

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Левенец Я.В.¹, Пантелеева С.Н.^{1,2}

¹ФБГУН «Институт систематики и экологии животных» СО РАН, Новосибирск, e-mail: jan.levenets@gmail.com, psofia@mail.ru;

²ГБОУ ВПО «Новосибирский государственный университет», Новосибирск

Проведен сравнительный анализ охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым) у грызунов с различной пищевой специализацией в сравнении с представителем насекомоядных (обыкновенной бурозубкой). Использовался количественный анализ и рассчитаны матрицы вероятностей перехода между элементами поведения (цепи Маркова первого порядка), по которым построены схемы охотничьих стереотипов. Отличительной чертой стереотипов грызунов выступает захват и удержание добычи передними лапами. Это является более прогрессивной чертой, чем захват добычи только зубами, как это происходит у бурозубок. Схемы стереотипов и тактики охоты зеленоядной узкочерепной полевки и зерноядной полевой мыши оказались схожи со специализированным насекомоядным – обыкновенной бурозубкой, что свидетельствует о наличии у них поведенческих адаптаций к плотоядному образу жизни. Среди исследованных грызунов охотничий стереотип хомячков Кэмпбелла характеризуется как наиболее прогрессивный, хомячки стремятся захватить добычу в передние лапы, в дальнейшем эффективно обездвиживая насекомое, быстро откусывая у него все конечности. Охотничий стереотип крысы наименее специализирован. У исследованных видов грызунов стереотип более примитивный, чем у специализированных хищных грызунов, но обладает чертами высокой специфичности и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Ключевые слова: этология, поведенческие стереотипы, охотничье поведение, грызуны.

COMPARATIVE EXPERIMENTAL STUDY OF HUNTING BEHAVIOR IN SMALL MAMMALS

Levenets J.V.¹, Panteleeva S.N.^{1,2}

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch RAS, Novosibirsk, e-mail: jan.levenets@gmail.com, psofia@mail.ru;

²Novosibirsk State University, Novosibirsk

Ethological analysis of hunting activity towards live insects has been conducted on rodents possessing different feeding specialization, in comparison with the insectivorous common shrew. Quantitative analysis was used, and Markov chains were constructed to generate schemes of stereotypes of hunting behavior in different species. The characteristic feature of hunting stereotypes in rodents is that they seize and hold a prey with their forepaws. This is the more evolutionary progressive feature that seizing the prey with teeth like shrew do. As schemes of stereotypes and tactics of hunting appeared to be similar in herbivorous narrow-headed voles and granivorous striped field mice, one can assume that these rodents possess specific adaptations to carnivorous life style. Among the studied rodent Campbell's dwarf hamster's hunting stereotype characterized as the most progressive, hamsters tend to capture prey in the forelimbs, further effectively immobilizes the insect, quickly nibbling all his legs. Norway rats display the less specialized hunting stereotypes. The studied rodent species demonstrate more primitive hunting stereotypes than specialized hunting rodents; however, their hunting stereotype is rather specific, and this can be considered behavioral adaptation allowing rodents to broaden feeding resources by the use of active hunting towards insects.

Keywords: ethology, stereotype, hunting behaviour, rodents.

Сравнительно-этологическое исследование стереотипов, повторяющихся у разных видов животных, позволяет развить представление об эволюционном формировании и путях адаптации поведения [1]. Хорошим модельным примером служит стереотип охотничьего поведения у грызунов. Среди них есть как специализированные охотники – представители

рода кузнечиковых хомячков *Onychomys*, обладающие морфологическими и физиологическими адаптациями [8], так и эврифаги, проявляющие охотничье поведение факультативно, например олени хомячки (*Peromyscus maniculatus*) [6]. Недавно обнаруженное охотничье поведение у полевых мышей (*Apodemus agrarius*) [7] и рыжих полевок (*Myodes glareolus*) [5], не имеющих морфологических или физиологических адаптаций к охоте, позволяет предположить наличие у них специфических поведенческих приспособлений. Возникает вопрос о наличии у грызунов скрытых стереотипов поведения, использование которых расширяет адаптивный потенциал вида, за счет возможности переключения на животную пищу.

