *Journal of Mammalogy*. – 1942. – V. 23. – N. 3. – P. 255–258.

Isles, A. R. Common genetic effects on variation in impulsivity and activity in mice / A.R. Isles, T. Humby, E. Walters, L.S. Wilkinson // *Journal of Neuroscience*. – 2004. – V. 24. – N. 30. – P. 6733–6740.

Ivy, A.S. Dysfunctional nurturing behavior in rat dams with limited access to nesting material: a clinically relevant model for early-life stress / A.S. Ivy, K.L. Brunson, C. Sandman, T.Z. Baram // *Neuroscience*. – 2008. – V. 154. – N. 3. – P. 1132–1142.

Jin, L. Causes of early Holocene desertification in arid central Asia / L. Jin, F. Chen, C. Morrill, B.L. Otto-Bliesner, N. Rosenbloom // *Climate Dynamics*. – 2012. – V. 38. – N. 7–8. – P. 1577–1591.

Johnsgard, P.A. Behavioral isolating mechanisms in the family Anatidae / P.A. Johnsgard // *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.* – 1963. – V. 531. – P. 531–543.

Kalueff, A.V. Analyzing grooming microstructure in neurobehavioral experiments / A.V. Kalueff, J.W. Aldridge, J.L. LaPorte, D.L. Murphy, P. Tuohimaa // *Nature protocols*. – 2007. – V. 2. – N. 10. – P. 2538.

Kalueff, A.V. Neurobiology of rodent self-grooming and its value for translational neuroscience / A.V. Kalueff, A.M. Stewart, C. Song, K.C. Berridge, A.M. Graybiel, J.C. Fentress // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2016. – V. 17. – N. 1. – P. 45–59.

Kamilar, J.M. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history / J.M. Kamilar, N. Cooper // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2013. – V. 368. – N. 1618. – P. 20120341.

Kanarek, R.B. Effects of dietary caloric density on feeding behavior in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) / R.B. Kanarek, J.D. Ogilby J. Mayer // Physiology & behavior. – 1977. – V. 19. – N. 4. – P. 497–501.

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. Mouse killing, insect predation, and conspecific attack by rats with differing prior aggressive experience / E.D. Kemble, K.J. Flannelly, H. Salley, R.J. Blanchard // Physiology & behavior. – 1985. – V. 34. – N. 4. – P. 645–648.

Kennedy, M. Hop, step and gape: do the social displays of the Pelecaniformes reflect phylogeny? / M. Kennedy, H.G. Spencer, R.D. Gray // Animal Behaviour. – 1996. – V. 51. – N. 2. – P. 273–291.

Kingsbury, L. Correlated neural activity and encoding of behavior across brains of socially interacting animals / L. Kingsbury, S. Huang, J. Wang, K. Gu, P. Golshani, Y.E. Wu, W. Hong // Cell. – 2019. – V. 178. – N. 2. – P. 429–446.

Kinsley, C.H. The mother as hunter: significant reduction in foraging costs through enhancements of predation in maternal rats / C.H. Kinsley, J.C. Blair, N.E. Karp, N.W. Hester, I.M. McNamara, A.L. Orthmeyer, M.C. McSweeney, M.M. Bardi, K. Karelina, L.M. Christon, M.R. Sirkin, L.W. Victoria, D.J. Skurka, C.R. Fyfe, M.B. Hudepohl, L.F. Felicio, R. Adam Franssen, E.E.A. Meyer, I.S. da Silva, K.G. Lambert // Hormones and behavior. – 2014. – V. 66. – N. 4. – P. 649–654.

Klinger, E. Development of imaginative behavior: Implications of play for a theory of fantasy / E. Klinger // Psychological Bulletin. – 1969. – V. 72. – N. 4. – P. 277–298.

Kluge, A.G. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog / A.G. Kluge // Misc. Pub. Mus. Zoo. – 1981. – N. 160. – P. 1–170.

Kokko, H. Predicting the direction of sexual selection / H. Kokko, P. Monaghan // *Ecology Letters*. – 2001. – V. 4. – N. 2. – P. 159–165.

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.

Kotenkova, E. Exploratory behaviour in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus* / E. Kotenkova, N. Meshkova, N. Zagoruiko // *Polish Ecological Studies*. – 1994. – V. 20. – N. 3-4. – P. 375–381.

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.

