

УДК 57.024

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ВЗРОСЛЫХ И МОЛОДЫХ СЕРЫХ КРЫС

¹Левенец Я.В., ^{1,2}Пантелеева С.Н.

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

²ГБОУ ВПО Новосибирский государственный университет, Новосибирск

Проведено сравнительное исследование спонтанно проявляющегося охотничьего поведения по отношению к подвижной добыче (насекомым) у не имевших опыта охоты половозрелых и неполовозрелых особей серой крысы (*Rattus norvegicus*). Для сравнения этограмм стереотипов охоты, представленных в виде последовательности букв, использовались количественный и стохастический анализ (цепи Маркова первого порядка), а также новый метод анализа биологических текстов, основанный на сжатии данных (Ryabko et al., 2013). Первые проявления охотничьего стереотипа у крысят зафиксированы в 30-дневном возрасте. Как и у взрослых особей, они не требовали предварительного опыта и проявлялись по принципу «все и сразу». Порядок совершения элементов поведения и уровень их связанности у крыс и крысят сходен. Это подтверждается совпадением схем стереотипа и отсутствием значимых различий их в сложности. В совокупности эти данные позволяют предполагать врожденный характер охотничьего стереотипа у крыс. Оптимизация охоты у молодых особей достигается за счет совершенствования отдельных элементов поведения и связей между ними.

Ключевые слова: этология, этограммы, поведенческие стереотипы, охотничье поведение, крысы, теория информации, Колмогоровская сложность, сжатие данных

COMPARATIVE ANALYSIS OF HUNTING BEHAVIOR IN ADULT AND YOUNG NORWAY RATS

¹Levenets J.V., ^{1,2}Panteleeva S.N.

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

²Novosibirsk State University, Novosibirsk

A comparative study of spontaneous hunting behavior towards mobile insects was conducted in naïve young and adult Norway rats (*Rattus norvegicus*). To compare ethograms represented as a sequence of letters (each letter corresponds to a behavioral act) first-order Markov chain was used, as well as a new method for the analysis of 'biological text' based on data compression (Ryabko et al., 2013). Young rats first display the hunting stereotype at 30 days old. Like the adults, they do not require early experience and demonstrate the hunting stereotype 'all at once'. The order of performance of behavioral acts as well as a level of connectivity between them are similar in adult and young rats. This is confirmed by the coincidence of the stereotype schemes and the lack of significant differences in their complexity. Taken together, these data suggest innateness of the hunting stereotype in rats. Optimization of hunting in young rats is achieved by improving the certain behavioral elements and connections between them.

Keywords: ethology, ethograms, stereotype, hunting behaviour, rats, information theory, Kolmogorov complexity, data compression

Охотничье поведение большинства наземных хищников включает ряд поведенческих реакций, связанных с ориентацией хищника в направлении добычи, сближением, контактом (нападением), обработкой, последующим умерщвлением и поеданием добычи [1]. Эти компоненты организованы в устойчивую последовательность действий – поведенческий стереотип [10]. Стереотипы охоты, как и любые другие стереотипы в поведении животных, основаны на процессах созревания врожденных программ поведения в сочетании с приобретением индивидуального и социального опыта [9].

Возможность охоты грызунов на насекомых хорошо описана в литературе [4, 6, 7]. В частности, в экспериментах по изучению взаимодействия муравьев и грызунов выра-

женные в лаборатории и не имевшие опыта охоты полевые мыши *Apodemus agrarius* успешно охотились, убивая и поедая до 36 муравьев за 10 мин [5]. Исследователи высказали предположение о том, что полевые мыши обладают врожденным стереотипом охоты на насекомых, включая и опасные их виды.

Один из универсальных вопросов при исследовании видовых стереотипов поведения заключается в выяснении вклада индивидуального опыта и созревания. Возможны различные варианты: от поведения, почти полностью основанного на индивидуальном опыте, но часто единообразного, поскольку оно сформировано сходными требованиями среды, до полностью врожденного поведения, которое проявляется либо по принципу «все и сразу», либо

