ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2021, том 82, № 1, с. 26–47

УДК 57.025;57.026

ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТЕРЕОТИПОВ И ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О НИХ

© 2021 г. Ж. И. Резникова[1, 2, *], С. Н. Пантелеева[1, 2], А. А. Новиковская[1], Я. В. Левенец[1]

[1]*Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН*
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

[2]*Новосибирский национальный исследовательский государственный университет*
ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090 Россия

**E-mail: zhanna@reznikova.net*

Поступила в редакцию 08.07.2020 г.
После доработки 07.09.2020 г.
Принята к публикации 23.10.2020 г.

Развитие когнитивной этологии и появление новых экспериментальных методов, способствующих раскрытию возможностей интеллекта животных, привели к недооценке роли врожденных стереотипов в поведенческом репертуаре, поскольку исследователи склонны видеть в действиях животных прежде всего когнитивно-емкие феномены. На примере муравьев и грызунов, используя экспериментальную модель взаимодействия с добычей, выявлены относительно гибкие фрагменты врожденных стереотипов, подверженные рекомбинации или выпадению. Мы полагаем, что изменчивость отдельных фрагментов стереотипов лежит в основе формирования видоспецифичного охотничьего поведения. Сочетание врожденной фрагментированности поведенческих стереотипов и простых форм социального обучения может обусловливать формирование некоторых поведенческих традиций в сообществах и популяциях. В обзоре представлены итоги работы научного коллектива и рассмотрены перспективы предложенного нами направления исследований, основанного на детальном анализе поведенческих стереотипов.

DOI: 10.31857/S0044459621010061

Пожалуй, Шекспир был первым, кто поставил вопрос о соотношении природы и воспитания (nature and nurture) в одной из своих последних и самых загадочных пьес “Буря”: “A Devil, a born Devil on whose nature, nurture can never stick, on whom my pain, humanly taken, all lost, quite lost...” (“Черт, по рожденью черт. Его природы не воспитать. Уж сколько я трудов благих потратил, – все пропало даром”; перевод М.А. Кузмина). До сих пор вопрос о соотношении гибкого и стереотипного поведения животных является одним из фундаментальных вопросов этологии и эволюционной биологии в целом. Стоит отметить, что во времена Шекспира этологами (от греческого “этос” – нрав, характер) называли бродячих актеров, которые разыгрывали на улицах и площадях пьесы с отчетливо обозначенными характерами персонажей. Этология как научная биологическая дисциплина, опирающаяся на эволюционные истоки поведения, зародилась в середине XX в. Ее основатели – Лоренц (Lorenz, 1937, 1950) и Тинберген (Tinbergen, 1942, 1951) – разделили в 1973 г. с Фришем (Frisch, 1923, 1947) Нобелевскую премию по физиологии и медицине за открытия, связанные с выявлением моделей индивидуального и группового поведения животных. Вслед за своим учителем Хайнротом (Heinroth, 1911), который предложил использовать фрагменты поведенческих стереотипов птиц для определения различий между видами, 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. При этом выученные цепочки действий могут быть настолько рутинными и повторяющимся, что кажутся генетически закрепленными, и отличить их от врожденного поведения можно только на основании экспериментов (Lorenz, 1952). В то же время при изучении поведения животных в их естественных местообитаниях, как это и принято в этологии, для наблюдения значительного разнообразия сочетаний накопленного индивидуального и соци-

ального опыта, уровня сообразительности и других психофизиологических характеристик нередко бывает достаточно простого, основанного на знании биологии вида приема – вставленного в леток дуплянки мухоловок-пеструшек бумажной трубки (Благосклонов, 1974) или предложения воронам или чайкам пищи в нестандартной ситуации (Obozova et al., 2011; Зорина, 2017).

К настоящему времени этологическая литература включает сотни работ, выполненных на широком спектре видов и основанных на этограммах – функционально систематизированных описаниях поведения животных в пространстве и во времени. При этом произошло размывание первоначального значения терминов и понятий. Развитие когнитивной этологии и появление новых экспериментальных методов исследования интеллекта (обзоры: Резникова, 2005, 2015) привели к недооценке роли врожденных стереотипов поведения: исследователи склонны видеть в действиях животных прежде всего когнитивно-емкие феномены, такие как формирование “культурных традиций” в сообществах. Интересных и новых данных о “высших формах” поведения, в частности об “очагах культуры” в популяциях приматов, врановых, китообразных и других животных, обладающих способностью к сложной социальной и психической деятельности, в последние десятилетия так много (обзоры: Резникова, Пантелеева, 2015; Beans, 2017), что врожденные поведенческие стереотипы стали считаться чем-то вроде “поведения второго сорта”. Между тем врожденные стереотипы составляют основную часть “айсберга” с вершиной из когнитивных достижений; представить картину эволюции поведения биологических видов невозможно без изучения разнообразия врожденных поведенческих моделей (Lorenz, 1952; Reznikova, 2007; Зорина и др., 2013). Популярное в последние годы направление исследований, связанное с нейрологическими и молекулярными механизмами так называемого многокомпонентного (или многоцелевого) поведения (Rook et al., 2020), также далеко от этологического подхода.

Видотипическое стереотипное поведение обычно представляется стабильным и цельным. Меж тем в некоторых естественных ситуациях иногда удается пронаблюдать “перепутывание”, а иногда и выпадение отдельных частей стереотипа. Например, впервые рожающая собака может сначала подталкивать щенка к соскам и лишь затем перегрызать пуповину (и таким образом навредить щенку), может “забыть” съесть послед или начать вылизывать щенка в неподходящее время. Можно наблюдать и вклинивание в процесс родов фрагментов постороннего стереотипа – реакции “чужой в гнезде”, направленной на собственного щенка, которому придется доживать жизнь с разорванным ухом.

Понятие о фрагментировании стереотипов до сих пор носило интуитивный характер и не было экспериментально подтверждено на естественных поведенческих моделях. Мы понимаем под фрагментированностью поведенческих стереотипов рекомбинацию или выпадение отдельных частей. Нам удалось найти поведенческую модель, позволяющую впервые экспериментально исследовать естественную фрагментированность стереотипов – факультативное охотничье поведение муравьев и грызунов (Reznikova, Panteleeva, 2008; Резникова, Пантелеева, 2015; Reznikova et al., 2017; Пантелеева и др., 2019). В отличие от облигатных моделей поведения (таких как брачные ритуалы, ключевые моменты взаимодействия родителей и потомков, криптические реакции), которые подвержены жесткому давлению отбора и потому мало изменчивы, факультативные стереотипы проявляются с определенной степенью индивидуальной и популяционной изменчивости. Как известно, в ряде случаев стереотипное поведение может служить основанием для формирования эволюционно стабильных стратегий (Maynard Smith, Price, 1973). Примером эволюционно стабильных стратегий, основанных на облигатных стереотипах, может служить наличие в популяциях группировок с устойчиво отклоняющимися сексуальными предпочтениями, когда брачные стереотипы адресуются не конспецификам противоположного пола и репродуктивного возраста, а представителям иных фракций (Ryabko, Reznikova, 2015). Примером факультативных стереотипов, лежащих в основании эволюционно стабильных стратегий, является переключение на разные источники пищи, сопровождающееся у отдельных фракций популяции стойкими изменениями в поведении (Пантелеева и др., 2019). Применение к анализу этограмм, представленных в виде “биологических текстов”, метода сжатия данных, основанного на сочетании идей колмогоровской сложности и классических фишеровских методов статистического тестирования гипотез (Ryabko et al., 2013; Reznikova et al., 2017, 2019; Levenets et al., 2020), а также количественное сравнение соотношения, порядка и встречаемости элементов поведения привели нас к гипотезе, что фрагментированность поведенческих стереотипов является их естественным состоянием в популяции, выпадение и рекомбинация отдельных фрагментов может служить источником эволюционных преобразований. Исследование факультативного охотничьего поведения грызунов и муравьев позволило нам количественно оценить гибкость отдельных фрагментов в стереотипах и по-новому взглянуть на механизмы эволюции поведения, а также на возможные пути становления “культурных традиций” в популяциях.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

История изучения поведенческих стереотипов уходит корнями в психиатрию и сравнительную психологию. Британский психиатр Джон Лэнгдон Даун (Down, 1887) классифицировал поведенческие стереотипы, характерные для идиотов разных этнических групп ("монголоидные" стереотипы описаны как "синдром Дауна"). Одна из характеристик, общая для расстройств аутического спектра, состоит в крайней ритуализации действий (Bishop et al., 2006). Стереотипизация поведения, которая для человека может быть показателем патологии, для животных является составляющей видового репертуара. Мы понимаем под *поведенческими стереотипами* поведенческие последовательности, состоящие из устойчиво повторяющихся элементов (Пантелеева и др., 2010; Reznikova et al., 2012, 2019). От стереотипов отличаются *стереотипии* – повторяющиеся неизменные формы поведения без очевидной цели и функции, такие как кружение или хождение на месте (Mason, 1991). 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 (Francis et al., 2003; 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, 2019). 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. В качестве элементарных единиц, из которых состоит поведенческий стереотип, мы рассматриваем *элементы поведения*, т.е. элементарные двигательные акты и позы (Tinbergen, 1951). Так, стереотип охотничьего поведения может включать элементы, связанные с преследованием добычи, атакой, умерщвлением и обработкой жертвы. Поведенческий элемент считается врожденным, если при первых же взаимодействиях со стимулом он полностью проявляется (Дьюсбери, 1981). Поведенческий стереотип может включать в себя в виде составной части *фиксированный комплекс действий* (ФКД; fixed action pattern – FAP sensu Lorenz, Tinbergen, 1938) – генетически обусловленную последовательность поведенческих элементов, постоянных по составу и по порядку совершения. Примерами могут служить ФКД захвата добычи, спаривания, чистки тела. Стартуя по принципу "спускового крючка" в ответ на воздействие ключевого стимула, ФКД разворачивается как единая серия действий, вплоть до завершающего акта, и является неделимым: если старт состоялся, то ФКД дойдет до конца (обзор: Зорина и др., 2013). Например, умывание мордочки у грызунов включает до 25 движений передних конечностей, шеи и головы, следующих в строго определенном "синтаксическом" (включающем иерархически соподчиненные элементы) порядке (Berridge, 1990; Berridge et al., 2005). Этот комплекс действий проявляется в раннем возрасте, в дальнейшем не меняется, и действия не прерываются, даже если воспрепятствовать контакту конечностей с телом, что как раз и является надежным признаком ФКД (Golani, Fentress, 1985; Dixon et al., 2008). В стереотип охотничьего поведения у разных животных в качестве ФКД входит атака, включающая бросок на добычу и ее схватывание. Стоит отметить, что в современной этологической литературе "pattern" используется в более 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, рассматривая его как последовательность устойчиво повторяющихся поведенческих элементов.

ЧТО ИЗВЕСТНО О ФРАГМЕНТИРОВАНИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

В литературе фрагментированное поведение отмечалось у животных в состоянии клинически моделированного стресса (Ivy et al., 2008), при серьезных эмоциональных и физических нарушениях (Eilam 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 (MacDonald, Ginsburg, 1981; Frank H., Frank M., 1982). В стрессовых ситуациях, таких как временное перемещение в незнакомую обстановку или на ярко освещенную арену, у лабораторных крыс наблюдается фрагментирование груминга: отдельные элементы пропускаются, их последовательность может изменяться и нередко остается незавершенной (Kalueff et al., 2007). У лишенных подстилки кормящих самок крыс проявляется хаотичность и фрагментированность элементов 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).

Красноречивые примеры фрагментированного поведения дают исследования гибридов. Сравнительный анализ поведения гибридов и родитель-

ских 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. Например, проявление агрессии у койотов 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 (Fox, 1975). Выявлена сложность наследования врожденных паттернов коммуникации у гибридов койотов и биглей (Moon-Fanelli, 2011). Во время слабо выраженной угрозы койоты могут рычать, как и собаки. При явно выраженной угрозе видотипичный паттерн койотов – это "зевок": рот открыт, губы отведены, животное шипит, голова и хвост опущены, а спина максимально выгнута, при этом может наблюдаться семенящая походка. Этот паттерн демонстрируется койотами в таких же коммуникативных ситуациях, что и рычание у собак. Гибриды в том же социальном контексте демонстрировали набор реакций от полного до частичного проявления "зевка", например, могли шипеть, слегка выгнув спину и не полностью открывая рот. 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. rovneri* 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. Были выявлены единичные гены, контролирующие ритуалы ухаживания у пауков-волков и отвечающие за поведенческие механизмы репродуктивной изоляции (Stratton, Uetz, 1986). Интересно отметить, что, хотя ритуальное поведение ухаживания подвержено строгому давлению отбора, самцы дрозофил с отсутствующим геном, отвечающим за важные детали брачного поведения, могут обучиться элементам этого поведения при содержании в группе, что приводит к успешному спариванию (Pan, Baker, 2014).