Цель данной работы – исследовать охотничье поведение у грызунов с различной пищевой специализацией в сравнении с представителем насекомоядных (обыкновенной бурозубкой).

Материалы и методы

Исследования проводились в 2012–2015 гг., в лаборатории на всеядных грызунах – серой крысе (*Rattus norvegicus*) (n=81), хомячке Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) (n=19), зерноядной полевой мыши (*A. agrarius*) (n=26), зеленоядной узкочерепной полевке (*Lasiopodomys gregalis*) (n=43) и обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus*) (n=11). Все особи серой крысы и хомячков Кэмпбелла, а также 9 полевых мышей родились в лаборатории и до тестирования не имели опыта охоты, остальные животные были отловлены в естественных условиях (Новосибирская область). Зверьки содержались в индивидуальных клетках и имели постоянный доступ к воде и пище.

Для наблюдений животных по одному помещали в прозрачную арену (45×45×50 см для крыс, 30×30×35 см для остальных). Спустя 5 мин в арену помещали добычу – мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea*) (средняя длина тела 27,93±0,22 мм). Если животное охотилось, то на арену помещали последовательно еще двух тараканов, если не проявляло интереса к добыче, то наблюдения прекращали спустя 10 минут. Серые крысы тестировались один раз. Поскольку особей остальных видов было меньше, чем крыс, то для получения сопоставимого количества стереотипов мы увеличили для них количество тестов: полевых мышей и обыкновенных бурозубок тестировали два раза, узкочерепных полевок – три, а хомячков Кэмпбелла семь раз. Действия животных фиксировались с помощью видеокамер: Sony Handycam DCR-SR68 (крысы и мыши), Sony HDR-AS200V со скоростью записи 60 кадров в секунду (полевки, хомячки и бурозубки). Анализировались только случаи успешной охоты, закончившиеся поимкой и поеданием добычи.

Для описания поведения в качестве элементарной единицы нами выделяются элементарные двигательные акты и позы («элементы поведения»). Поведенческой

последовательностью мы называем произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей мы выделяем поведенческие стереотипы, состоящие из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно см.: [2]). Всего было выделено 19 элементов поведения, которые мы разделили на 3 типа. «Ключевые», без которых совершение стереотипа невозможно: преследование добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), укус (W), захват добычи лапами (E) (только у грызунов). «Дополнительные» элементы («приготовления» к охоте и поеданию добычи) присутствовали не во всех стереотипах: приноживание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват (R) (только у грызунов), откусывание конечностей добычи (H) и придерживание добычи одной (N) или двумя лапами (M) – только у бурозубки. «Шумовые элементы» (не влияющие на совершение стереотипа): замирание (C), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса 180° (B), поворот головы (F), вертикальная стойка (I), стойка с опорой на арену (Y), движения назад (U), прыжок (J) и чистка (X).

Обработка видеозаписи проводилась с 25-кратным замедлением в программе The Observer XT 10 (Noldus Information Technology). Используя полученный «алфавит» из 16 элементов, мы преобразовали демонстрируемое поведение в последовательности букв, где каждая буква соответствовала одному элементу поведения. Полученные поведенческие последовательности охотничьих стереотипов перемещались в отдельные для каждого вида «суммарные» текстовые файлы (в формате .txt).

Сравнения долей охотившихся и не охотившихся особей у разных видов, а также успешных и неуспешных атак у разных особей проводились с помощью точного теста Фишера. Анализ количества элементов в стереотипах (длина стереотипа) проведен с помощью Н-критерия Краскела-Уоллиса; при сравнении представлены медиана, первый и третий квартили (Me; $Q_1 - Q_3$). Для построения схемы стереотипа, используя «суммарные» текстовые файлы, рассчитывали матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому (Марковский процесс первого порядка) [3].