требует созревания [9]. Ранее для ответа на этот вопрос применялись «Каспар-Гаузер эксперименты», то есть, выращивание животных в изоляции [9]. Мы предложили метод анализа поведенческих последовательностей как «текстов», состоящих из букв – элементов поведения. Метод основан на различиях в степени сжатия текстовых файлов архиваторами и позволяет разделить врожденное поведение и приобретенные навыки без экспериментальной работы, только на основе сравнения этограмм молодых и взрослых животных. Это было показано на примере охотничьего поведения муравьев и территориального поведения чаек [8]. В данной работе мы впервые применили этот метод к грызунам, используя в качестве модели серую крысу. Этот вид известен своим гибким и разнообразным поведением как хищник-полифаг [6], и в то же время в нейрофизиологических исследованиях показано, что охотничье поведение взрослых крыс является стереотипной последовательностью действий [2]. Целью нашей работы было выявление ранее неизвестного вклада врожденного поведения и индивидуального опыта в формирование охотничьего стереотипа у серой крысы с помощью тематического анализа этограмм.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в 2012–2014 гг., в лаборатории на беспородных серых крысах (*Rattus norvegicus*), не имевших опыта охоты. Половозрелые животные содержались в клетках по 3–4 особи, крысята находились в клетках вместе с матерями. Животные имели постоянный доступ к воде и пище. Кормление проводилось ежедневно после проведения тестов. В виварии соблюдался 16:8 (день-ночь) световой режим.

В исследовании приняли участие 81 половозрелая крыса (40 самок и 41 самец) в возрасте от трех месяцев до года и 52 крысенка (23 самки и 29 самцов) в возрасте от 30 до 40 дней. Тестирование начинали с этого возраста, так как предварительно на отдельной группе из семи 25-дневных крысят было показано полное отсутствие интереса к добыче. Не охотившиеся или охотившиеся unsuccessfully в первом тесте крысята через 5–8 дней тестировались повторно.

Для наблюдения за процессом охоты животных по одному помещали в прозрачную арену фирмы Noldus 45×45×50 см для взрослых крыс и 30×30×35 см для крысят. Спустя 5 мин предъявляли добычу (бросали в арену сверху) и начинали фиксировать поведение с помощью видеокамеры. Тестируемым крысам предлагалось последовательно поохотиться на 3 единицы подвижной добычи – имаго мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea*), средняя длина тела $27,93 \pm 0,22$ мм ($n = 30$). Наблюдения длились до завершения поедания добычи, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, прекращались через 10 мин. Анализировались только случаи успешной охоты, закончившиеся поимкой и поеданием добычи.

Для описания поведения в качестве элементарной единицы нами выделяются элементарные двигательные акты и позы («элементы поведения»). Поведенческой последовательностью мы называем произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей мы выделяем поведенческие стереотипы, состоящие из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно см.: [10]). Всего было выделено 16 элементов поведения, которые разделили на 3 типа. Ключевые элементы, без которых совершение стереотипа невозможно: преследование добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), укусы (W) и захват добычи лапами (E). Дополнительные элементы («приготовления» к охоте и поеданию добычи) присутствовали не во всех стереотипах: принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват (R) и откусывание конечностей добычи (H). «Шумовые элементы» (не влияющие на совершение стереотипа): замирание (C), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса 180° (B), поворот головы (F), стойка с опорой на арену (Y), движения назад (U) и чистка (X).

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

Для парных сравнений долей успешно и неуспешно охотившихся особей и долей элементов поведения использован точный тест Фишера. Среднее количество различных элементов поведения в стереотипах сравнивали t-критерием Стьюдента. Для визуализации структуры стереотипа, на основании «суммарных» текстовых файлов, рассчитывались матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому (Марковский процесс первого порядка), которые использовались для построения схемы стереотипа.

Оценка связанности между элементами поведения в поведенческих последовательностях охотничьих стереотипов проводилась с помощью метода анализа биологических текстов на основе идей Колмогоровской сложности и проверки статистических гипотез [8]. Для этого нами написана программа, которая случайным образом выбирала из «суммарных» файлов целые последовательности и переносила их в отдельный текстовый файл заданного размера. Получено по 5 файлов объемом 300, 400 и 500 байт содержащих стереотипы взрослых крыс и крысят. При этом мы следили за тем, чтобы каждая последовательность не была скопирована дважды (то есть присутствовала только в одном файле). Полученные файлы сжимались при помощи архиватора 7-zip с использованием метода сжатия BZip2. Проводилась сравнительная оценка степеней сжатия успешных охотничьих стереотипов (подробно см.: [10]). Под степенью сжатия понимается отношение размера заархивированного файла к его исходному размеру. Чем меньше степень сжатия, тем меньше сложность записанных в текстовом файле поведенческих стереотипов, и наоборот, чем степень сжатия выше, тем они сложнее.