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; Зорина, 1998; Bekoff, Byers, 1998, и др.). Классические описания игр шимпанзе и их сравнение с игрой ребенка принадлежат перу Н.Н. Ладыгиной-Котс (1935). В играх животных фрагментированность принимает форму прерванных последовательностей, в которые могут "вклиниваться" элементы другого поведения, а отдельные элементы поведенческой цепочки могут повторяться или менять порядок (обзоры: Klinger, 1969; Bekoff, 1976; Lancy, 1980; Spinka et al., 2001; Vanderschuren, Trezza, 2013). У детенышей черных медведей *Ursus americanus* игровая борьба включает отдельные элементы сексуального поведения, чего никогда не замечалось в агонистическом поведении взрослых животных (Henry, Herrero, 1974). У неполовозрелых крыс (Poole, Fish, 1976; Smith, 1982) и сусликов *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).

"МУРАВЬИНАЯ КУЛЬТУРА" ИЛИ "СПЯЩИЕ" ФРАГМЕНТЫ СТЕРЕОТИПА? РОЖДЕНИЕ ГИПОТЕЗЫ

Наблюдая за муравьями *Myrmica rubra*, которые неожиданно умело охотились на прыгающих ногохвосток *Tomocerus sibiricus* (Collembola), мы столкнулись с ситуацией, описанной Лемом в фантастическом рассказе "Формула Лимфатера": там муравьи, привезенные из джунглей Амазонки, случайно оказавшись на пустынных скалах, сразу стали сооружать ловушки для никогда прежде ими не виденных мелких прыгающих клещиков. Откуда муравьи "знали", что и как надо делать? Наша ситуация поначалу, казалось бы, отклоняется от фантастического сюжета. Члены семей *M. rubra*, обитающих в местах, где ногохвостки не водятся, в полевых экспериментах не реагировали на предложенную им прыгающую

добычу. Зато в местах, богатых ногохвостками, муравьи споровисто добывали их, одну за другой. Исследование состава добычи, приносимой фуражирами в гнезда, показало, что доля ногохвосток может достигать 100%, т.е. муравьи могут полностью на них переключаться. В полевых экспериментах встречи с жертвами были организованы вблизи гнезд муравьев, в стеклянных контейнерах, вкопанных в почву и содержащих прозрачный субстрат (пластиковую соломку) для облегчения наблюдения. Сходные эксперименты, проведенные в лаборатории, позволяли фиксировать все действия насекомых с помощью видеосъемки. Коллемболы снабжены прыгательной вилкой и могут быстро менять направление движения, являясь, таким образом, не совсем легкой для поимки добычей. До наших исследований (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003) охота муравьев на подвижных ногохвосток рассматривалась в ряду экзотических феноменов. Известно, что специализированными охотниками на коллембол и других мелких прыгающих насекомых являются обитающие в тропиках и субтропиках муравьи трибы Dacetini, обладающие захлопывающимися мандибулами – "ловушками" (Длусский, 1993). У *Myrmica* ничего подобного нет, и муравьи применяют для поимки прыгающей добычи довольно сложный поведенческий стереотип, который мы назвали "атака наскоком": обнаружение добычи, быстрый "наскок" на нее сверху, схватывание жвалами с возможным "перехватом поудобнее" и, наконец, умерщвляющий удар жалом. Почему члены одних семей "знают", как надо охотиться, а другие игнорируют потенциальную жертву?

Для того чтобы проверить различные гипотезы на этот счет, мы поместили в лабораторию несколько семей и создали группы "наивных" особей, которые вышли из куколок в лаборатории и никогда не встречались ни с потенциальной добычей, ни со своими "взрослыми" сородичами. Таким образом, мы применили к муравьям классическую технику "Каспар-Хаузер" экспериментов (Manning, 2005), названных так в этологии по имени юноши, воспитанного в изоляции, героя исторических легенд и литературных произведений. Подобные эксперименты позволяют вычленить в поведении животных врожденную компоненту, лишенную влияния приобретенного опыта (Резникова, 2011).

В экспериментальных исследованиях на муравьях *M. rubra* (Резникова, Пантелеева, 2015) мы проверили три гипотезы: 1) "жертва как релизер", 2) "муравьиная культура" (распространение навыка путем подражания) и 3) распределенное социальное обучение (подробнее см. ниже). Первая гипотеза основана на том, что сенсорные стимулы, исходящие от потенциальной жертвы, могут пробуждать охотничье поведение, направленное именно на данный, специфический для испытуемого молодого хищника, тип добычи. В основе такой реакции лежит врожденный "шаблон восприятия" (Guerra, Amici, 2018; Reznikova, 2018). Нередко для реализации охотничьего поведения необходим кумулятивный эффект от нескольких встреч (Резникова, 2019). Постепенное "включение" последовательности поведенческих актов на основе получаемых стимулов известно не только для охотничьего стереотипа, но и для других форм поведения животных (Зорина и др., 2013). Мы сравнили эффективность охоты у "наивных" физиологически зрелых муравьев и у членов контрольной ("дикой") семьи. Последние демонстрировали высокую эффективность: из 214 тестов 116 закончились поимкой ногохвостки уже в первые пять минут, а в остальных случаях муравьи по крайней мере совершали охотничьи выпады. "Наивные" муравьи вели себя совершенно иначе. Они относились к ногохвосткам так же мирно, как и к членам своей семьи, ощупывали их и даже вступали в антеннальные контакты, что у насекомых функционально соответствует опознавательному поведению собак, обнюхивающих друг друга под хвостом. В отдельных сериях опытов "наивные" муравьи либо имели возможность неограниченного доступа к контейнеру с ногохвостками, либо помещались в него на 20 часов. Несмотря на сотни наблюдаемых контактов каждой особи с потенциальной добычей, ни одна из них не продемонстрировала охотничьего поведения. Итак, стимулы, получаемые от ногохвосток, не пробуждают охотничьего поведения у "наивных" муравьев. Эти экспериментальные муравьи вышли в лаборатории из куколок, взятых в местообитаниях, богатых ногохвостками, и на стадии личинок, возможно, были вскормлены гемолимфой этих животных (напомним, что ногохвостки составляют до 100% добычи муравьев, и эта добыча предназначена для выкармливания молоди). Таким образом, мы констатировали отсутствие видового шаблона восприятия коллембол как добычи у *M. rubra*, что позволило отвергнуть гипотезу "жертва как релизер".

Вторая гипотеза ("обучение путем подражания") была основана на том, что в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи освоили процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами. На пути проверки этого предположения "Формула Лимфатера" неожиданно напомнила о себе. В рассказе Лема подсказка для создателя думающей машины заключалась в процентной доле муравьев, "догадавшихся" строить ловушки: 0.2–0.4%. Подобно добросовестному вымышленному мирмекологу, мы тоже протестировали сотни "наивных" муравьев и получили неожиданно сходный результат: в одной из "наивных" семей 7 особей из 123 при первой же встрече с ногохвосткой продемонстрировали весь стереотип

охотничьего поведения по принципу “все и сразу”. В следующей серии экспериментов мы отбирали самых активных среди “наивных” муравьев, увеличив таким образом их концентрацию, и сравнивали их охотничье поведение с поведением членов естественной семьи. Пристальное внимание к проявлению стереотипов позволило классифицировать их, выделив среди “наивных” муравьев “прирожденных охотников”, а также обладателей как полных стереотипов, так и незавершенных, состоящих лишь из отдельных фрагментов и потому неэффективных. Оказалось, что если сравнивать только полные стереотипы, то у “наивных” охотников они достоверно короче, чем у членов естественных семей (“диких” муравьев). В стереотипах “наивных прирожденных охотников” с большей частотой встречаются ключевые элементы (т.е. такие, без которых совершение стереотипа невозможно) и с меньшей – необязательные, составляющие “шум”. Анализ поведенческих последовательностей муравьев как “биологических текстов” с применением метода сжатия данных, реализованного в программах-архиваторах (Ryabko et al., 2013), показал, что сложность охотничьих стереотипов у “наивных” муравьев существенно меньше. Это означает, что полные стереотипы у “наивных прирожденных охотников” более лаконичны и целенаправленны, чем у членов естественных семей (Пантелеева и др., 2010). Этот подход, по нашему мнению, может применяться для разделения врожденных и приобретенных форм поведения и помочь избежать весьма громоздких “Каспар-Хаузер” (изоляционных) экспериментов. Даже если бы мы обнаружили только одну особь, демонстрирующую стереотип охотничьего поведения по отношению к прыгающей добыче по принципу “все и сразу”, то и в этом случае можно было бы предполагать наличие генетически зафиксированной целостной последовательности поведенческих актов. Полученные нами данные позволяют предположить, что в семье муравьев, при отсутствии видового шаблона восприятия прыгающей добычи, есть немногочисленные индивидуумы, обладающие таким шаблоном и врожденной программой стереотипа “атака наскоком”. У таких “прирожденных охотников” встреча со специфической потенциальной жертвой служит пусковым механизмом для проявления целостного стереотипа. Выявленные нами обладатели неполных стереотипов, т.е. лишь отдельных фрагментов охотничьего поведения, по-видимому, способны их достроить до полных, подражая действиям “прирожденных охотников”. В местах, богатых потенциальной добычей, это может происходить достаточно часто, и, вероятно, имеет место кумулятивный эффект. Для формирования подражания в этой ситуации достаточно самой простой формы социального обучения – так называемого “социального облегчения”, когда выполнение инстинктивной цепочки действий одним индивидуумом служит релизером для активации такого же поведения у наблюдателей (Galef, 1998; Резникова, 2004, 2009). Таким образом, мы пришли к смежной с гипотезой “культуры” гипотезе распределенного социального обучения: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов, если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы (Reznikova, Panteleeva, 2008; Резникова, Пантелеева, 2015). Возможно, что большинство известных “культурных традиций” у животных формировалось по принципу распределенного социального обучения, однако это предположение еще далеко от принятия научным сообществом. Современные теории “культуры у животных” основаны не на действии фрагментов врожденных программ, как предложенная нами гипотеза распределенного социального обучения, а на лидирующей роли когнитивных механизмов и сложных форм социального обучения (подражание и “учительство”) (Lotem et al., 2017). Экспериментально проверить гипотезу распределенного социального обучения мы решили на социальных видах грызунов. За 12 лет исследований нам удалось обнаружить, во-первых, таких же “прирожденных охотников”, как специализированные хищники-хомячки, среди зерноядных и зеленоядных видов грызунов, а во-вторых, как и в опытах с муравьями, особей, которые демонстрировали неполные стереотипы охотничьего поведения. Выявленная нами подвижность отдельных фрагментов в стереотипах охотничьего поведения у грызунов навела нас на мысль о возможных путях его эволюции.

ГРЫЗУНЫ – НЕОЖИДАННЫЕ ОХОТНИКИ

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. Грызуны населяют разнообразные биотопы, нередко обитают в высоко изменчивой среде и служат добычей для многих хищников. Все это требует от них высоко развитой исследовательской активности (Котенкова и др., 1989; Kotenkova et al., 1994), быстрой реакции на опасность и разнообразия тактик защиты (Rabi et al., 2017). Это невозможно без хорошей памяти, тонкого различения стимулов и способности к обучению (Panteleeva et al., 2013; Reznikova et al., 2019). Облигатные поведенческие стереотипы, такие как последова-

тельности действий при сексуальном поведении, обеспечивающие видовую изоляцию (Васильева и др., 2017; Ambaryan et al., 2019), и криптические реакции, необходимые для выживания (Rabi et al., 2017), у грызунов фиксированы. Факультативные поведенческие стереотипы у грызунов исследованы главным образом на примере территориального и социального поведения (Randall et al., 2005; Громов, 2008) и систем спаривания и ухода за потомством (Потапов и др., 2010, 2012; Tchabovsky et al., 2019). Интересным направлением в этой области является исследование действия нейрофизиологических механизмов, обеспечивающих эпигенетическое программирование социального поведения и появление новых наследуемых модификаций фенотипа, служащих материалом для естественного отбора (Громов, 2020; Gromov, 2020). Охотничье поведение грызунов ранее исследовалось в основном как облигатное у специализированных хищников (обзор: Левенец и др., 2019), а межвидовая и внутривидовая изменчивость реакций на добычу не изучались.