Kuba M.J. When do octopuses play? Effects of repeated testing, object type, age, and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris* / M.J. Kuba, R.A. Byrne, D.V. Meisel, J.A. Mather // *Journal of comparative psychology*. – 2006. – V. 120. – N. 3. – P. 184–190.

Kuba, M. Looking at play in *Octopus vulgaris* / M. Kuba, D.V. Meisel, R.A. Byrne, U. Griebel, J.A. Mather // *Berliner Paläontologische Abhandlungen*. – 2003. – V. 3. – P. 163–169.

Kudryavtseva, N.N. Positive fighting experience, addiction-like state, and relapse: Retrospective analysis of experimental studies / N.N. Kudryavtseva // *Aggression and Violent Behavior*. – 2020. – V. 52. – P. 101403.

Kukekova, A.V. Fox farm experiment: hunting for behavioral genes / A.V. Kukekova, I.N. Oskina, A.V. Kharlamova, K. Chase, S.V. Temnykh, J.L. Johnson, I.V. Pivovarova, D.V. Shepeleva, A. Vladimirova, T.I. Semenova, R.G. Gulievich, S.G. Schikhevich, A.S. Graphodatsky, G.D. Aguirre, H.N. Erb, K.G. Lark, G.M. Acland, L.N. Trut // *Вестник ВОГиС*. – 2008. – V. 12. – N. 1/2. – P. 50–62.

Kukekova, A.V. Genetics of domesticated behavior in dogs and foxes / A.V. Kukekova, L.N. Trut, G.M. Acland // Genetics and the behavior of domestic animals. – Academic Press, 2014. – P. 361–396.

Lancy, D.F. Play in species adaptation / D.F. Lancy // Annual review of Anthropology. – 1980. – V. 9. – N. 1. – P. 471–495.

Landry, S.O. The Rodentia as omnivores / S.O. Landry // The Quarterly Review of Biology. – 1970. – V. 45. – N. 4. – P. 351–372.

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

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. – 1986. – V. 24. – P. 294–296.

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. 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. 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. 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. Evolutionary changes in the predatory attack of carnivorous rodents: A comparative analysis emphasizing grasshopper mice (*Onychomys* spp.) / W.M. Langley // Journal of Comparative Psychology. – 2021. – V. 135. – N. 1. – P. 114–126.

Lebedev, V.S. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new genus and reinstatement of another / V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, K. Neumann, M.V. Ushakova, N.V. Ivanova, A.V. Surov // Zootaxa. – 2018. – V. 4387. – N. 2. – P. 331–349.

Legendre, F. The evolution of social behaviour in Blaberid cockroaches with diverse habitats and social systems: phylogenetic analysis of behavioural sequences / F. Legendre, C.A. D'Haese, P. Deleporte, R. Pellens, M.F. Whiting, K. Schliep, P. Grandcolas // Biological Journal of the Linnean Society. – 2014. – V. 111. – N. 1. – P. 58–77.

Levenets, J. Using Data-Compressors for Classification Hunting Behavioral Sequences in Rodents as “Ethological Texts” / J. Levenets, A. Novikovskaya, S. Panteleeva, Z. Reznikova, B. Ryabko // Mathematics. – 2020. – V. 8. – N. 4. – P. 579.

Lorenz, K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels / K. Lorenz // Journal für Ornithologie. – 1935. – V. 83. – N. 2. – P. 137–213.

Lorenz, K. Taxis and instinctive behaviour pattern in egg-rolling by the Greylag goose / K. Lorenz, N. Tinbergen // Studies in animal and human behavior. – 1938. – V. 1. – P. 316–359.

Lorenz K.Z. The foundations of ethology / K.Z. Lorenz. – New York: Springer-Verlag, 1981. – 380 p.

Lorenz, K.Z. The evolution of behavior / K.Z. Lorenz // Scientific American. – 1958. – V. 199. – N. 6. – P. 67–82.

Lorenz, K.Z. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen / K.Z. Lorenz // Journal für Ornithologie. – 1941. – V. 89. – P. 194–294.

Lundrigan, B.L. Phylogenetic relationships in the genus *Mus*, based on paternally, maternally, and biparentally inherited characters / B.L. Lundrigan, S.A. Jansa, P.K. Tucker // Systematic biology. – 2002. – V. 51. – N. 3. – P. 410–431.

Luo, Z.X. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals / Z.X. Luo, C.X. Yuan, Q.J. Meng, Q. Ji // *Nature*. – 2011. – V. 476. – N. 7361. – P. 442–445.