**Результаты исследования
и их обсуждение**

При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение проявили 14 крысят в возрасте 30 дней, 6 животных в возрасте 32 дней, 2 крысенка в возрасте 33 дня, 8 особей в 34 дневном возрасте и 55 взрослых крыс. Доли молодых 57,7% (30 из 52) и взрослых животных 67,9% (55 из 81), охотившихся в первом тесте, достоверно не различалось (точный тест Фишера, $p = 0,2689$). После повторного тестирования не охотившихся или охотившихся–неуспешно крысят суммарная доля успешных молодых охотников составила 88,5% (46 из 52), что достоверно больше, чем у взрослых 67,9% (55 из 81) ($p = 0,007$). Молодые животные продемонстрировали меньшее количество неуспешных охот (40 из 159), чем взрослые (77 из 202) ($p = 0,009$). Стоит отметить наличие успешных охотников, которые ни разу из трех охот не теряли добычу: 23 взрослых крысы и 20 крысят.

Длина успешных охотничьих стереотипов 30-дневных крысят составила $45,4 \pm 6,5$, у 34-дневных $33,8 \pm 4$, у 40-дневных крысят $32,1 \pm 4$ элемента поведения (достоверных различий не выявлено). Схемы успешных охотничьих стереотипов у этих трех возрастных групп оказались сходны (рис. 1, а). Поэтому мы объединили все полученные стереотипы молодых животных в одну группу. В целом успешные охотничьи стереотипы крысят оказались длиннее $35,2 \pm 2,3$, чем у взрослых животных $21,9 \pm 1,7$ ($t = 4,7$, $p < 0,01$).

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения в поведенческих последовательностях построены схемы охотничьего стереотипа в отношении подвижной добычи (рис. 1). Следует отметить, что на схеме показаны все устойчивые связи между элементами ($p \geq 0,2$) и некоторые неустойчивые ($p < 0,2$), но важные для совершения стереотипа связи.

У молодых и взрослых животных стереотип, как правило, начинался с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), а в тех редких случаях, когда добыча сама приближалась слишком близко, охотничий стереотип мог начинаться без фазы преследования, затем могло следовать принюхивание (D). Далее, как правило, следовал укус (W) и захват добычи в передние лапы (E). Реже крысы и крысят могли начать атаку с одной или нескольких попыток захватов добычи передними лапами. Такие повторяющиеся цепочки элементов поведения «захват лапами – захват лапами» присутствовали в 83,2% (99 из 119) успешных охотничьих стереотипах крысят, но лишь в 49,6% (62 из 125) стереотипах взрослых ($p = 2,352 \cdot 10^{-8}$). После захвата добычи–передними лапами, чаще всего наблюдались перехваты удерживаемой добычи (R). В дальнейшем мог наблюдаться акт откусывания конечностей добычи (H). Последний элемент поведения, предшествующий поеданию, выступает в качестве окончания успешного охотничьего стереотипа, ими могли быть: укус (W), захват лапами (E), перехват (R) или откусывание конечностей добычи (H).

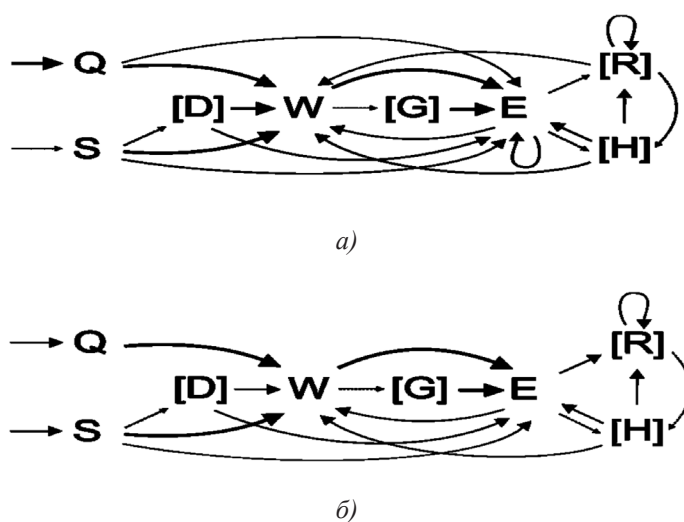


Рис. 1. Схемы охотничьих стереотипов крысят (а) и взрослых крыс (б). Тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ($p < 0,2$). Простой линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы

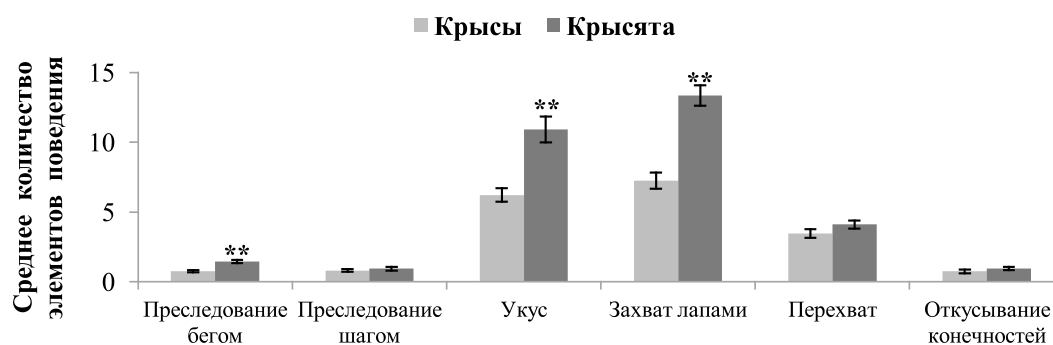


Рис. 2. Среднее количество элементов поведения в одном стереотипе

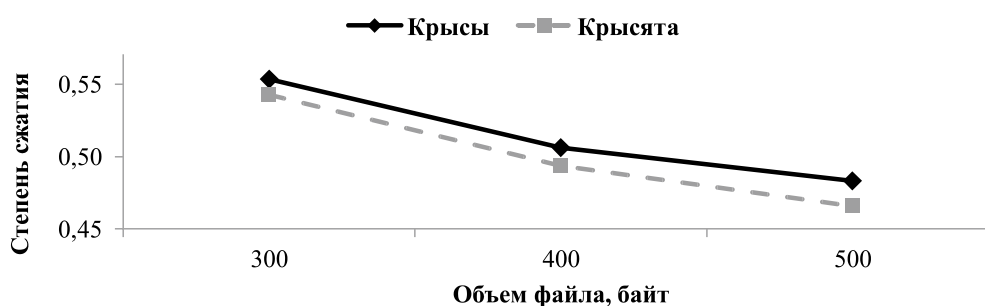


Рис. 3. Различия в степенях сжатия файлов разного объема

В успешных охотничьих стереотипах крысят доли шумовых ($p = 0,0269$) и дополнительных элементов ($p = 0,0096 \cdot 10^{-3}$) достоверно ниже, а ключевых элементов достоверно выше ($p = 0,0025 \cdot 10^{-8}$), чем у взрослых крыс. Количественный анализ проводился для ключевых элементов поведения и наиболее часто встречающихся дополнительных: «перехват», «откусывание конечностей добычи». Результаты представлены на рисунке 2. Крысята чаще чем крысы преследовали свою добычу «бегом» ($t = 5,6$, $p < 0,01$). На один успешный охотничий стереотип у крысят приходилось больше элементов поведения «укус» и «захват лапами», чем у взрослых крыс ($t = 5,3$, $p < 0,01$; $t = 5,5$, $p < 0,01$ соответственно). В одном охотничьем стереотипе крысенка в среднем встречалось больше связей элементов поведения «укус – захват лапами», чем у взрослых крыс ($t = 4,3$, $p < 0,01$). Среднее количество дополнительных элементов поведения «преследование шагом» ($t = 0,75$, NS), «перехват» ($t = 1,5$, NS) и «откусывание конечностей добычи» ($t = 1,1$, NS) в стереотипах крыс и крысят не различалось.

Степени сжатия файлов содержащих успешные охотничьи стереотипы взрослых крыс и крысят достоверно не различались при объемах файлов 300, 400 и 500 байт (Критерий Манна-Уитни, $U_{эмп} = 12$; $U_{эмп} = 8$; $U_{эмп} = 5$; $U_{кр} = 1$, NS) (рис. 3).