Для многих грызунов отмечено включение в рацион беспозвоночных и даже мелких позвоночных (Landry, 1970). Однако сведения о животной пище грызунов получены на основе анализа желудков и фекалий (Левенец и др., 2016). Наблюдения за поимкой добычи даже у тех видов, которые известны как специализированные охотники, производились у зверьков, отловленных в естественных условиях и помещенных в лабораторию (Rowe A., Rowe M., 2006). Отдельные наблюдения за охотой на беспозвоночных (саранчовые и бабочки) в природе известны лишь для хомячка Кэмпбелла (Левенец и др., 2019). Процесс охоты на подвижную добычу в лабораторных условиях до недавнего времени исследовался лишь на примере нескольких видов: хищного кузнечикового хомячка *Onychomys torridus*, всеядных белоногого и оленьего хомячков *Peromyscus leucopus* и *P. maniculatus* (Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989; Rowe A., Rowe M., 2006), сирийского хомячка *Mesocricetus auratus* (Polsky, 1977; Langley, 1986), а также серой крысы *Rattus norvegicus* (Haug, Johnson, 1991). На примере хомячков была выявлена роль индивидуальных навыков: кузнечиковые хомячки уже при первой встрече с потенциальной жертвой проявляют охотничье поведение во всех деталях, тогда как у белоногого и оленьего хомячков эффективное взаимодействие с добычей требует накопления опыта (Kreiter, Timberlake, 1988). Это дает основание полагать, что у разных видов грызунов степень наследственно закрепленной координации моторных актов при охотничьем поведении различна. Представители рода кузнечиковых хомячков *Onychomys*, как специализированные охотники, обладают морфологическими и физиологическими адаптациями к взаимодействию с подвижной добычей, в том числе такой опасной, как скорпионы (Sarko et al., 2011).

Мелкие млекопитающие в естественных условиях лесной зоны постоянно взаимодействуют с рыжими лесными муравьями. Такие взаимодействия включают конкуренцию за пространство, синойкию и трофические отношения (Пантелеева и др., 2016). В лабораторных экспериментах нам впервые удалось наблюдать активную охоту полевых мышей *Apodemus agrarius* на подвижных насекомых, в том числе таких многочисленных, агрессивных и опасных, как рыжие лесные муравьи. Полевые мыши, не боясь укусов и брызг муравьиной кислоты, направленных им в глаза, убивали до 40 муравьев подряд и поедали их целиком, включая антенны и ноги (Пантелеева и др., 2011). В экспериментах, где полевым мышам предлагали на выбор прозрачные контейнеры с различным количеством подвижных и агрессивных муравьев, выяснилось, что эти грызуны способны оценивать количество единиц опасной добычи и выбирать меньшее, обеспечивая себе таким образом условия для более комфортной охоты (Panteleeva et al., 2013). В отличие от хищных кузнечиковых хомячков, обладающих рядом физиологических адаптаций к взаимодействию с опасной добычей (Sarko et al., 2011), полевые мыши “вооружены” только эффективным стереотипом охотничьего поведения (Reznikova et al., 2017) и когнитивными способностями, позволяющими им оптимизировать взаимодействие с опасными насекомыми (Panteleeva et al., 2013).

Применяя единую схему лабораторных экспериментов, мы исследовали охотничье поведение по отношению к подвижным насекомым у грызунов с разными типами питания и различной социальной организацией. Всего было исследовано 133 особи серых крыс *R. norvegicus*, 26 полевых мышей *A. agrarius*, 19 хомячков Кэмпбелла *Phodopus campbelli*, 30 джунгарских хомячков *P. sungorus*, 8 хомячков Эверсманна *Allocricetulus eversmanni*, 13 монгольских хомячков *Al. curtatus*, 46 узкочерепных полевок *Lasiopodomys gregalis*, 22 восточноевропейские полевки *Microtus levis*, 53 тувинские полевки *Alticola tuvinicus*, 104 ольхонские полевки *Alt. olchonensis*, 72 плоскочерепные полевки *Alt. strelzowi*, 61 когтистая песчанка *Meriones unguiculatus*, 21 жирнохвостая песчанка *Pachyuromys duprasi*.

Для сравнения охотничьей активности грызунов с действиями специализированного охотника мы выбрали насекомоядный вид – обыкновенную бурозубку *Sorex araneus*. Хотя строение ротового аппарата и конечностей землеройковых отличается от таковых у грызунов, нас интересовало сравнение с поведением активного и подвижного специализированного хищника, сходного с грызунами по размерам. Немаловажным фактором

является сходство современных представителей отряда Soricomorpha с ранними млекопитающими – не только размерами тела и мозга, но, по-видимому, и поведенческими возможностями (Kielan-Jaworowska, 2004; Catania, Henry, 2006). Это позволяет представить эволюционные тенденции поведенческих адаптаций, которые способствуют охотничьей деятельности (Langley, 1994). Этологические и физиологические аспекты охоты на подвижных насекомых (сверчков) были детально исследованы на примере этрусской землеройки *Suncus etruscus* (обзор: Brecht et al., 2011). Это один из самых быстрых и эффективных специализированных хищников, способный обнаружить сверчка, едва соприкоснувшись с ним одной из вибрисс, моментально атаковать и умертвить. В качестве потенциальной жертвы мы в своих экспериментах, как и многие исследователи охотничьей деятельности грызунов, выбрали разводимых в культуре мраморных тараканов (средняя длина тела 26 мм). Эти насекомые очень подвижны, обладают высокой пищевой привлекательностью для грызунов и в то же время безопасны и не вызывают у зверьков защитных реакций (Santos et al., 2012). Для сравнения с поведением грызунов по отношению к малоподвижной добыче использовались личинки мучного хрущака (средняя длина 25 мм). Происхождение и возраст животных, соотношение самцов и самок, детали содержания в лаборатории и методики экспериментов подробно описаны в конкретных публикациях (Reznikova et al., 2017, 2019; Левенец и др., 2019; Пантелеева и др., 2019, 2020). Важно отметить, что исследуемые грызуны были “наивны” по отношению к подвижной добыче, т.е. по условиям содержания они ранее не сталкивались с имаго насекомых. Жирнохвостые песчанки в зоопарке получали личинок мучного хрущака и зофобаса, остальные зверьки получали различные белковые добавки к кормам, в том числе сухих беспозвоночных. Отметим, что нас интересовали именно детали поведения грызунов при взаимодействии с подвижными насекомыми, а не пищевые предпочтения.

Эксперименты были организованы по единой схеме для всех видов: животные помещались по одному в прозрачную арену, куда сверху опускали насекомое. Взаимодействие зверька и потенциальной добычи фиксировали с помощью видеокамеры. Видеозаписи обрабатывали в программе The Observer при замедлении скорости воспроизведения и составляли “словарь” элементов поведения (всего их оказалось 19), обозначая их буквами. Например, W – захват добычи зубами (укус), E – схватывание добычи лапами, Q – преследование добычи бегом, R – перехват добычи лапами и т.д. Последовательность совершаемых элементов поведения, без учета их длительности, записывалась в виде “текстов” (например, SEWEHSWEHSEWWEHR, QWEWER и т.п.). Для примера, QWEWER означает следующую последовательность действий: преследование бегом (Q), укус (W), схватывание насекомого лапами (E), еще один укус (W), опять схватывание (E), перехват объекта лапами (R). Начало поедания добычи соответствовало окончанию охотничьего стереотипа. Количественное сравнение характеристик текстовых файлов разных видов и оценка сложности этограмм, записанных как “биологические тексты”, путем сжатия их архиваторами (Ryabko et al., 2013; Reznikova et al., 2019; Levenets et al., 2020) позволили нам выявить определенные закономерности в характере охотничьего поведения разных видов. 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.

Оказалось, что не только зерноядные полевые мыши и хомячки, но и зеленоядные полевки демонстрируют целенаправленное взаимодействие с подвижной добычей по типу “хищник–жертва”. У насекомоядной бурозубки охотничий стереотип проявляется облигатно. Столь же “стопроцентными” охотниками среди исследованных видов оказались хомячки Эверсманна, монгольские хомячки и жирнохвостые песчанки. У остальных видов охотничье поведение проявлялось факультативно: так, охотников оказалось около 70% среди полевых мышей и тувинских полевок, более половины (50–60%) у серых крыс, хомячков Кэмпбелла, восточноевропейских, плоскочерепных и ольхонских полевок, а у джунгарских хомячков и узкочерепных полевок – 25 и 35% соответственно. Мы полагаем, что лабораторные эксперименты отражают соотношение охотников и особей, равнодушных к насекомым, в естественных популяциях. В данном случае мы, как и в описанной выше ситуации с муравьями, имеем в виду количество носителей эффективного и целенаправленного охотничьего стереотипа, проявляющегося по отношению к подвижной жертве по принципу “все и сразу” в экспериментальных условиях.

У разных видов мы сравнили успешность охоты: соотношение количества успешных атак, заканчивающихся поимкой добычи, и неуспешных, когда насекомым удавалось убежать. Этот показатель составил у восточноевропейской и узкочерепной полевок 11 и 27% соответственно, у хомячка Эверсманна 46%, у серой крысы, хомячка Кэмпбелла, когтистой и жирнохвостой песчанок, плоскочерепной и тувинской полевок от 50 до 60%, у джунгарского хомячка и полевой мыши 67–68%, у ольхонской полевки 75%, у монгольского хомячка 81%. У бурозубки успешность охо-

ты составила 64% (Левенец и др., 2019; Reznikova et al., 2019; Пантелеева и др., 2020). Успешность охоты на подвижных насекомых у грызунов не связана с долей охотников в популяциях. Так, у джунгарских хомячков особей, интересующихся добычей, всего 25%, а показатель успешности охоты один из самых высоких. Как мы увидим ниже, успешность охоты не связана и с относительными размерами исследуемых грызунов и насекомых. Интересно отметить, что у южных кузнечиковых хомячков (*O. torridus*) успешность охоты в экспериментах, сходных с нашими, составляла 73% (Langley, 1986), т.е. многие исследованные нами виды по этому показателю близки к специализированному хищному грызуну. Для сравнения, в естественных условиях у крупных хищных млекопитающих успешность охоты составляет обычно около 50% (Vermeij, 1982). Так, у гепарда из 38 случаев охоты поимка добычи состоялась в 19 (Bissett, Bernard, 2007). Важным показателем охотничьей активности, по нашему мнению, является скорость атаки – интервал времени между последовательно совершаемыми элементами "захват зубами" и "захват лапами" (в любом порядке). Высокая скорость атаки у всех видов в наших экспериментах (в среднем 0.16 с) говорит о скоординированности стереотипных действий.

Охотничье поведение грызунов с разными типами питания оказалось не беспорядочным, а организованным в стереотип, включающий обнаружение, преследование, атаку и обработку добычи – как это описано для специализированных хищников (обзор: Резникова, 2019). Атака, как часть охотничьего стереотипа, включает бросок на добычу и ее захват и может рассматриваться как ФКД. Количественный анализ поведенческих последовательностей показал, что структура охотничьего стереотипа универсальна у исследованных видов, независимо от их пищевой специализации, но соотношение элементов поведения, вероятность перехода между ними и специфика некоторых из них могут варьировать. Эти особенности охотничьего стереотипа направлены на успешный захват, обездвиживание и обработку добычи. Полевые мыши и узкочерепные полевки, как и бурозубки, повреждают насекомое серией быстрых укусов ("искусывают насмерть"). Узкочерепные полевки реже манипулируют добычей, количество "перехватов" у них меньше, чем у других видов. Это придает им некоторую неуверенность в обработке добычи и, хотя и незначительно, влияет на результативность охоты. У всех трех видов скальных полевок охотничий стереотип подобен таковому у эверсмановых хомячков, которые повреждают добычу быстрыми одиночными укусами. У эверсмановых хомячков быстрый захват добычи и повреждение ее точными укусами дополняется действиями передними конечностями, что увеличивает эффективность повреждения насекомого. Хомячки Кэмпбелла, захватив добычу, быстро обездвиживают ее, держа в лапах, ловко поворачивая и откусывая конечности, что, по-видимому, является своеобразной поведенческой адаптацией. Джунгарский хомячок демонстрирует наиболее простой охотничий стереотип: догнать, схватить зубами и сразу начать есть, редко прибегая к манипуляциям.