Mac Donald, K.B. Induction of normal prepubertal behavior in wolves with restricted rearing / K.B. Mac Donald, B.E. Ginsburg // *Behavioral and Neural Biology*. – 1981. – V. 33. – N. 2. – P. 133–162.

Malange, J. The evolution of behavioural systems: a study of grooming in rodents / J. Malange, C.C. Alberts, E.S. Oliveira, H.F. Japyassú // *Behaviour*. – 2013. – V. 150. – N. 11. – P. 1295–1324.

Marshall, J.T. A synopsis of Asian species of *Mus* (Rodentia, Muridae) / J.T. Marshall // *Bulletin of the AMNH*. – 1977. – V. 158. – P. 175–220.

Martins, M. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber* / M. Martins, J.P. Pombal, C.F.B. Haddad // *Amphibia-Reptilia*. – 1998. – V. 19. – N. 1. – P. 65–73.

Mason, G.J. Stereotypies: a critical review / G.J. Mason // *Animal behaviour*. – 1991. – V. 41. – N. 6. – P. 1015–1037.

Mather, J.A. Sand digging in *Sepia officinalis*: Assessment of a Cephalopod mollusc's "fixed" behavior pattern / J.A. Mather // *Journal of Comparative Psychology*. – 1986. – V. 100. – N. 3. – P. 315–320.

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

McManus, J.J. Early postnatal growth and the development of temperature regulation in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* / J.J. McManus // *Journal of mammalogy*. – 1971. – V. 52. – N. 4. – P. 782–792.

McMillan, D. Choreography of silk spinning by webspinners (Insecta: Embioptera) reflects lifestyle and hints at phylogeny / D. McMillan, K. Hohn, J.S. Edgerly // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2016. – V. 118. – N. 3. – P. 430–442.

Miczek, K.A. Amphetamines: aggressive and social behavior / K.A. Miczek, J.W. Tidey // NIDA Res Monogr. – 1989. – V. 94. – P. 68–100.

Miljutin, A. Trends of specialisation in rodents: the hamsters, subfamily cricetinae (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) / A. Miljutin // Acta Zoologica Lituanica. – 2011. – V. 21. – N. 3. – P. 192–206.

Molet, J. Fragmentation and high entropy of neonatal experience predict adolescent emotional outcome / J. Molet, K. Heins, X. Zhuo, Y.T. Mei, L. Regev, T.Z. Baram, T. Z., H. Stern // Translational Psychiatry. – 2016. – V. 6. – N. 1. – P. e702–e702.

Moon-Fanelli, A. The ontogeny of expression of communicative genes in Coyote–Beagle hybrids / A. Moon-Fanelli // Behavior genetics. – 2011. – V. 41. – N. 6. – P. 858.

Myres, M. T. An introduction to the behaviour of the goldeneyes: *Bucephala islandica* and *B. clangula* (class Aves, family Anatidae): doctoral dissertation: Miles Timothy Myres. – University of British Columbia, 1957. – 267 p.

Nadachowski, A. *Alticola strelzovi* / A. Nadachowski, J.I. Mead // Mammalian Species. – 1999. – N. 626. – P. 1–3.

Nunes, S. Play behavior and motor development in juvenile Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*) / S. Nunes, E.M. Muecke, Z. Sanchez, R.R. Hoffmeier, L.T. Lancaster // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2004. – V. 56. – N. 2. – P. 97–105.

Osborn, D.J. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai) / D.J. Osborn, I. Helmy. – Chicago: Field Museum of Natural History, 1980. – 579 p.

van Oers, K. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies / K. van Oers, G. de Jong, A.J. van Noordwijk, B. Kempenaers, P.J. Drent // Behaviour. – 2005. – V. 142. – P. 1185–1206.

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. Vygonyailova // Frontiers in Psychology. – 2013. – V. 4. – P. 45–53.

Paulos, R.D. Play in wild and captive cetaceans / R.D. Paulos, M. Trone, S.A. Kuczaj II // *International Journal of Comparative Psychology*. – 2010. – V. 23. – N. 4. – P. 701–722.

Pellis, S.M. The judder of the cricket: the variance underlying the invariance in behavior / S.M. Pellis, D.A. Gray, W.H. Cade // *International Journal of Comparative Psychology*. – 2009. – N. 22. – P. 188–205.

Petrova, T.V. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pleistocene prosperity / T.V. Petrova, E.S. Zakharov, R. Samiya, N.I. Abramson // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2015. – V. 53. – N. 2. – P. 97–108.