Результаты

При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение продемонстрировали 67,9% (55 из 81) особей серой крысы, 65,4% (17 из 26) полевых мышей, 18,5% (9 из 46) узкочерепных полевок, 36,8% (7 из 19) хомячков Кэмпбелла и 100% обыкновенных бурозубок ($n=11$). После проведения повторных тестов количество особей, проявивших охотничье поведение, возросло до 80,8% (21 из 26) у полевых мышей, 39,1% (18 из 46) у узкочерепных полевок и 63,2% (12 из 19) у хомячков Кэмпбелла. По результатам всех тестов узкочерепные полевки охотились реже, чем другие виды ($p < 0,01$ для всех случаев).

Всего было зафиксировано 125 успешных и 77 неуспешных случаев охоты у крыс, 83 и 39 у мышей, 34 и 92 у полевок, 43 и 42 у хомячков, 61 и 34 у бурозубок соответственно. Успешность атак у узкочерепной полевки оказалась ниже, чем у всех остальных ($p < 0,01$ для всех случаев).

По длине охотничьи стереотипы у серых крыс (16; 9 – 28), полевок (9; 5 – 43) и бурозубок (22; 13 – 34) достоверно не различались между собой ($H = 5,5$, NS), но были короче, чем у мышей (31; 19 – 56) ($H = 35,1$, $p < 0,01$). Длины стереотипов хомячков (22; 13 – 34) и бурозубок ($H = 3,6$, NS), хомячков и мышей ($H = 3,6$, NS) не различались, но стереотипы хомячков были длиннее, чем у крыс ($H = 12,4$, $p < 0,01$) и полевок ($H = 7,4$, $p < 0,01$).

Скорость охоты (отношение между длиной стереотипа и его продолжительностью) у разных видов отличалась. Обыкновенные бурозубки демонстрировали (2,9; 1,8 – 4,2) элементов поведения в секунду, что достоверно больше, чем у крыс (1,2; 0,9 – 1,5), мышей (2,1; 1,5 – 2,8), полевок (1,6; 1,2 – 2,2) ($H = 103,9$, $p < 0,01$) и хомячков (1,4; 1 – 1,9) ($H = 35,2$, $p < 0,01$). Скорость охоты у полевых мышей была выше, чем у узкочерепных полевок ($H = 7,3$, $p < 0,01$) и хомячков Кэмпбелла ($H = 5,4$, $p < 0,05$). У серых крыс этот показатель оказался наименьшим среди исследованных видов: мышей ($H = 57$, $p < 0,01$), полевок ($H = 8,9$, $p < 0,01$) и хомячков ($H = 2,3$, $p < 0,05$).

Схемы стереотипов охотничьего поведения представлены на рис. 1, где показаны все устойчивые связи между элементами (вероятность перехода от одного элемента к другому $p \geq 0,2$) и некоторые неустойчивые ($p < 0,2$), но важные для совершения стереотипа связи.