Врожденное проявление охотничьего поведения было отмечено нами у представителей всех исследованных видов: у каждого вида среди особей, которые никогда не видели живых насекомых, обнаруживались "прирожденные охотники", стереотип которых не требовал достройки. Оптимизация движений при повторных встречах с добычей отмечена лишь у некоторых особей джунгарского хомячка, подобно тому как это было ранее описано для белоногого и оленьего хомячков (Kreiter, Timberlake, 1988). На примере серой крысы мы исследовали вопрос об онтогенезе охотничьего поведения подробно, протестировав 81 взрослую особь и 52 месячных крысенка, выращенных в лаборатории (Reznikova et al., 2019). Проявление стереотипа у этого вида факультативное: примерно у половины особей. При этом те особи, у которых стереотип есть, проявляют его в полной мере с первого же столкновения с подвижным насекомым в возрасте 30 дней. Именно у крысы охотничье поведение оказалось наиболее сложным по сравнению с остальными видами: их манипуляции с добычей изменчивы, переходы от одного элемента к другому мало предсказуемы. Это соответствует высокому показателю сложности этограммы как "текста" (Ryabko et al., 2013): архиватор, предназначенный для нахождения закономерностей в "тексте", легко находит их в этограммах остальных видов, а у крысы делает это с трудом. Охотничьи стереотипы полевых мышей, хомячков и даже зеленоядных полевок оказались столь же лаконичными, целенаправленными и хорошо предсказуемыми, как у специализированных охотников на насекомых – бурозубок (Reznikova et al., 2019). Можно сказать, что в поведенческом репертуаре целого ряда видов грызунов содержится "насекомоядность", проявляющаяся вне зависимости от количества охотников в популяциях. Существенное отличие в организации охотничьего стереотипа крысы, по-видимому, вызвано ее экологической спецификой: этот вид, в отличие от остальных исследованных нами грызунов (зерноядных, зеленоядных и со смешанным питанием), является "широчайшим генералистом" (Modlinska, Pisula, 2020), предпочитая в естественных условиях самые разные виды живой добычи. Все особенности функциональной организации и высокий уровень сложности стереотипов, в полной мере проявившиеся у крыс в возрасте 30 дней, со временем не меняются. Отметим, что размер у месячного крысенка такой же, как у исследованных

нами трех видов скальных полевок, поэтому особенности охотничьего поведения крыс объясняются их видовой спецификой, а не размерами. На второстепенную роль размеров в функциональной организации охотничьего поведения разных видов указывает не только сходство охотничьих стереотипов взрослых крыс и детенышей, но и сопоставление размеров добычи и взрослых зверьков разных видов (Reznikova et al., 2019): длина тела таракана составляет 12% от длины тела крыс, 15% от длины эверсманновых хомячков, 23% от длины полевой мыши и исследованных нами видов полевок и 30% от длины тел двух видов мохноногих хомячков и бурозубки. Этой "линейке" совершенно не соответствуют показатели успешности охоты: как уже отмечалось выше, этот показатель самый высокий у монгольского и джунгарского хомячков, полевой мыши и ольхонской полевки (от 67 до 81%); у тувинской и плоскочерепной полевок успешных атак от 50 до 60%, а у восточноевропейской и узкочерепной полевок – 11 и 27% соответственно (Reznikova et al., 2019; Пантелеева и др., 2020). Размеры монгольского хомячка и хомячка Эверсманна одинаковы, при этом показатели успешности охоты у них различаются почти вдвое: 81 и 46% соответственно (Левенец и др., 2019).

Можно полагать, что наличие носителей эффективного охотничьего стереотипа в популяциях нехищных видов грызунов является эволюционно-стабильной стратегией, позволяющей расширять пищевой спектр за счет подвижных насекомых (Пантелеева и др., 2019). Теория эволюционно стабильных стратегий (ЭСС) была предложена Мэйнардом Смитом и Прайсом (Maynard Smith, Price, 1973) для объяснения сосуществования в популяциях групп индивидуумов с альтернативными стратегиями разрешения конфликтов (классическим примером являются стратегии "голубя" и "ястреба"). Доля носителей определенного типа поведения, по-видимому, может при определенных условиях возрастать, не захватывая популяцию полностью. О потенциале охотничьего поведения грызунов в популяциях говорят эксперименты с целенаправленным отбором охотников у зерно-зеленоядного вида – рыжей полевки *Myodes glareolus* (Konczal et al., 2016). После 13 поколений такого отбора доля полевок, демонстрирующих охотничье поведение по отношению к сверчкам, в экспериментальных линиях зверьков была в 5 раз выше, чем в контрольных группах. Это означает, что при изменении условий достаточно нескольких поколений для увеличения доли охотников в популяциях, если естественный отбор будет им благоприятствовать. В наших экспериментах особей, проявляющих охотничье поведение, было от 25 до 100% у разных видов, т.е. в популяциях поддерживается полиморфизм по этому признаку. Характер охотничьего поведения грызунов до нашей работы в деталях не исследовался, и для изучения сравнительной "конкурентоспособности" различающихся стереотипов в условиях целенаправленного отбора нужны специальные эксперименты.

РОЛЬ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ В ОХОТНИЧЬЕМ ПОВЕДЕНИИ ГРЫЗУНОВ

У грызунов степень вовлеченности лап в процесс охоты существенно варьирует у разных видов, что дает богатый материал для сравнительно-эволюционного анализа (Пантелеева и др., 2019; Reznikova et al., 2019). Умение грызунов манипулировать кистями и пальцами в последние годы привлекает все больше внимания (Karl, Whishaw, 2013; Nagano, Aoyama, 2017). Появление новых методов нейрологического анализа, таких как оптическая визуализация и оптогенетика, позволяет, с одной стороны, более точно судить об эволюционных путях формирования "умелости" передних конечностей, а с другой – развивать на модельных генетических линиях крыс и мышей прикладные направления, связанные с медикаментозной помощью при поражениях отделов мозга, отвечающих за тонкие манипуляции у людей (Whishaw et al., 2017).

Ранее сравнительные исследования были проведены на примере 10 видов грызунов (морские свинки, лабораторные крысы и мыши, сирийские хомячки, серые и рыжие белки, луговые собачки, суслики, когтистые песчанки, бобры), которым предоставляли в распоряжение сухие макароны и семена подсолнечника (Whishaw et al., 1998). Выявлена общая для грызунов схема движений при захвате пищевых объектов: принюхивание, сближение головы и предмета, захват зубами, усаживание на задние лапы, захват передними конечностями, перехваты в удобную позицию. Морские свинки не задействовали лапы, а просто хватали еду зубами (Whishaw et al., 1998). Авторы считают, что речь, возможно, идет о деградации поведенческого признака. Были отмечены особенности манипуляций с пищевыми объектами: песчанки и бобры не только поднимали предметы челюстями, но и хватали и подтягивали их лапами. Луговые собачки и суслики, хватая пищу зубами, затем могут удерживать ее одной лапой. Отмечено, что крысы, поедая семечки, больше используют лапы, а мыши – движения головы; хомячки, сдирая шелуху, поворачивают семя, сгрызая с него оболочку, а песчанки расщелкивают резцами и, единственные среди изученных видов, лапой отбрасывают шелуху в сторону. Эти наблюдения говорят о видоспецифических различиях в действиях грызунов с семенами, подобно тому как мы отметили их в действиях с подвижными насекомыми.

В последние годы на примере лабораторных линий мышей исследован “синтаксис” их манипуляций пищевыми объектами (Whishaw et al., 2017). Особый интерес в этом плане представляет подход, при котором животному фиксируют голову в неподвижном положении, имитируя паралич людей с поражением мозга (инсульт, болезнь Паркинсона и другие). Это позволяет на животных моделях изучать последствия лечения. Захваты кусочков сухих макарон у таких мышей разделили на поддерживающие и направляющие, при этом мыши совершают больше поддерживающих захватов левой лапой, а направляющих – правой. Поведение мыши, поедающей макаронину, организовано в стереотип, состоящий из повторяющихся эпизодов откусывания, включающего движения лапами, и жевания; захваты лапами включают перехваты обеими конечностями, так, чтобы расположить объект поудобнее для укуса. Одна лапа держит объект, а вторая направляет его в рот. Множественные направляющие движения совершаются, по-видимому, без прямого контроля мозга.

В целом же сложные движения передних конечностей при манипуляциях предметами, вероятно, указывают на развитие этих элементов поведения у общего предка грызунов и приматов (Whishaw et al., 1998). В эволюции манипуляторной активности приматов основную роль сыграла, по-видимому, охота на насекомых при древесно-лазающем образе жизни (Cartmill, 1974). В последние годы выяснено, что движения протягивания передних конечностей и акты схватывания имеют разное эволюционное происхождение и контролируются разными нейронными путями, а интегральный визуальный контроль появился именно у приматов. У них развилась уникальная способность “мысленно” подготовить руку к конфигурации схватываемого объекта еще до прикосновения к нему (Karl, Whishaw, 2013).

Как отмечалось выше, особенности поведения грызунов при поимке подвижной добычи исследованы главным образом на примере хомячков, в особенности специализированных хищных видов. Было показано, что, атакуя жертву, они схватывают ее лапами (Langley, 1986; Timberlake, Washburne, 1989; Rowe A., Rowe M., 2006). Крысы способны хватать подвижных сверчков с помощью одной лапы: прижимать и затем кусать; они также могут зажимать добычу между большим пальцем и остальной кистью или между мизинцем и безымянным пальцем (Ivanco et al., 1996). В недавних исследованиях было экспериментально продемонстрировано умение крыс манипулировать орудием (лопаточкой), держа ее передними лапами, чтобы подтягивать к себе кусочки пищи (Nagano, Aoyama, 2017). Экспериментальные исследования нейронных механизмов взаимодействия лабораторных линий мышей с подвижной добычей выявили существенный вклад зрения в процесс манипуляций, сопровождающих охотничью активность (Hoy et al., 2016). Однако, ссылаясь на недостаток этологических исследований, авторы полагают, что у других видов грызунов механизмы взаимодействия с добычей могут существенно отличаться. Наши данные частично восполняют этот пробел. В исследованиях фрагментирования охотничьих стереотипов у разных видов грызунов мы обратили особое внимание на соотношение действий с помощью зубов и лап.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА ФРАГМЕНТИРОВАНИЯ СТЕРЕОТИПОВ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Эксперименты, которые послужили основой для гипотезы о фрагментировании охотничьих стереотипов, мы проводили в 2014–2019 гг. по описанной выше схеме на девяти видах: когтистой песчанке, жирнохвостой песчанке, восточноевропейской полевке, узкочерепной полевке, джунгарском хомячке, хомячке Кэмпбелла и трех видах скальных полевок р. *Alticola*: тувинской, ольхонской и плоскочерепной. По результатам многократных наблюдений за процессом охоты сравнивали у разных видов соотношение успешных и неуспешных охотничьих стереотипов и анализировали количественный состав разных элементов в них. Для получения и сравнения схем охотничьих стереотипов разных видов составляли матрицы вероятностей перехода одного элемента в другой (Casarrubea et al., 2008) и отображали их затем графически (Espejo, Mir, 1993; Cavraro et al., 2013).

Сравнение результативности охоты у грызунов позволило нам, по аналогии с исследованием охоты муравьев на прыгающую добычу (Reznikova, Panteleeva, 2008), разделить всех протестированных животных на три группы: “прирожденных охотников”, которые успешно ловили подвижное насекомое при первой же встрече с ним, “не охотящихся” особей, которые совсем не интересовались подвижной добычей, и “не прирожденных охотников”, которые ловили добычу, но не с первого раза, а после нескольких неудач (их бывало до 10 в повторяющихся тестах). Чтобы избежать влияния псевдорепликаций, мы рандомизировали данные (табл. 1). Можно полагать, что у таких особей при повторных встречах с потенциальной жертвой происходила достройка врожденного стереотипа (Фабри, 1976; Зорина и др., 2013). Недавно на примере лабораторных мышей были выявлены нейронные механизмы интеграции паттерна охоты при взаимодействии с добычей, которые, возможно, лежат в основе такой достройки (Hoy et al., 2016). Наибольшая доля “прирожден-

Таблица 1. Доли стереотипов с различными комбинациями элементов “захват добычи лапами” (E) и “захват зубами” (W)

	Доля стереотипов, в которых выпадал элемент “захват лапами”		Доля стереотипов, в которых выпадал элемент “захват зубами”		Доля атак, начавшихся с захвата зубами	
	успешные	неуспешные	успешные	неуспешные	полные	неполные
Когтистая песчанка (n = 37)	0.0% а (0 из 58)	0.0% а (0 из 51)	8.6% а (5 из 58)	68.6% а (35 из 51)	11.4% а (21 из 184)	–
Жирнохвостая песчанка (n = 21)	0.0% а (0 из 38)	0.0% а, б (0 из 15)	31.6% б (12 из 38)	13.3% б, в (2 из 15)	13.4% а (9 из 67)	–
Тувинская полевка (n = 54)	0.0% а (0 из 90)	20.8% б (15 из 72)	0.0% а, в (0 из 90)	1.4% в (1 из 72)	98.9% б (175 из 177)	100.0% а (16 из 16)
Плоскочерепная полевка (n = 47)	0.0% а (0 из 66)	35.8% б (19 из 53)	0.0% а, в (0 из 66)	0.0% в (из 53)	100.0% б (127 из 127)	100.0% а (20 из 20)
Ольхонская полевка (n = 71)	0.0% а (0 из 196)	34.7% б (25 из 72)	0.0% в (0 из 196)	0.0% в (0 из 72)	100.0% б (348 из 348)	100.0% а (34 из 34)
Восточноевропейская полевка (n = 13)	0.0% а (0 из 8)	15.6% б (13 из 83)	0.0% а, в (0 из 8)	2.4% в (2 из 83)	96.1% б (149 из 155)	90.0% а (20 из 22)
Узкочерепная полевка (n = 19)	0.0% а (0 из 15)	28.9% б (13 из 45)	0.0% а, в (0 из 15)	0.0% в (0 из 45)	98.0% б (99 из 101)	100.0% а (14 из 14)
Хомячок Кэмпбелла (n = 12)	0.0% а (0 из 26)	5.3% а, б (1 из 19)	0.0% а, в (0 из 26)	21.1% б, в (4 из 19)	68.4% в (91 из 133)	20.0% б (1 из 5)
Джунгарский хомячок (n = 16)	0.0% а (0 из 48)	12.5% а, б (3 из 24)	0.0% а, в (0 из 48)	29.2% б (7 из 24)	32.1% г (50 из 156)	25.0% б (3 из 12)

Примечание. Разные буквы (а, б, в, г) внутри каждого столбца указывают на значимые различия в соответствии с точным критерием Фишера с поправкой Бонферрони, $p < 0.05$; неполных стереотипов у обоих видов песчанок не выявлено. Данные в таблице получены в результате рандомизации с 50%-ной аппроксимацией всего пула стереотипов, полученных для каждого вида. n – общее количество охотившихся животных.