Platt, R.N. What Is *Peromyscus*? Evidence from nuclear and mitochondrial DNA sequences suggests the need for a new classification / R.N. Platt, B.R. Amman, M.S. Keith, C.W. Thompson, R.D. Bradley // *Journal of Mammalogy*. – 2015. – V. 96. – N. 4. – P. 708–719.

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*. – 1977. – V. 61. – P. 26–57.

Poole, T.B. An investigation of individual, age and sexual differences in the play of *Rattus norvegicus* (Mammalia: Rodentia) / T.B. Poole, J. Fish // *Journal of Zoology*. – 1976. – V. 179. – N. 2. – P. 249–259.

Price, J.J. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas / J.J. Price, S.M. Lanyon // *Evolution*. – 2002. – V. 56. – N. 7. – P. 1514–1529.

Rabi, C. The response of social and non-social rodents to owl attack / C. Rabi, P. Zadicario, Y. Mazon, N. Wagner, D. Eilam // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2017. – V. 71. – N. 9. – P. 1–11.

Réale, D. Integrating animal temperament within ecology and evolution / D. Réale, S.M. Reader, D. Sol, P.T. McDougall, N.J. Dingemanse // *Biological reviews*. – 2007. – V. 82. – N. 2. – P. 291–318.

Reznikova, Z. A new method for evaluating the complexity of animal behavioral patterns based on the notion of Kolmogorov complexity, with ants' hunting behavior as an example / Z. Reznikova, S. Panteleeva, Z. Danzanov // *Neurocomputing*. – 2012. – V. 84. – P. 58–64.

Reznikova, Z. Studying hunting behaviour in the striped field mouse using data compression / Z. Reznikova, J. Levenets, S. Panteleeva, B. Ryabko // *Acta ethologica*. – 2017. – V. 20. – N. 2. – P. 165–173.

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

Reznikova, Z. Using the data-compression method for studying hunting behavior in small mammals / Z. Reznikova, J. Levenets, S. Panteleeva, A. Novikovskaya, B. Ryabko, N. Feoktistova, A. Gureeva, A. Surov // *Entropy*. – 2019. – V. 21. – N. 4. – P. 368.

Reznikova, Z. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns / Z. Reznikova, S. Panteleeva // *Acta Ethologica*. – 2008. – V. 11. – N. 2. – P. 73–80.

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 / B.R. Riddle // *Journal of Mammalogy*. – 1995. – V. 76. – N. 2. – P. 283–301.

Rodriguiz, R.M. Aberrant responses in social interaction of dopamine transporter knockout mice / R.M. Rodriguiz, R. Chu, M.G. Caron, W.C. Wetsel // *Behavioural brain research*. – 2004. – V. 148. – N. 1–2. – P. 185–198.

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, K.C. Repeated evolution of carnivory among Indo-Australian rodents / K.C. Rowe, A.S. Achmadi, J.A. Esselstyn // *Evolution*. – 2016. – V. 70. – N. 3. – P. 653–665.

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.

Rowland, N. Transection of fibers crossing the lateral border of the lateral hypothalamus: Fragmented spontaneous ingestive patterns and reanalysis of “regulatory deficits” in rats with sagittal knife cuts / N. Rowland // *Physiology & behavior*. – 1979. – V. 22. – N. 6. – P. 1061–1066.

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.

Ryan, M.J. A taste for the beautiful: the evolution of attraction. / M.J. Ryan. – Princeton: Princeton University Press, 2019. – 224 p.

Ryan, B.C. Social deficits, stereotypy and early emergence of repetitive behavior in the C58/J inbred mouse strain / B.C. Ryan, N.B. Young, J.N. Crawley, J.W. Bodfish, S.S. Moy // *Behavioural brain research*. – 2010. – V. 208. – N. 1. – P. 178–188.

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.

Saleh, M.A. Mammals of the genus *Canis* Linnaeus, 1758 (Canidae, Carnivora) in Egypt / M.A. Saleh, M.I. Basuony // *Egyptian Journal of Zoology*. – 2014. – V. 62. – N. 62. – P. 49–92.

Saltzman, W. Social suppression of female reproductive maturation and infanticidal behavior in cooperatively breeding Mongolian gerbils / W. Saltzman, S.

Ahmed, A. Fahimi, D.J. Wittwer, F.H. Wegner // *Hormones and Behavior*. – 2006. – V. 49. – N. 4. – P. 527–537.