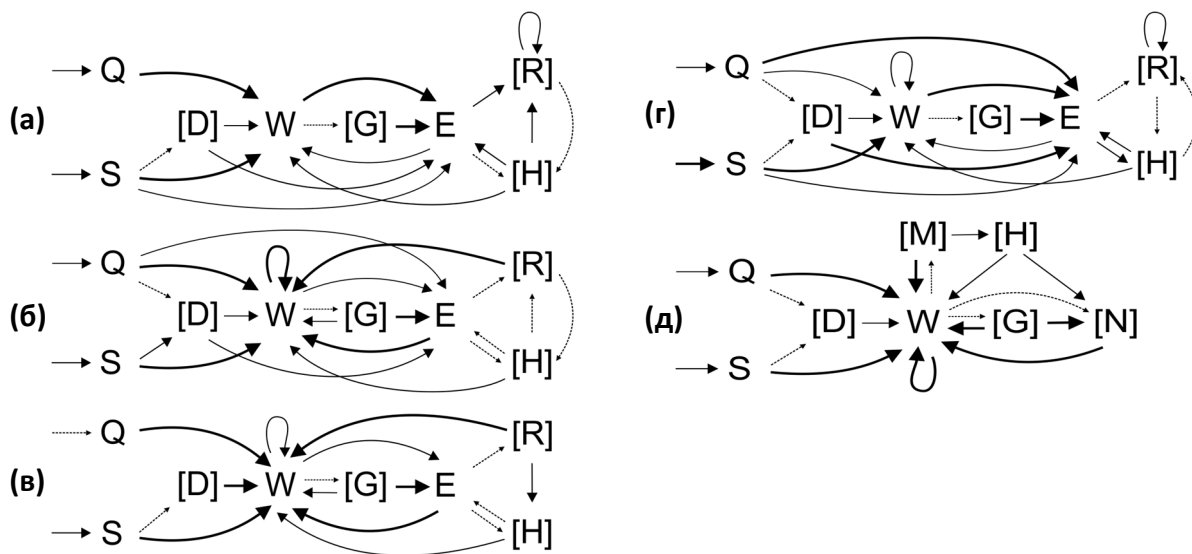


Рис. 1. Схемы охотничьих стереотипов серой крысы (а), полевой мыши (б), узкочерепной полевки (в), хомячка Кэмпбелла (г) и обыкновенной бурозубки (д)

Обозначения: тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ($p < 0,2$). Простой линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы.

Результаты количественного анализа представлены на рис. 2. Стереотипы охотничьего поведения полевой мыши содержали больше ключевых элементов поведения «укус» (20; 10 – 30), чем у других видов: крыс (5; 2 – 8) ($H = 87,5$, $p < 0,01$), полевок (6; 2 – 20,5) ($H = 87,5$, $p < 0,01$), хомячков (8; 4,5 – 8) ($H = 17,7$, $p < 0,01$) и бурозубок (15; 8 – 22) ($H = 14,2$, $p < 0,05$). Бурозубки кусали добычу чаще, чем крысы ($H = 54,7$, $p < 0,01$), полевки ($H = 7,8$, $p < 0,01$) и хомячки ($H = 7,8$, $p < 0,01$). У полевок и крыс, хомячков и полевок этот показатель достоверно не различался ($H = 0,4$, NS; $H = 1$, NS). Хомячки чаще хватали добычу передними лапами, чем другие исследованные грызуны: крысы ($H = 14$, $p < 0,01$), мыши ($H = 5$, $p < 0,05$), полевки ($H = 42,7$, $p < 0,01$). Полевки хватали добычу лапами реже, чем крысы ($H = 4,1$, $p < 0,05$) и мыши ($H = 9,9$, $p < 0,01$), при этом мыши захватывали добычу лапами чаще, чем крысы ($H = 4,9$, $p < 0,05$). Наибольшее количество дополнительных элементов поведения «перехват добычи» наблюдалось в стереотипах крыс (3; 1 – 4) ($H = 78,5$, $p < 0,01$), а наименьшее у полевок. Количество актов откусывания конечностей пойманной добычи в стереотипах хомячков Кэмпбелла (3; 2 – 6) выше, чем у других видов: крыс (0; 0 – 1) ($H = 65,2$, $p < 0,01$), (1; 0 – 2) мышей ($H = 33,8$, $p < 0,01$), полевок (3; 2 – 6) ($H = 14,4$, $p < 0,01$) и бурозубок (1; 0 – 3) ($H = 21,2$, $p < 0,01$).