ных охотников” оказалась у жирнохвостой песчанки и ольхонской полевки (более половины зверьков), а также у когтистой песчанки (немногим менее половины). Меньше всего – у хомячка Кэмпбелла (2 особи из 19), узкочерепной (4 из 46) и восточноевропейской полевок (1 из 22). Как и в ситуации с муравьями – охотниками на ногохвосток, – даже одной особи, проявляющей полный стереотип по принципу “все и сразу” достаточно для того, чтобы заключить, что в популяции такой стереотип доступен. “Не-охотников” у жирнохвостой песчанки не было совсем, у остальных видов особи, равнодушные к добыче, составляли от 32% у тувинской полевки до 75% у джунгарского хомячка и 65% у узкочерепной полевки. Как уже отмечалось выше, оценка успешности охоты показала, что среди видов, для которых исследовалось фрагментирование охотничьих стереотипов, самыми неудачливыми ловцами были узкочерепная и восточноевропейская полевки, а наиболее успешными – ольхонская полевка и жирнохвостая песчанка. Напомним, что все исследуемые зверьки никогда не встречались с подвижными насекомыми имаго. Стоит отметить, что если для жирнохвостой песчанки “насекомоядный” образ жизни был известен (Felt et al., 2008; Hoath, 2009), и в рационе когтистой песчанки также отмечалось включение животной пищи (Kanarek et al., 1977; Snipes, 1982), то скальные полевки известны как преимущественно зеленоядные виды (Литвинов и др., 2013; Пантелеева и др., 2020), хотя остатки насекомых отмечались в запасах ольхонской (Литвинов, 1982) и плоскочерепной полевок (Капитонов, 1965). Столь высокие показатели охотничьей активности ольхонской полевки и не намного отстающей от нее тувинской (на уровне специализированных хищных хомячков) кажутся удивительными.

Анализируя структуру стереотипа охотничьего поведения, мы рассматриваем элементы “захват зубами” (W) и “захват лапами” (E) (связанные с атакой на жертву) как ключевые, поскольку именно они важны для поимки подвижной добычи. Интервал между этими элементами (независимо от порядка их совершения) во время атаки составляет у всех исследованных видов доли се-

кунды (от 0.04 у хомячка Кэмпбелла и 0.07 у ольхонской полевки до в среднем 0.2 секунды у остальных видов). Это говорит о стремительности и целенаправленности атак у всех охотящихся зверьков. Все наблюдаемые стереотипы мы разделили на полные, содержащие все ключевые элементы, и неполные, в составе которых хотя бы один ключевой элемент отсутствовал ("выпадал"). Таким образом, охотничьи стереотипы могут быть "полные и успешные", "полные и неуспешные" и "неполные и неуспешные".

"Захват лапами" (E) оказался необходимым элементом для всех успешных стереотипов у всех исследуемых видов. В неуспешных стереотипах именно этот элемент может "выпадать". Чаще всего элемент "E" отсутствует в неуспешных стереотипах ольхонской и плоскочерепной полевок, менее часто у тувинской и узкочерепной полевок, существенно реже у двух видов хомячков, и никогда у обоих видов песчанок. Элемент "захват зубами" (W) оказался необходимым элементом для всех успешных стереотипов хомячков и полевок, но не песчанок. Как видно из табл. 1, доля успешных стереотипов, из которых "выпадает" элемент "W", составляет 8.6% у когтистых песчанок и 31.6% у жирнохвостых. Это означает, что, атакуя добычу, песчанкам не обязательно действовать челюстями и для успешного захвата жертвы им достаточно оперировать лапами. Таким образом, элемент "укус" не критичен для охотничьего стереотипа песчанок. Мы можем рассматривать стереотипы, в которых этот элемент отсутствует, как полные для песчанок, и, таким образом, неполных стереотипов у них нет, а ключевой элемент получается только один. Если проанализировать неуспешные стереотипы у всех видов, то оказывается, что элемент "W" "выпадает" чаще всего у когтистых песчанок (68.6% от всех случаев), что достоверно отличает их от жирнохвостых песчанок и двух видов хомячков (доля таких стереотипов у них от 21.1 до 29.2%).

Кроме ключевых элементов охотничьих стереотипов, составляющих первую группу, мы рассмотрели еще две группы элементов: дополнительные и "шумовые". Дополнительные элементы связаны с преследованием и обработкой добычи (всего 7): преследование добычи (S), обнюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват объекта лапами поудобнее (R), обкусывание ног насекомого (H) и др. Группа "шумовых" включает элементы, которые никак не влияют на выполнение стереотипа (всего 10), такие как разворот на 180° (B), груминг (X), прыжок на месте (J) и др. Некоторые из дополнительных и "шумовых" элементов были отмечены у одних видов и отсутствовали у других. Так, только восточноевропейские полевки откусывали у таракана не только ноги, но и крылья (в разных сочетаниях), а также встряхивались во время атаки (что может быть показателем дискомфорта у этих в целом неудачливых охотников; Handley, Singh, 1986), а джунгарские хомячки никогда не переносили насекомое в зубах.

Успешные охотничьи стереотипы начинаются со сближения с потенциальной жертвой и принюхивания. Песчанки и джунгарские хомячки в большинстве случаев схватывают насекомое лапами, полевки делают это зубами, а хомячки Кэмпбелла чаще начинают атаку с захвата зубами и реже – с захвата лапами. Когда таракан пойман, зверьки могут перенести его в зубах и опять схватить в лапы, после чего вероятны манипуляции, включающие перехваты объекта, обкусывание ног или крыльев. Обычно пойманное насекомое поедается, но нередко животные ограничиваются обездвиживанием таракана и бросают его. У скальных полевок мы впервые выявили элементы поведения, связанные с попытками "складирования" живой добычи, не встречавшиеся у ранее исследованных видов (Пантелеева и др., 2020). Убежавшего таракана зверьки ловили и пытались "запасти" снова. Эти реакции проявлялись как у взрослых особей, так и у 30–35-дневных детенышей. Для всех исследуемых нами видов р. *Alticola* описано запасание травы и сушка ее в стожках (Литвинов и др., 2013; Пантелеева и др., 2020). Попытки "складирования" живых тараканов можно, на наш взгляд, расценить как проявление стереотипа запасания растительного корма. Хотя запасают и сушат траву в природе все три вида скальных полевок, запасание тараканов было характерно только для тувинской полевки (в экспериментальной арене добычу запасали 13 из 52 животных, а у остальных двух видов отмечены лишь единичные случаи).

Мы проанализировали случаи "выпадения" элементов из охотничьих стереотипов разных видов и обнаружили подвижные фрагменты в ключевой связке элементов "укус–захват–перехват". Как отмечалось выше, захват добычи лапами оказался необходимым элементом успешного выполнения стереотипа охотничьего поведения у всех исследованных видов грызунов. В отличие от бурозубки, которая поедает пойманную добычу, прижимая ее к земле, грызуны всегда поднимают ее ко рту и затем манипулируют ею в той же манере, как это описано для мышей, поедающих макароны (Whishaw et al., 2017). В случаях неуспешных стереотипов элемент "захват лапами" "выпадал" примерно в четверти случаев у пяти видов полевок, но очень редко у хомячков и никогда у песчанок. Таким образом, для охотничьего поведения песчанок захват лапами необходим всегда. Песчанки в большинстве случаев начинают атаку со схватывания объекта лапами (более 80% случаев у обоих видов). Напротив, почти все полевки и некоторые особи обоих видов хомячков начинают атаку с захвата насекомого зубами. Наличие этого элемента (W), как уже отмечалось, оказалось не-

обходимым для успешной охоты всех полевок и хомячков, тогда как у песчанок он может "выпадать" даже в случае успешной охоты. Как у песчанок, так и у хомячков подвижным фрагментом охотничьего стереотипа оказалась пара элементов "захват зубами" и "захват лапами". Хомячки, в отличие от полевок и подобно песчанкам, часто начинают атаку с захвата лапами: 33 и 62% полных, 90 и 77% неполных стереотипов у джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла соответственно. Однако, в противоположность песчанкам, у хомячков атаки, начинающиеся с захвата лапами, но не включающие действия зубами, всегда неудачны.

Картина возможного фрагментирования стереотипов позволяет уточнить представления об их эволюции у грызунов. Лэнгли (Langley, 1987, 1994) детально исследовал стереотипы охоты на беспозвоночных у специализированных хищных грызунов и грызунов-эврифагов: кузнечиковых хомячков, оленьего, белоногого и сирийского хомячков. Опираясь на модель эволюции охотничьего поведения, предложенную Эйзенбергом и Лейхаузеном (Eisenberg, Leyhausen, 1972), в которой наиболее прогрессивным считается захват лапами и "смертельный укус" кошачьих, Лэнгли классифицировал охотничье поведение грызунов и показал, что неспециализированные грызуны-эврифаги в большинстве случаев начинают атаку на добычу с захвата зубами, а затем, удерживая ее в зубах, перехватывают лапами. Принципиально иным образом действуют специализированные хищные кузнечиковые хомячки, которые чаще всего в начале атаки захватывают добычу в лапы и лишь затем умерщвляют ее одним или несколькими укусами. Истинные насекомоядные (землеройковые Soricidae, ежовые Erinaceidae), а также тенрековые (Tenrecidae) атакуют добычу только сериями укусов, демонстрируя наиболее примитивный тип атаки (Eisenberg, Leyhausen, 1972). Как отмечалось выше, в наших экспериментах (Reznikova et al., 2019) бурозубки активно использовали передние конечности, но только для прижимания и удерживания добычи, а не для манипуляций ею. При этом ясно, что морфологическое строение конечностей и ротового аппарата насекомоядных таково, что им удобнее использовать зубы для атаки на добычу. Мы проследили тренд "от зубов к лапам" у исследованных нами представителей отряда грызунов. Суммировав данные, полученные на 15 видах грызунов с разными типами питания, и следуя схеме, предложенной Лэнгли, мы видим, что разные виды полевок и полевые мыши, атакуя добычу, демонстрируют наиболее примитивную схему охотничьего стереотипа: сближение с жертвой, захват зубами и умерщвление множественными укусами. Затем (в отличие от насекомоядных) они перехватывают жертву передними лапами, усаживаются на задние лапы, подносят ее ко рту и умерщвляют зубами, иногда сопровождая эти действия манипуляциями лапами. Хомячки, как отмечалось выше, могли начать атаку на жертву с действий лапами, но без дальнейшего захвата зубами такие атаки не были успешными. Дальнейшие их действия, как и у мышей и полевок, связаны с манипуляциями добычей с помощью как передних конечностей, так и зубов. В этой фазе охоты действия некоторых видов хомячков носят характер специализации: как отмечалось выше, различаются способы обездвиживания и умерщвления насекомого. Песчанки могут успешно использовать как более примитивный стереотип, так и "продвинутый", основанный на атаке с помощью лап. Следует отметить, что выявленная нами картина разнообразия охотничьего поведения разных видов грызунов относится только к их атакам на подвижную добычу. На примере когтистой песчанки мы проследили взаимодействие зверьков с малоподвижными личинками мучного хрущака (Резникова и др., 2017). Такую добычу песчанки не схватывают лапами, а подбирают зубами и сразу начинают есть, помогая себе передними конечностями. Сходное поведение отмечалось у хищных кузнечиковых хомячков: они подбирали с земли семена и личинок мучного хрущака зубами, а подвижную добычу атаковали, хватая ее лапами (Langley, 1994).