Santangelo, A. Behavioral fragmentation in the D1 CT-7 mouse model of Tourette's syndrome / A. Santangelo, M. Bortolato, L.J. Mosher, G. Crescimanno, G. Di Giovanni, E. Cassioli, V. Ricca, M. Cassarubea // *CNS neuroscience & therapeutics*. – 2018. – V. 24. – N. 8. – P. 703–711.

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.

Sato, K. An epigenetic switch of the brain sex as a basis of gendered behavior in *Drosophila* / K. Sato, D. Yamamoto // *Advances in genetics*. – 2014. – V. 86. – P. 45–63.

Schleidt, W.M. How “fixed” is the fixed action pattern? / W.M. Schleidt // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1974. – V. 36. – N. 1–5. – P. 184–211.

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.

Sih, A. Behavioral syndromes: an integrative overview / A. Sih, A.M. Bell, J.C. Johnson // *The quarterly review of biology*. – 2004a. – V. 79. – N. 3. – P. 241–277.

Sih, A. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview / A. Sih, A.M. Bell, J.C. Johnson // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2004b. – V. 19. – N. 7. – P. 372–378.

Sih, A. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective / A. Sih, M. Del Giudice // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2012. – V. 367. – N. 1603. – P. 2762–2772.

Simpson, G.G. Origin of Mammalian Faunas as Illustrated by that of Florida / G.G. Simpson // *The American Naturalist*. – 1931. – V. 65. – N. 698. – P. 258–276.

Smith, B.R. Fitness consequences of personality: a meta-analysis / B.R. Smith, D.T. Blumstein // Behavioral Ecology. – 2008. – V. 19. – N. 2. – P. 448–455.

Smith, P.K. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play / P.K. Smith // Behavioral and brain sciences. – 1982. – V. 5. – N. 1. – P. 139–155.

Smolinsky, A.N. Analysis of grooming behavior and its utility in studying animal stress, anxiety, and depression / A.N. Smolinsky, C.L. Bergner, J.L. LaPorte, A.V. Kalueff // Mood and anxiety related phenotypes in mice. – Humana Press, Totowa, NJ, 2009. – P. 21–36.

Snipes, R.L. Anatomy of the cecum of the gerbil *Meriones unguiculatus* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) / R.L. Snipes // Zoomorphology. – 1982. – V. 100. – N. 3. – P. 189–202.

Soler, M. Brood parasitism in birds: a coevolutionary point of view / M. Soler // Avian brood parasitism. – 2018. – P. 1–19.

Soroker, V. Changes in incidence of infanticidal and parental responses during the reproductive cycle in male and female wild mice *Mus musculus* / V. Soroker, J. Terkel // Animal Behaviour. – 1988. – V. 36. – N. 5. – P. 1275–1281.

Spinka, M. Mammalian play: training for the unexpected / M. Spinka, R.C. Newberry, M. Bekoff // The Quarterly review of biology. – 2001. – V. 76. – N. 2. – P. 141–168.

Steppan, S.J. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates / S.J. Steppan, J.J. Schenk // PloS one. – 2017. – V. 12. – N. 8. – P. e0183070.

Stratton, G.E. The inheritance of courtship behavior and its role as a reproductive isolating mechanism in two species of *Schizocosa* wolf spiders (Araneae; Lycosidae) / G.E. Stratton, G.W. Uetz // Evolution. – 1986. – V. 40. – N. 1. – P. 129–141.

Surov, A.V. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment / A.V. Surov, E.A. Zaytseva, A.V. Kuptsov, E.A. Katzman, P.L. Bogomolov, A.S. Sayan, E.V. Potashnikova, N.N. Tovpinetz, E.V. Kuznetsova, A.Y.

Tsellarius, N.Y. Feoktistova // Integrative zoology. – 2019. – V. 14. – N. 4. – P. 383–395.

Szechtman, H. Obsessive-compulsive disorder: Insights from animal models / H. Szechtman, S.E. Ahmari, R.J. Beninger, D. Eilam, B.H. Harvey, H. Edemann-Callesen, C. Winter // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. – 2017. – V. 76. – P. 254–279.

Tchabovsky, A.V. Sociability and pair-bonding in gerbils: a comparative experimental study / A.V. Tchabovsky, L.E. Savinetskaya, N.L. Ovchinnikova, A. Safonova, O.N. Ilchenko O.N., S.R. Sapozhnikova, N.A. Vasilieva // Current Zoology. – 2019. – V. 65. – N. 4. – P. 363–373.