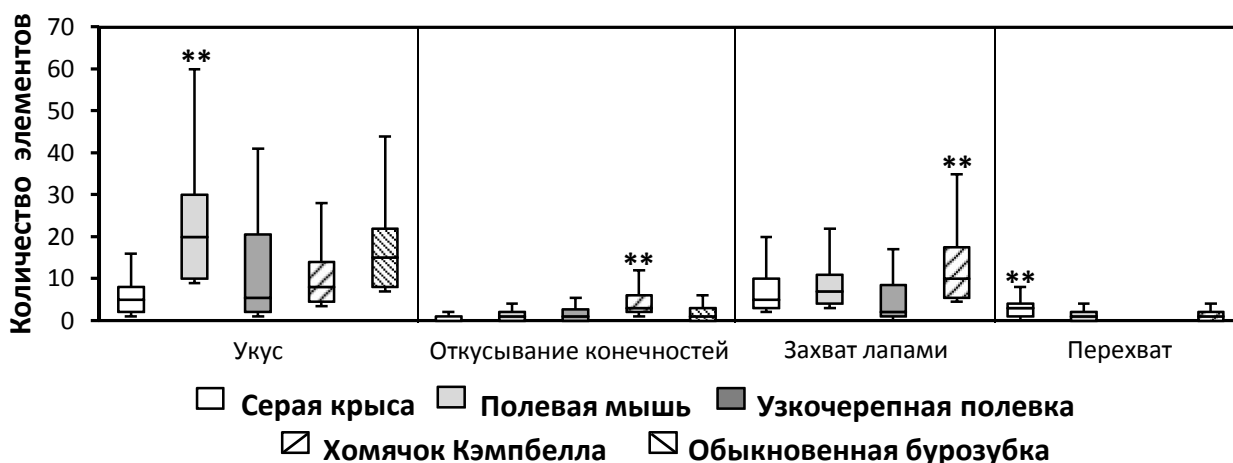


Рис. 2. Количество различных элементов поведения в одном охотничьем стереотипе. Обозначены некоторые наиболее важные различия (H -тест, $** p < 0,01$)

Для дальнейшего анализа укусы были разделены на 3 группы: одиночные, двойные и множественные (3 и более укусов подряд). Отличительная особенность стереотипов крыс в том, что в них присутствовали практически только одиночные укусы, в то время как в стереотипах мышей, полевок, хомячков и бурозубок присутствовали двойные и множественные укусы (рис. 3). Количество одиночных укусов в охотничьих стереотипах бурозубок (1; 0 – 3) достоверно меньше, чем в стереотипах остальных видов: крыс (4; 2 – 7) ($H = 38,6$, $p < 0,01$), мышей (4; 3 – 7) ($H = 36,4$, $p < 0,01$), полевок (2; 1 – 7) ($H = 5,7$, $p < 0,05$) и хомячков (6; 2,5 – 10) ($H = 32,2$, $p < 0,01$). В стереотипах крыс и мышей ($H = 0,8$, NS),

мышей и хомячков ($N = 2,6$, NS) количество одиночных укусов не различалось. При этом хомячки совершали одиночные укусы чаще, чем крысы ($N = 4,4$, $p < 0,05$), а те, в свою очередь, совершали одиночные укусы чаще, чем полевки ($N = 4,2$, $p < 0,05$). Среди грызунов узкочерепные полевки реже всего наносили добыче одиночные укусы. В стереотипах полевок количество одиночных укусов меньше, чем в стереотипах мышей ($N = 4,9$, $p < 0,05$) и хомячков ($N = 6,5$, $p < 0,05$). У крыс двойные и множественные укусы практически отсутствовали. Количество двойных укусов в стереотипах мышей (1; 0 – 3), полевок (1; 0 – 3), хомячков (1; 0 – 1,5) и бурозубок (1; 0 – 1) достоверно не различалось ($N = 7,4$, NS). В стереотипах мышей (3; 1 – 4) и бурозубок (2; 1 – 3) количество множественных укусов достоверно не различалось между собой, но было выше, чем у полевок (0; 0 – 1,8) ($N = 16,6$, $p < 0,01$; $N = 12,5$, $p < 0,01$) и хомячков (0; 0 – 0,5) ($N = 43,3$, $p < 0,01$; $N = 37,6$, $p < 0,01$) соответственно. Полевки чаще, чем хомячки, наносили добыче множественные укусы ($N = 4,1$, $p < 0,05$).