Анализируя поведение грызунов с разными типами питания по отношению к подвижной добыче, мы видим, что факультативные (относительно скрытые) стереотипы охотничьего поведения проявляются – в различных пропорциях – устойчиво у разных видов (Пантелеева и др., 2019). Разнообразие форм атак на добычу у разных видов представлено в наших исследованиях впервые и в целом позволяет отобразить эволюционные тренды охотничьего поведения грызунов. Ранее картина эволюционного перехода грызунов к хищническому образу жизни была прослежена на примере хомячков, принадлежащих к родам *Onychomys* (кузнечиковые хомячки) и *Peromyscus* (оленьи хомячки) (Langley, 1987, 1994; Kreiter, Timberlake, 1988). Кузнечиковые хомячки отделились от оленьих хомячков, приняв свой нынешний облик в плейстоцене (McCarty, 1978). Характер зубной системы ископаемых подвидов *Onychomys*, первоначально адаптированной к всеядному образу жизни, в плейстоцене заметно изменился в сторону сходства с насекомоядными (Carleton, Eshelman, 1979). Предполагается, что предки кузнечиковых хомячков, принадлежащие к роду оленьих хомячков, обладали охотничьим поведением (Langley, 1987, 1994; Kreiter, Timberlake, 1988). Переходу части грызунов от всеядного к хищническому образу жизни, по-видимому, способствовала конкуренция за растительные ресурсы, сопряженная с опустыниванием восточной части Северной Америки в позднем миоцене

(Riddle, 1995). Нам кажется примечательным, что у филогенетически далеких видов с разными типами питания, обитающих в различных биотопах и природных зонах, сохраняются охотничьи стереотипы, построенные в целом по универсальной схеме и сравнимые со стереотипами специализированных хищников (Reznikova et al., 2019). У зеленоядных скальных полевок, обитающих в засушливых местообитаниях, отмечается сочетание весьма высоких показателей охотничьей активности: доля охотников составляет у плоскочерепных, тувинских и ольхонских полевок 56–68%, а показатель успешности охоты 60–75%, на уровне кузнечиковых хомячков. Видимо, конкуренция за растительные ресурсы способствует поддержанию устойчиво выраженных стереотипов охотничьего поведения. Эволюцию хищнического поведения грызунов еще предстоит исследовать. На основании этологического анализа мы полагаем, что в целом дивергенция и специализация охотничьего поведения в различных систематических группах грызунов может быть основана на фрагментировании "исходного" стереотипа, т.е. на рекомбинации и/или редукции отдельных поведенческих элементов.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Используя взаимодействие с добычей как экспериментальную поведенческую модель, мы на примере муравьев и грызунов выявили отдельные фрагменты поведенческих последовательностей, рекомбинация или выпадение которых могут формировать свойственные виду или группе видов стереотипы охотничьего поведения. Мы полагаем, что фрагментированность является естественным состоянием факультативных поведенческих стереотипов в популяциях и сообществах. К настоящему времени есть уже немало работ, посвященных экспрессии отдельных генов, ответственных за проявление тех или иных форм поведения у разных организмов. 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 блокировали передачу нервных сигналов в этой области мозга, наблюдалась реверсия действия как раз в исследуемой нами связке "зубы–лапы" (Santos et al., 2012). В отличие от членов контрольной группы мышей, которые, так же как и крысы, полевые мыши, полевки и хомячки в наших экспериментах (Reznikova et al., 2017, 2019), эффективно схватывали добычу зубами и потом удерживали и перехватывали ее лапами, чтобы умертвить укусами и съесть, экспериментальные животные, действовали крайне неуклюже: эта часть стереотипа у них как бы выворачивалась наизнанку. Члены экспериментальной группы пытались схватить насекомое не зубами, а лапами, и удержать не лапами, а зубами, и во всех случаях упускали жертву. В недавних нейрофизиологических исследованиях с применением методов оптогенетики (Han et al., 2017) у лабораторных мышей дикого типа нервные пути от миндалевидного тела к ретикулярной формации повреждали с помощью искусственно сконструированных вирусов, регулирующих экспрессию отдельных генов. Такие мыши, как и в предыдущем исследовании, пытались схватить сверчка лапами без помощи зубов, как это делают песчанки. Однако, даже успешно ухватив насекомое, они не могли умертвить его зубами и упускали. Похоже, что у них наблюдалось такое же выпадение элемента "захват зубами", как в случаях неуспешных стереотипов у зверьков в наших экспериментах. Как мы выяснили, элемент "захват зубами" не является ключевым для песчанок, и среди исследованных нами видов только они могут схватить добычу лапами без помощи челюстей, но для хомячков, полевок и мышей атака без участия зубов всегда будет безуспешной. Генетические механизмы, лежащие в основе фенотипической вариабельности, выражающейся в фрагментированности поведенческих стереотипов, еще предстоит исследовать.

Фрагментированность охотничьего поведения, по-видимому, не случайно проявилась именно у общественных видов грызунов: когтистых песчанок, пространственно-этологическая структура популяций которых описана как структурированные семейные группировки (Громов, 2008), жирнохвостых песчанок, селящихся небольшими группами (Osborn, Helmy, 1980), и трех видов скальных полевок, общественный образ жизни которых выявлен недавно (Литвинов и др., 2013; Пантелеева и др., 2019). Это не означает, что у одиночных видов фрагментированность стереотипов охотничьего поведения невозможна. Но можно предполагать, что у социальных видов это явление более частое и востребованное. Дело в том, что фрагментирование охотничьего поведения, по-видимому, лежит в основе распределенного социального обучения в сообществах, а такой способ распространения необходимых стереотипов "дешевле", чем поддержание полных стереотипов у всех или у большинства особей. Гипотеза распределенного социального обучения, сформулированная нами на основе исследования муравьев – носителей полных и незавершенных стереотипов охоты на трудноуловимую добычу (прыгающих ногохвосток), основана на предположении, что неполные стереотипы могут быть

“спящими”, ждущими подходящего момента (Reznikova, Panteleeva, 2008; Резникова, Пантелеева, 2015). Этот момент наступает при изменении условий, когда добыча становится настолько массовой, что в разы увеличивается вероятность встречи потенциальной жертвы и носителя полного стереотипа, и невольные наблюдения за удачливыми охотниками становятся частыми для носителей “спящих” фрагментов стереотипа (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003). Мы полагаем, что достроить фрагменты до полного успешного стереотипа на основе такой простой формы социального обучения, как “социальное облегчение” (Galef, 1998; Резникова, 2004, 2009), значительно легче, чем учиться сложному охотничьему поведению “с нуля”, и поэтому количество успешных охотников на прыгающую добычу быстро возрастает (Резникова, Пантелеева, 2015). Не исключено, что упомянутые выше мутантные самцы дрозофил, “обучающиеся” ритуальному поведению ухаживания (Pan, Baker, 2014), также “достраивали” его на основе имеющихся в репертуаре “спящих” фрагментов.

Наличие в популяциях грызунов (как общественных, так и одиночных) 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). По-видимому, не случайно, что у исследованных нами скальных полевок наблюдаются столь высокие показатели охотничьей активности: сказывается обитание этих зеленоядных видов в засушливых биотопах, где растительные ресурсы не всегда доступны (Литвинов и др., 2013; Пантелеева и др., 2020).

Наше предположение, что “спящие” фрагменты стереотипов охотничьего поведения могут у социальных видов грызунов достраиваться до полных при наблюдении за взаимодействием сородичей с подвижными насекомыми, было основано на наблюдениях за песчанками (Резникова, Пантелеева, 2011; Резникова и др., 2017). Проверка этой гипотезы требует специальных экспериментов, организованных по типу “актер–зритель”, и пока мы располагаем лишь предварительными данными. В экспериментах с когтистыми песчанками два зверька из четырех, ранее демонстрировавшие лишь неуспешные стереотипы охотничьего поведения, после наблюдений за удачливыми охотниками показали успешные атаки на таракана. Проверка гипотезы распределенного социального обучения на примере как муравьев, так и социальных видов грызунов требует дальнейших экспериментов. Возможно, подобные эксперименты стоило бы организовать в будущем с помощью роботов-имитаторов, способствующих “социальному облегчению” у животных-зрителей (обзор: Patricelli, 2010). Стоит отметить, что уже сейчас полученные данные существенно меняют наши представления о становлении “культурных традиций” в популяциях.

Охотничье поведение грызунов проявляется настолько ярко, что может быть включено как один из важных параметров в состав комплексной характеристики поведения на основе батареи тестов. В последние десятилетия сформировался комплексный подход к исследованию индивидуальной изменчивости поведения животных, основанный на анализе относительно устойчивых поведенческих характеристик, которые проявляются в разном возрасте, в разных ситуациях и контекстах (Eaves et al., 1990; Budaev, Zworykin, 2002). Наличие в популяции устойчивых связей между такими характеристиками (например, смелостью и агрессивностью) обозначают как “поведенческий синдром” (Sih et al., 2004; Bell, 2007). Когнитивные способности, основанные на накоплении, обработке и применении полученной информации, являются у большинства биологических видов, как уже отмечалось выше, своеобразной “вершиной айсберга”, массивное основание которого составляет репертуар наследственно обусловленных поведенческих моделей (Reznikova, 2007). Включение когнитивных характеристик в общую картину поведенческого синдрома интенсивно обсуждается в последние годы (Sih, Del Giudice, 2012), и данные о связи способностей с другими характеристиками пока противоречивы (Schuster et al., 2017). В недавней работе, основанной на множественной искусственной селекции рыжей полевки (Maiti et al., 2019), представители “хищной” линии, отобранные в соответствии с высокими показателями охотничьей активности по отношению к сверчкам, обладали такими чертами поведенческого синдрома, как смелость, повышенный уровень исследовательской активности, склонность передвигаться в открытом поле быстрее и по более спрямленным траекториям. Представители “травоядной” линии двигались медленнее, а уровень их исследовательской активности был значительно ниже.

Поскольку об охотничьей деятельности грызунов в естественных условиях до сих пор практически ничего не известно, то нет и исследований связи этой формы поведения с когнитивными способностями. Нам кажется показательным, что наиболее активные и результативные охотники среди исследованных нами видов – полевые мыши (Пантелеева и др., 2011; Reznikova et al., 2017) – в экспериментах проявили способность к точным оценкам количества визуальных стимулов на уровне приматов, в частности умение отличать 8 от 9 и 5 от 6 (Reznikova et al., 2019). Именно точность оценок (accuracy) отмечается как критический параметр в проявлениях когнитивных способностей животных (Chittka et al., 2009). У грызунов такая способность может быть связана с

необходимостью замечать малейшие изменения в визуальной обстановке, жизненно необходимой для видов, являвшихся одновременно потенциальными жертвами и маленькими охотниками на подвижную добычу. Связь между когнитивными характеристиками грызунов и показателями их охотничьей активности – задача для дальнейших исследований.

Детальное внимание к элементам стереотипа охотничьего поведения и новые сведения о подвижности кистей и пальцев у грызунов могут иметь не только фундаментальное значение для формирования представлений об эволюции стереотипов, но и быть полезными в прикладных медицинских исследованиях. Как отмечалось выше, исследования "синтаксиса" тонких движений передних конечностей и пальцев у лабораторных мышей с искусственно ограниченной подвижностью головы дают возможность моделировать последствия лечения у людей с поражением мозга (Whishaw et al., 2017). Область компетенции таких экспериментальных моделей ограничена тем, что в их основе лежат исследования взаимодействия грызунов с неподвижными пищевыми объектами. Меж тем комплекс действий при атаке на подвижную добычу требует совсем иного уровня координации движений и существенно отличается не только от действий с растительным объектом, но и от реакций на малоподвижное насекомое. Личинку мучного хрущака песчанки хватают зубами, перехватывают передними лапами и поедают (Резникова и др., 2017). В последние годы появились исследования, посвященные нейронным механизмам координации движений лабораторных мышей при атаке на подвижное насекомое (Hoy et al., 2016; Han et al., 2017). Наши данные о стереотипах охотничьего поведения у разных видов грызунов могут помочь в исследованиях координированной работы рук и интактного и пораженного мозга у человека в условиях сложных двигательных задач.

В целом наши результаты, полученные с помощью экспериментальной модели факультативного охотничьего поведения муравьев и грызунов, могут существенно дополнить и во многом изменить представления о путях эволюции поведенческих стереотипов. Предложенный путь детального анализа поведенческих стереотипов животных может быть использован в прикладных биомедицинских исследованиях и в робототехнике.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (№ 19-14-50033, "Экспансия"). Авторы благодарны Ю.Н. Литвинову и Н.В. Лопатиной (ИСиЭЖ СО РАН), Н.Ю. Феоктистовой, А.В. Сурову и А.В. Гуреевой (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова) и О.Г. Ильченко (Московский зоопарк) за возможность работы с живыми коллекциями и содействие в исследованиях. Авторы благодарны рецензенту и научному редактору за тщательный анализ работы и замечания, которые позволили существенно улучшить статью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благосклонов К.Н., 1974. Индивидуальность в обучении мухоловок-пеструшек // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. С. 119–126.