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. Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report / N. Tinbergen // Behaviour. – 1960. – V. 15. – N. 1–2. – P. 1–69.

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

Vanderschuren, L.J.M.J. What the laboratory rat has taught us about social play behavior: role in behavioral development and neural mechanisms / L.J.M.J. Vanderschuren, V. Trezza // The neurobiology of childhood. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2013. – P. 189–212.

Wenzel, J.W. Application of the biogenetic law to behavioral ontogeny: a test using nest architecture in paper wasps / J.W. Wenzel // Journal of Evolutionary Biology. – 1993. – V. 6. – N. 2. – P. 229–247.

Whishaw, I.Q. Evidence for rodent-common and species-typical limb and digit use in eating, derived from a comparative analysis of ten rodent species / I.Q. Whishaw, J.R. Sarna, S.M. Pellis // Behavioural brain research. – 1998. – V. 96. – N. 1–2. – P. 79–91.

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.

Wilson, A.M. Biomechanics of predator–prey arms race in lion, zebra, cheetah and impala / A.M. Wilson, T.Y. Hubel, S.D. Wilshin, J.C. Lowe, M. Lorenc, O.P. Dewhirst, H.L.A. Bartlam-Brooks, R. Diack, E. Bennitt, K.A. Golabek, R.C. Woledge, J.W. McNutt, N.A. Curtin, T.G. West // *Nature*. – 2018. – V. 554. – N. 7691. – P. 183–188.

Wolmarans, D.W. Of mice and marbles: novel perspectives on burying behavior as a screening test for psychiatric illness / D.W. Wolmarans, D.J. Stein, B.H. Harvey // *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*. – 2016. – V. 16. – N. 3. – P. 551–560.

Wu, S. Molecular and paleontological evidence for a post-Cretaceous origin of rodents / S. Wu, W. Wu, F. Zhang, J. Ye, X. Ni, J. Sun, S.V. Edwards, J. Meng, C.L. Organ // *PloS one*. – 2012. – V. 7. – N. 10. – P. e46445.

Zorenko, T.A. Behavioral differentiation and hybridization of the European and Asian forms of Harting's vole *Microtus hartingi* (Rodentia, Arvicolinae) / T.A. Zorenko, N. Atanasov, F.N. Golenishchev // *Russian J. Theriol.* – 2016. – V. 15. – P. 133–150.

Zoratto, F. Variability in the “stereotyped” prey capture sequence of male cuttlefish (*Sepia officinalis*) could relate to personality differences / F. Zoratto, G. Cordeschi, G. Grignani, R. Bonanni, E. Alleva, G. Nascetti, J.A. Mather, C. Carere // *Animal cognition*. – 2018. – V. 21. – N. 6. – P. 773–785.

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) / Пантелеева С.Н., 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. – 2019. – V. 21. – 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. – 2020. – Т. 8. – V. 4. – 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.:ГДМ, 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: «Резкшен», 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. URL:
<http://www.spsl.nsc.ru/fulltext/konfe/%D0%9F%D0%BE%D0%B2%D0%B5%D0%B4%D0%9C%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D0%BE%D0%BF%D0%B8%D1%822019.pdf> (дата обращения: 14.08.2020).

Приложение А**(обязательное)**

Рисунок А.1 – Когтистая песчанка атакует добычу в основном с помощью передних лап (элемент «Е»), после чего захватывает ее зубами (элемент «W»).
Фото Г.Н. Азаркиной



Рисунок А.2 – Плоскочерепная полевка, атакуя добычу, захватывает ее зубами (элемент «W»). *Фото Г.Н. Азаркиной*



Рисунок А.5 – Плоскочерепная полевка, захватив добычу зубами (элемент «W»), собирается перехватить ее лапами (элемент «Е»). *Фото Г.Н. Азаркиной.*



Рисунок А.3 – Жирнохвостая песчанка чаще, чем когтистая, захватывает добычу зубами (элемент «W»), демонстрируя менее прогрессивную форму стереотипа. *Фото Г.Н. Азаркиной.*



Рисунок А.4 – В редких случаях тувинские полевки совершают попытки захватить добычу передними лапами, однако все они приводят к неудаче. *Фото Г.Н. Азаркиной.*



Рисунок А.5 – Когтистая песчанка, не умеющая охотиться на насекомых, наблюдает за действиями удачливого охотника. *Фото Н.М. Бикбаева.*