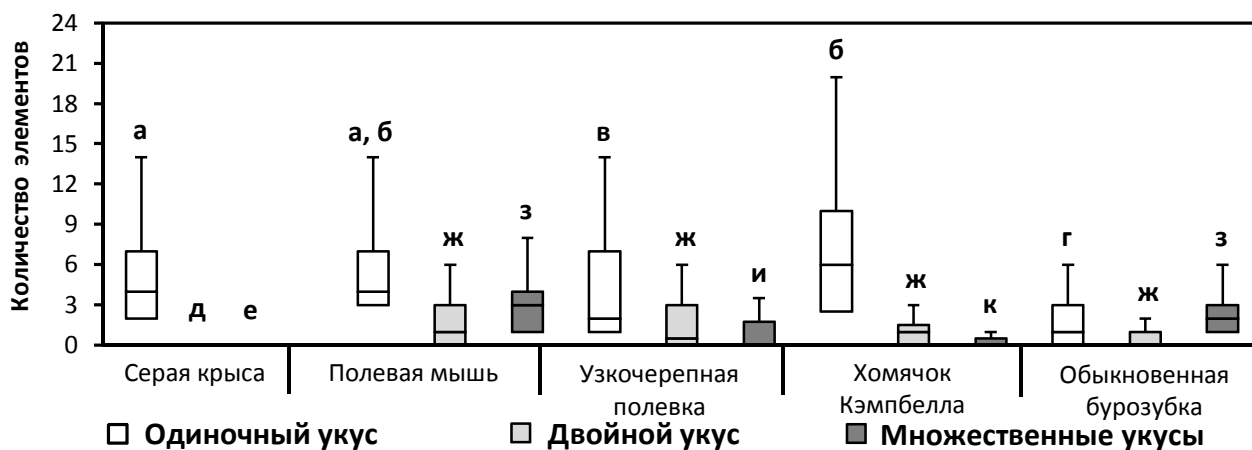


Рис. 3. Количество одиночных, двойных и множественных укусов в одном охотничьем стереотипе. Указаны медианы, квартили 25-75%, отрезки – размах. Данные, отмеченные буквами (в группах: а, б, в, г; д, ж; е, з, и, к), достоверно различаются

Обсуждение и заключение

Внимание исследователей к факультативному охотничьему поведению зерноядных грызунов было привлечено совсем недавно, а зеленоядные в этом плане практически не исследовались, за исключением нескольких видов эврифагов, в различной степени тяготеющих к питанию растительной пищей [9]. Эффективное охотничье поведение у зерноядных, с детальным описанием стереотипа охоты, было впервые выявлено у полевой мыши [7]. На примере другого, столь же широко распространенного и многочисленного вида – рыжей полевки (*M. glareolus*), было показано, что отбор успешных охотников в лаборатории приводит к быстрому, в течение нескольких поколений, повышению частоты проявления охотничьего поведения, что служит примером «быстрой эволюции» [5]. Характер поведения в этой работе описан не был. Мы впервые провели детальное сравнение

охотничьего поведения у представителей зерноядных (полевая мышь), зеленоядных (узкочерепная полевка) и всеядных (серая крыса, хомячок Кэмпбелла) грызунов с истинным хищником, облигатно проявляющим охотничье поведение – обыкновенной бурозубкой.