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

Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: КМК. 584 с.

Громов В.С., 2020. Эпигенетическое программирование фенотипических различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи соврем. биологии. Т. 140. № 1. С. 58–72.

Длусский Г.М., 1993. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Фиджи, Тонга и Самоа и проблема формирования островных фаун // Зоол. журн. Т. 72. № 6. С. 52–65.

Дьюсбери Д.М., 1981. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М.: Мир. 480 с.

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

Зорина З.А., 2017. "Разумная предусмотрительность" и другие особенности поведения врановых // Природа. № 4. С. 14–26.

Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И., 2013. Основы этологии и генетики поведения: учебник. 3-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во МГУ. 384 с.

Капитонов В.И., 1965. Плоскочерепная полевка на севере Казахского нагорья // Мат-лы науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата. 668 с.

Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И., 1989. О крысах и мышах. М.: Наука. 278 с.

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

Левенец Я.В., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., 2016. Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов // Евразиатский энтомол. журн. Т. 15. № 6. С. 550–554.

Левенец Я.В., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., Гуреева А.В., Феоктистова Н.Ю. и др., 2019. Экспериментальный сравнительный анализ охотничьего поведения четырех видов хомячков подсемейства Cricetinae // Зоол. журн. Т. 98. № 6. С. 673–683.

Литвинов Н.И., 1982. Фауна островов Байкала (наземные позвоночные животные). Иркутск: ИГУ. 132 с.

Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Лопатина Н.В., Чертилина О.В., 2013. Сообщества грызунов горностепных ландшафтов юга Сибири (фауно-экологический анализ) // Зоол. журн. Т. 92. № 1. С. 99–105.

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

Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И., 2011. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразиатский энтомол. журн. Т. 10. № 1. С. 99–103.

Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., Синькова О.Б., 2016. Пространственно-этологические аспекты взаимодействия мелких млекопитающих с рыжими лесными муравьями // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 5. С. 329–341.

Пантелеева С.Н., Левенец Я.В., Резникова Ж.И., 2019. Факультативное охотничье поведение грызунов как возможная эволюционно стабильная стратегия // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 4. С. 286–296.

Пантелеева С.Н., Левенец Я.В., Новиковская А.А., Резникова Ж.И., Лопатина Н.В. и др., 2020. Экспериментальное исследование охотничьего поведения скальных полевок *Alticola strelzowi* и *Alticola tuvinicus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 99. № 1. С. 113–120.

Потапов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И., 2012. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // Экология. Т. 43. № 1. С. 43–47.

Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Кокенова Г.Т. и др., 2010. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журн. Т. 17. № 5. С. 813–818.

Промптов А.Н., 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // ДАН СССР. Т. 27. № 2. С. 240–244.

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

Резникова Ж.И., 2005. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии: учебник для вузов. М.: ИКЦ “Академкнига”. 518 с.

Резникова Ж.И., 2009. Социальное обучение у животных // Природа. Т. 5. С. 3–12.

Резникова Ж.И., 2011. Когнитивное поведение животных и его развитие в онтогенезе // Теория развития. М.: Языки славянских культур. С. 279–315.

Резникова Ж.И., 2015. Сравнительно-психологические аспекты онтогенетического развития поведения: экспериментальные исследования // Эксперим. психология. Т. 8. № 2. С. 77–104.

Резникова Ж.И., 2019. Экология, этология, эволюция. Межвидовые отношения животных: учебник для вузов в 2 ч. М.: Изд-во Юрайт. 288 с.

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2001. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* и ногохвосток Collembola как охотников и массовой добычи // ДАН. Т. 380. № 4. С. 567–569.

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

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2011. “Культура у животных”: факторы наследственности // Наука в России. № 6. С. 26–34.

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2015. Возможные эволюционные механизмы “культуры” у животных: гипотеза распределенного социального обучения // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 4. С. 309–323.

*Резникова Ж.И., Пантелеева С.*Н., *Новиковская А.А.*, 2017. Фрагментарность поведенческих стереотипов как возможная основа распределенного социального обучения в популяциях и сообществах // Мат-лы III Междунар. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”. М.: ГДМ. С. 57–60.

Фабри К.Э., 1976. Основы зоопсихологии: учебное пособие для студентов ун-тов. М.: Изд-во МГУ. 288 с.

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

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

Ambaryan A.V., Voznessenskaya V.V., Kotenkova E.V., 2019. Mating behavior differences in monogamous and polygamous sympatric closely related species *Mus musculus* and *Mus spicilegus* and their role in behavioral precopulatory isolation // Russ. J. Theriol. V. 18. № 2. P. 67–79.

Beans C., 2017. News Feature: Can animal culture drive evolution? // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 114. № 30. P. 7734–7737.

Bekoff M., 1976. Animal play: Problems and perspectives // Perspectives in Ethology. Boston: Springer. P. 165–188.

Bekoff M., Byers J.A., 1998. Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 292 p.

Bell A.M., 2007. Future directions in behavioural syndromes research // Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci. V. 274. № 1611. P. 755–761.

Berridge K.C., 1990. Comparative fine structure of action: Rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species // Behaviour. V. 113. № 1–2. P. 21–56.

Berridge K.C., Aldridge J.W., Houchard K.R., Zhuang X., 2005. Sequential super-stereotypy of an instinctive fixed action pattern in hyper-dopaminergic mutant mice: A model of obsessive compulsive disorder and Tourette’s // BMC Biology. V. 3. № 1. P. 4.

Bishop S.L., Richler J., Lord C., 2006. Association between restricted and repetitive behaviors and nonverbal IQ in children with autism spectrum disorders // Child Neuropsychol. V. 12. № 4–5. P. 247–267.

Bissett C., Bernard R.T.F., 2007. Habitat selection and feeding ecology of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) in thicket vegetation: Is the cheetah a savanna specialist? // J. Zool. V. 271. № 3. P. 310–317.

Brecht M., Naumann R., Anjum F., Wolfe J., Munz M. et al., 2011. The neurobiology of Etruscan shrew active touch // Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 366. № 1581. P. 3026–3036.

Broom D.M., Johnson K.G., 1993. Stress and Animal Welfare. L.: Chapman & Hall. 993 p.

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

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

Cartmill M., 1974. Rethinking primate origins // Science. V. 184. № 4135. P. 436–443.

Casarrubea M., Sorbera F., Crescimanno G., 2008. Multivariate analysis of the modifications induced by an environmental acoustic cue on rat exploratory behavior // Physiol. Behav. V. 93. № 4. P. 687–696.

Catania K.C., Henry E.C., 2006. Touching on somatosensory specializations in mammals // Curr. Opin. Neurobiol. V. 16. № 4. P. 467–473.

Cavraro F., Torricelli P., Malavasi S., 2013. Quantitative ethogram of male reproductive behavior in the South European toothcarp *Aphanius fasciatus* // Biol. Bull. V. 225. № 2. P. 71–78.

Chittka L., Skorupski P., Raine N.E., 2009. Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making // Trends Ecol. Evol. V. 24. № 7. P. 400–407.

Comoli E., Ribeiro-Barbosa E.R., Negrao N., Goto M., Canteras N.S., 2005. Functional mapping of the prosencephalic systems involved in organizing predatory behavior in rats // Neuroscience. V. 130. № 4. P. 1055–1067.

Dilger W.C., 1962. The behavior of lovebirds // Sci. Am. V. 206. № 1. P. 88–99.

Dinets V., 2015. Play behavior in crocodilians // Anim. Behav. Cogn. V. 2. № 1. P. 49–55.

Dixon L.M., Duncan I.J.H., Mason G., 2008. What's in a peck? Using fixed action pattern morphology to identify the motivational basis of abnormal feather-pecking behaviour // Anim. Behav. V. 76. № 3. P. 1035–1042.

Down J.L., 1887. Lettsomian lectures on some of the mental affections of childhood and youth // Br. Med. J. V. 1. № 1362. P. 256–259.

Eaves L.J., Martin N.G., Heath A.C., Hewitt J.K., Neale M.C., 1990. Personality and reproductive fitness // Behav. Genet. V. 20. № 5. P. 563–568.

Eilam D., Zor R., Szechtman H., Hermesh H., 2006. Rituals, stereotypy and compulsive behavior in animals and humans // Neurosci. Biobehav. Rev. V. 30. № 4. P. 456–471.

Eisenberg J.F., Leyhausen P., 1972. The phylogenesis of predatory behavior in mammals // Z. Tierpsychol. V. 30. № 1. P. 59–93.

Espejo E.F., Mir D., 1993. Structure of the rat's behaviour in the hot plate test // Behav. Brain Res. V. 56. № 2. P. 171–176.

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

Fox M.W., 1975. Behavior genetics of F1 and F2 coyote-dog hybrids // Appl. Anim. Ethol. V. 1. № 2. P. 185–195.

Francis D.D., Szegda K., Campbell G., Martin W.D., Insel T., 2003. Epigenetic sources of behavioral differences in mice // Nat. Neurosci. V. 6. № 5. P. 445–446.

Frank H., Frank M.G., 1982. On the effects of domestication on canine social development and behavior // Appl. Anim. Ethol. V. 8. № 6. P. 507–525.

Frisch K., 1923. Uber die'Sprache'der Bienen // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere. V. 40. P. 1–186.

Frisch K., 1947. The dances of the honey bee // Bull. Anim. Behav. V. 5. № 1. P. 1–32.

Galef B.G., Jr., 1998. Recent progress in studies of imitation and social learning in animals // Adv. Psychol. Sci. V. 2. P. 275–300.

Garner J.P., 2005. Stereotypies and other abnormal repetitive behaviors: Potential impact on validity, reliability, and replicability of scientific outcomes // ILAR J. V. 46. № 2. P. 106–117.

Golani I., Fentress J.C., 1985. Early ontogeny of face grooming in mice // Dev. Psychobiol. V. 18. № 6. P. 529–544.

Gromov V.S., 2020. Paternal care in rodents: Ultimate causation and proximate mechanisms // Russ. J. Theriol. V. 19. № 1. P. 1–20.

Guerra N.B., Amici F., 2018. Introduction. The concept of umwelt in experimental animal cognition // Field and Laboratory Methods in Animal Cognition: A Comparative Guide. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 1–7.

Han W., Tellez L.A., Rangel M.J., Jr., Motta S.C., Zhang X., et al., 2017. Integrated control of predatory hunting by the central nucleus of the amygdala // Cell. V. 168. № 1–2. P. 311–324.

Handley S.L., Singh L., 1986. Neurotransmitters and shaking behavior – more than a 'gut-bath'for the brain? // Trends Pharmacol. Sci. V. 7. P. 324–328.

Haug M., Johnson F., 1991. Environmental and biological incidences over predatory aggression in rodents // Comp. Biochem. Physiol. A. Physiol. V. 99. № 3. P. 285–293.

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

Henry J.D., Herrero S.M., 1974. Social play in the American black bear: Its similarity to canid social play and an examination of its identifying characteristics // Am. Zool. V. 14. № 1. P. 371–389.

Hoath R., 2009. A Field Guide to the Mammals of Egypt. N.Y.: Amer. Univ. in Cairo Press. 320 p.

Hoy J.L., Yavorska I., Wehr M., Niell C.M., 2016. Vision drives accurate approach behavior during prey capture in laboratory mice // Curr. Biol. V. 26. № 22. P. 3046–3052.

Ivanco T.L., Pellis S.M., Whishaw I.Q., 1996. Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rats (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): Relations to anatomical differences in motor systems // Behav. Brain Res. V. 79. № 1–2. P. 163–181.

Ivy A.S., Brunson K.L., Sandman C., Baram T.Z., 2008. Dysfunctional nurturing behavior in rat dams with limited access to nesting material: A clinically relevant model for early-life stress // Neuroscience. V. 154. № 3. P. 1132–1142.

Kalueff A.V., Aldridge J.W., LaPorte J.L., Murphy D.L., Tuohimaa P., 2007. Analyzing grooming microstructure in neurobehavioral experiments // Nat. Protoc. V. 2. № 10. P. 2538–2544.

Kanarek R.B., Ogilby J.D., Mayer J., 1977. Effects of dietary caloric density on feeding behavior in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // Physiol. Behav. V. 19. № 4. P. 497–501.

Karl J.M., Whishaw I.Q., 2013. Different evolutionary origins for the reach and the grasp: An explanation for dual visuomotor channels in primate parietofrontal cortex // Front. Neurol. V. 4. P. 208.

Kielan-Jaworowska Z., 2004 Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure. N.Y.: Columbia Univ. Press. 569 p.

Klinger E., 1969. Development of imaginative behavior: Implications of play for a theory of fantasy // Psychol. Bull. V. 72. № 4. P. 277–298.