У зеленоядной узкочерепной полевки – самая меньшая среди исследованных видов доля охотящихся особей и наиболее низкая успешность охоты. Примечательно, однако, что у тех особей, которые охотились, схема охотничьего стереотипа практически не отличалась от схемы стереотипа у полевых мышей. Это позволяет предположить у зеленоядных полевок наличие «скрытого» стереотипа охотничьего поведения, типичного для охотящихся грызунов.

У исследованных грызунов схемы охотничьего стереотипа по порядку совершения ключевых элементов оказались сходными, как и сам характер охотничьего поведения. Существенное различие между охотничьими атаками грызунов и насекомоядных состоит в том, что грызуны после захвата добычи зубами («укуса») осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы. Примечательно, что бурозубки атакуют добычу любых размеров только быстрыми укусами, и это считается более примитивной чертой по сравнению с захватом лапами – относительно недавним достижением в филогенетическом плане [4]. Одним из показателей большей специализации кузнечикового хомячка, как грызуна – хищника, является начало атаки с захвата добычи лапами [6]. В нашем исследовании полевые мыши и узкочерепные полевки, в отличие от кузнечиковых хомячков, начинали атаку с захвата насекомого зубами (укуса), а затем хватали его лапами. У хомячков Кэмпбелла стереотип мог начинаться как с укуса, так и с захвата добычи лапами. Таким образом, их охотничий стереотип занимает промежуточное место между другими исследованными грызунами, с одной стороны, и специализированными хищными кузнечиковыми хомячками - с другой.

Результаты сравнительного анализа длин стереотипов и скорости охоты характеризуют бурозубку как эффективного специализированного хищника. Серая крыса также естественно выступает как хищник-генералист, не проявляющий специализированного охотничьего поведения. Крысы используют укус для удержания добычи и последующего захвата лапами, они активно манипулируют удерживаемой добычей, но не умерщвляют ее, а поедают живьем, поэтому добыча часто вырывается, и зверек вынужден возобновить преследование. Хомячки Кэмпбелла эффективно обездвигивают насекомое, быстро откусывая у него все конечности. Примечательно, что как полевые мыши, так и узкочерепные полевки действуют со значительно большей скоростью и гораздо эффективнее, чем крысы или хомячки, повреждая и умерщвляя добычу серией укусов, так же как это делают бурозубки.

Согласно классификации охотничьего поведения мелких грызунов [6] можно предположить, что не только всеядные хомячки Кэмпбелла, зерноядные полевые мыши, но и

зеленоядные узкочерепные полевки обладают прогрессивными чертами охотничьего стереотипа в виде захвата добычи лапами. Охотничий стереотип у этих видов более примитивный, чем у специализированных хищных грызунов, но обладает чертами высокой специфичности и может позволить расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Исследования поддержаны Российским научным фондом (грант № 14-14-00603).

Список литературы

1. Резникова Ж.И. Экология, этология, эволюция. Межвидовые отношения животных: в 2-х т. – М.: Юрайт, 2016. – Т. 2. - 262 с.
2. Резникова Ж.И. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии / Ж.И. Резникова, С.Н. Пантелеева, Я.В. Левенец // Экспериментальная психология. – 2014. – Т. 7, № 3. – С. 112–125.
3. 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, № 4. – P. 687–696.
4. Eisenberg J.F. The phylogenesis of predatory behavior in mammals / J.F. Eisenberg, P. Leyhausen // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. – 1972. – Vol. 30, № 1. – P. 59–93.
5. 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. – Vol. 33, № 9. – P. 2429–2440.
6. Langley W.M. Comparison of predatory behaviors of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) // *Journal of Comparative Psychology*. – 1994. – Vol. 108, № 4. – P. 394–400.
7. Panteleeva S. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first "count", then hunt / S. Panteleeva, Z. Reznikova, O. Vygoniyailova // *Frontiers in Psychology*. – 2013. – Vol. 4. – P. 45–53.
8. 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. – Vol. 519, № 1. – P. 64–74.
9. 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 &*