Konczal M., Koteja P., Orlowska-Feuer P., Radwan J., Sadowska E.T. et al., 2016. Genomic response to selection for predatory behavior in a mammalian model of adaptive radiation // Mol. Biol. Evol. V. 33. № 9. P. 2429–2440.

Kotenkova E., Meshkova N., Zagoruiko N., 1994. *Exploratory behaviour in* synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus* // Pol. Ecol. Stud. V. 20. P. 375–381.

Kreiter N., Timberlake W., 1988. Form and development of predation on crickets in adults of *Peromyscus maniculatus bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* // J. Comp. Psychol. V. 102. № 3. P. 269–278.

Kuba M.J., Byrne R.A., Meisel D.V., Mather J.A., 2006. When do octopuses play? Effects of repeated testing, object type, age, and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris* // J. Comp. Psychol. V. 120. № 3. P. 184–190.

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

Lancy D.F., 1980. Play in species adaptation // Annu. Rev. Anthropol. V. 9. № 1. P. 471–495.

Landry S.O., 1970. The Rodentia as omnivores // Q. Rev. Biol. V. 45. P. 351–372.

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

Langley W.M., 1987. Specializations in the predatory behavior of grasshopper mice (*Onychomys leucogaster* and *O. torridus*): A comparison with the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) // J. Comp. Physiol. Psychol. V. 101. P. 322–327.

Langley W.M., 1994. Comparison of predatory behaviors of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) // J. Comp. Psychol. V. 108. № 4. P. 394–400.

Levenets J., Novikovskaya A., Panteleeva S., Reznikova Z., Ryabko B., 2020. Using data-compressors for classification hunting behavioral sequences in rodents as "ethological texts" // Mathematics. V. 8. № 4. P. 579.

Lorenz K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltungsweisen // J. Ornithol. V. 83. P. 137–213.

Lorenz K., 1937. On the formation of the concept of instinct // Nat. Sci. V. 25. № 19. P. 289–300.

Lorenz K., 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Symp. Soc. Exp. Biol. V. 4. P. 221–268.

Lorenz K., 1952. The past twelve years in the comparative study of behavior // Instinctive Behavior. The Development of a Modern Concept. N.Y.: Int. Univ. Press. P. 288–310.

Lorenz K., Tinbergen N., 1938. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans // Z. Tierpsychol. V. 2. P. 1–29.

Lotem A., Halpern J.Y., Edelman S., Kolodny O., 2017. The evolution of cognitive mechanisms in response to cultural innovations // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 114. № 30. P. 7915–7922.

MacDonald K.B., Ginsburg B.E., 1981. Induction of normal prepubertal behavior in wolves with restricted rearing // Behav. Neural Biol. V. 33. № 2. P. 133–162.

Maiti U., Sadowska E.T., ChrzĄścik K.M., Koteja P., 2019. Experimental evolution of personality traits: Open-field exploration in bank voles from a multidirectional selection experiment // Curr. Zool. V. 65. № 4. P. 375–384.

Manning A., 2005. Four decades on from the 'four questions' // Anim. Biol. V. 55. № 4. P. 287–296.

Mason G.J., 1991. Stereotypies: A critical review // Anim. Behav. V. 41. P. 1015–1037.

Maynard Smith J., Price G.R., 1973. The logic of animal conflict // Nature. V. 246. № 5427. P. 15–18.

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

Modlinska K., Pisula W., 2020. The Norway rat, from an obnoxious pest to a laboratory pet // eLife. V. 9. P. e50651.

Molet J., Heins K., Zhuo X., Mei Y.T., Regev L. et al., 2016. Fragmentation and high entropy of neonatal experience predict adolescent emotional outcome // Transl. Psychiatry. V. 6. № 1. P. e702.

Moon-Fanelli A., 2011. The ontogeny of expression of communicative genes in Coyote–Beagle hybrids // Behav. Genet. V. 41. № 6. P. 858.

Nagano A., Aoyama K., 2017. Tool manipulation by rats (*Rattus norvegicus*) according to the position of food // Sci. Rep. V. 7. № 1. P. 1–11.

Nunes S., Muecke E.M., Sanchez Z., Hoffmeier R.R., Lancaster L.T., 2004. Play behavior and motor development in juvenile Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*) // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 56. № 2. P. 97–105.

Obozova T.A., Smirnova A.A., Zorina Z.A., 2011. Observational learning in a Glaucous-winged Gull natural colony // Int. J. Comp. Psychol. V. 24. № 2. P. 226–234.

Osborn D.J., Helmy I., 1980. The Contemporary Land Mammals of Egypt (Including Sinai). Chicago: Field Mus. Nat. Hist. 579 p.

Pan Y., Baker B.S., 2014. Genetic identification and separation of innate and experience-dependent courtship behaviors in *Drosophila* // Cell. V. 156. № 1–2. P. 236–248.

Panteleeva S., Reznikova Z., Vygonyailova O., 2013. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: First "count", then hunt // Front. Psychol. V. 4. P. 53.

Patricelli G.L., 2010. Robotics in the study of animal behavior // Encyclopedia of Animal Behavior. L.: Elsevier Science & Technology, Academic Press Inc. P. 91–99.

Paulos R.D., Trone M., Kuczaj I.I., Stan A., 2010. Play in wild and captive cetaceans // Int. J. Comp. Psychol. V. 23. № 4. P. 701–722.

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

Poole T.B., Fish J., 1976. An investigation of individual, age and sexual differences in the play of *Rattus norvegicus* (Mammalia: Rodentia) // J. Zool. V. 179. № 2. P. 249–259.

Rabi C., Zadicario P., Mazon Y., Wagner N., Eilam D., 2017. The response of social and non-social rodents to owl attack // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 71. № 9. P. 131.

Randall J.A., Rogovin K., Parker P.G., Eimes J.A., 2005. Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: Philopatry, kinship, and ecological constraints // Behav. Ecol. V. 16. № 6. C. 961–973.

Reznikova Z., 2007. Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 488 p.

Reznikova Z., 2018. Ants – individual and social cognition // Field and Laboratory Methods in Animal Cognition. A Comparative Guide. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 8–30.

Reznikova Z., Panteleeva S., 2008. An ant's eye view of culture: Propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // Acta Ethol. V. 11. № 2. P. 73–80.

Reznikova Z., Panteleeva S., Danzanov Z., 2012. 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 // Neurocomputing. V. 84. P. 58–64.

Reznikova Z., Panteleeva S., Vorobyeva N., 2019. Precise relative-quantity judgement in the striped field mouse *Apodemus agrarius* Pallas // Anim. Cogn. V. 22. № 2. P. 277–289.

Reznikova Z., Levenets J., Panteleeva S., Ryabko B., 2017. Studying hunting behaviour in the striped field mouse using data compression // Acta Ethol. V. 20. № 2. P. 165–173.

Reznikova Z., Levenets J., Panteleeva S., Novikovskaya A., Ryabko B. et al., 2019. Using the data-compression method for studying hunting behavior in small mammals // Entropy. V. 21. № 4. P. 368.

Riddle B.R., 1995. Molecular biogeography in the pocket mice (*Perognathus* and *Chaetodipus*) and grasshopper mice (*Onychomys*): The late cenozoic development of a North American aridlands rodent guild // J. Mammal. V. 76. № 2. P. 283–301.

Rook N., Letzner S., Packheiser J., Güntürkün O., Beste C., 2020. Immediate early gene fingerprints of multi-component behaviour // Sci. Rep. V. 10. № 1. P. 1–13.

Rowe A.H., Rowe M.P., 2006. Risk assessment by grasshopper mice (*Onychomys* spp.) feeding on neurotoxic prey (*Centruroides* spp.) // Anim. Behav. V. 71. № 3. P. 725–734.

Ryabko B., Reznikova Z., Druzyaka A., Panteleeva S., 2013. Using ideas of Kolmogorov complexity for studying biological texts // Theory Comput. Syst. V. 52. № 1. P. 133–147.

Ryabko D., Reznikova Z., 2015. On the evolutionary origins of differences in sexual preferences // Front. Psychol. V. 6. P. 628.

Ryan B.C., Young N.B., Crawley J.N., Bodfish J.W., Moy S.S., 2010. Social deficits, stereotypy and early emergence of repetitive behavior in the C58/J inbred mouse strain // Behav. Brain Res. V. 208. № 1. P. 178–188.

Santangelo A., Bortolato M., Mosher L.J., Crescimanno G., Giovanni G., di, et al., 2018. Behavioral fragmentation in the D1CT-7 mouse model of Tourette's syndrome // CNS Neurosci. Ther. V. 24. № 8. P. 703–711.

Santos L.M., dos, Boschen S.L., Bortolanza M., Oliveira W.F., de, Furigo I.C. et al., 2012. The role of the ventrolateral caudoputamen in predatory hunting // Physiol. Behav. V. 105. № 3. P. 893–898.

Sarko D.K., Leitch D.B., Girard I., Sikes R.S., Catania K.C., 2011. Organization of somatosensory cortex in the Northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*), a predatory rodent // J. Comp. Neurol. V. 519. № 1. P. 64–74.

Schuster A.C., Zimmermann U., Hauer C., Foerster K., 2017. A behavioural syndrome, but less evidence for a relationship with cognitive traits in a spatial orientation context // Front. Zool. V. 14. № 19. P. 1–14.

Sih A., Del Giudice M., 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: A behavioural ecology perspective // Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 367. № 1603. P. 2762–2772.

Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., Ziemba R.E., 2004. Behavioral syndromes: An integrative overview // Q. Rev. Biol. V. 79. № 3. P. 241–277.

Smith P.K., 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play // Behav. Brain Sci. V. 5. № 1. P. 139–155.

Snipes R.L., 1982. Anatomy of the cecum of the gerbil *Meriones unguiculatus* (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) // Zoomorphology. V. 100. № 3. P. 189–202.

Spinka M., Newberry R.C., Bekoff M., 2001. Mammalian play: Training for the unexpected // Q. Rev. Biol. V. 76. № 2. P. 141–168.

Stratton G.E., Uetz G.W., 1986. The inheritance of courtship behavior and its role as a reproductive isolating mechanism in two species of *Schizocosa* wolf spiders (Araneae; Lycosidae) // Evolution. V. 40. № 1. P. 129–141.

Szechtman H., Ahmari S.E., Beninger R.J., Eilam D., Harvey B.H. et al., 2017. Obsessive-compulsive disorder: Insights from animal models // Neurosci. Biobehav. Rev. V. 76. P. 254–279.

Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Ovchinnikova N.L., Safonova A., Ilchenko O.N. et al., 2019. Sociability and

pair-bonding in gerbils: A comparative experimental study // Curr. Zool. V. 65. № 4. P. 363–373.

Timberlake W., Washburne D.L., 1989. Feeding ecology and laboratory predatory behavior toward live and artificial moving prey in seven rodent species // Anim. Learn. Behav. V. 17. № 1. P. 2–11.

Tinbergen N., 1942. An objectivistic study of the innate behavior of animals // Bibliotheca Biotheoretica. V. 1. P. 37–98.

Tinbergen N., 1951. The Study of Instinct. L.: Oxford Univ. Press. 228 p.

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

Vermeij G.J., 1982. Unsuccessful predation and evolution // Am. Nat. V. 120. № 6. P. 701–720.

Whishaw I.Q., Sarna J.R., Pellis S.M., 1998. Evidence for rodent-common and species-typical limb and digit use in eating, derived from a comparative analysis of ten rodent species // Behav. Brain Res. V. 96. № 1–2. P. 79–91.

Whishaw I.Q., Faraji J., Kuntz J.R., Agha B.M., Metz G.A., 2017. The syntactic organization of pasta-eating and the structure of reach movements in the head-fixed mouse // Sci. Rep. V. 7. № 1. P. 1–14.

The evolution of behavioral stereotypes and ideas about them

Zh. I. Reznikova[a, b, *], S. N. Panteleeva[a, b], A. A. Novikovskaya[a], J. V. Levenets[a]

[a] *Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of RAS*
Frunze, 11, Novosibirsk, 630091 Russia
[b] *Novosibirsk State University*
Pirogova, 1, Novosibirsk, 630090 Russia
**e-mail: zhanna@reznikova.net*

The development of cognitive ethology and new experimental methods of studying animal intelligence has led to an underestimation of the role of innate stereotypes in the behavioral repertoire. Researchers tend to see cognitive phenomena in animal actions, such as the formation of cultural traditions in communities. On the example of ants and rodents, using an experimental model of interaction with prey, we identified relatively flexible fragments of innate stereotypes prone to recombination or loss. We suggest that the variability of individual fragments of stereotypes underlies the formation of species-specific hunting behavior. The combination of innate fragmentation of behavioral stereotypes and simple forms of social learning may lead to certain behavioral traditions within communities and populations. The review presents the results of the research team's studies and considers the prospects of the proposed direction of investigations, based on a detailed analysis of behavioral stereotypes.