Проявление охотничьего стереотипа у взрослых и молодых крыс носит факультативный характер, то есть, встречается не у всех особей. У крысят стереотип проявляется в возрасте 30 – 34 дней. Индивидуальная вариабельность и возраст проявления охотничьего стереотипа у крыс оказались сходными с полифагом сирийским хомячком (*Mesocricetus auratus*) [7]. Это отличает полифагов от специализированных хищных грызунов – северного и южного кузнечикового хомячка (род *Onychomys*), у которых охотничий стереотип в отношении сверчков проявляется уже в 22-дневном возрасте, а его проявления у «наивных» животных носят облигатный характер [4].

Большинство «наивных» взрослых крыс охотились успешно, что свидетельствует об отсутствии критического пери-

ода созревания стереотипа. Атака на добычу начиналась с преследования, укуса, за которым следовал захват добычи лапами. Аналогичным образом (укус – захват лапами) атакуют добычу (сверчков) сирийские хомячки [7]. Хищные кузнечиковые хомячки, наоборот, чаще начинают свою атаку на сверчков с захвата добычи передними лапами, после чего начинают ее кусать [5]. Считается, что начало атаки с захвата добычи в передние лапы является прогрессивной эволюционной чертой, а начало атаки с укуса – более древняя и примитивная форма [3]. Именно она оказалась характерной для серой крысы. В схемах стереотипов крысят и крыс выявлено несколько различий. Наличие связи между элементами поведения «преследование бегом» и «захват лапами» у крысят обусловлено тем, что они значительно чаще, чем взрослые, преследовали свою добычу бегом. Повторяющиеся серии захватов добычи лапами в стереотипах крысят мы связываем с «неуклюжестью» крысят, которым приходится повторять попытку захвата. Связь между элементами «перехват добычи» и «укус» также можно объяснить «неловкостью», заключающейся в манипуляциях с сопротивляющейся добычей, удерживаемой передними лапами. В результате добыча падает на дно арены и животному вновь приходится ее преследовать или атаковать (кусать, захватывать лапами). При этом общий порядок совершения поведенческих актов остается неизменным: преследование, укус, захват лапами и последующие манипуляции (перехваты) и обработка добычи (откусывание конечностей). Отсутствие устойчивой связи между элементами поведения «захват лапами» и «перехват добычи» связано с тем, что вероятность переходов между повторяющимися «захватами лапами» выше, и снижается вероятность перехода к другим элементам. В стереотипах крыс и крысят содержалось близкое количество «перехватов», что в совокупности с необходимостью предварительного «захвата добычи лапами» подтверждает связанность этих элементов поведения. Интересно также отметить, что в стереотипах молодых и взрослых животных элементы поведения «перехват добычи» были организованы в повторяющиеся цепочки (перехват – перехват). Несмотря на незначительные различия в схемах стереотипа крыс и крысят, порядок совершения ключевых элементов поведения в них одинаков.

Результаты сравнительного анализа сложности успешных охотничьих стере-

отипов, основанные на применении понятия Колмогоровской сложности [9] показали, что средняя степень сжатия стереотипов взрослых крыс и крысят значимо не различалась. Для лучшего понимания этого результата следует пояснить основные принципы, лежащие в основе использованного метода сравнения сложности. Программа – архиватор находит в последовательностях букв, записанных в текстовом файле, закономерности (повторяющиеся участки), и чем больше и длиннее будут такие участки, тем в результате лучше будет сжиматься такой файл (степень сжатия будет меньше). С другой стороны, в стереотип могут вклиниваться случайные («шумовые») элементы поведения. Они не влияют на совершение стереотипа, но понижают упорядоченность последовательности букв, и тем самым увеличивают степень сжатия. Сложность стереотипов крыс и крысят не различалась, значит, уровень связанности между элементами поведения у них близок, и устойчивость связей, отраженных в схемах стереотипов, одинакова.

Различия в длинах охотничьих стереотипов взрослых и молодых крыс обусловлены большей долей ключевых элементов поведения в стереотипах крысят. Это подтверждается существенными различиями в среднем количестве ключевых элементов «укус», «захват лапами» у взрослых и молодых особей, тогда как количество дополнительных элементов «перехват» и «откусывание конечностей» у них не различается. Отметим, что тесные связи элементов «укус – захват лапами», чаще встречались в стереотипах крысят. Мы предполагаем, что многочисленные повторения связок этих элементов обусловлены процессом оптимизации навыка захвата добычи.

Таким образом, анализ этограмм охотничьего поведения с помощью метода, основанного на идеях Колмогоровской сложности, показал, что у молодых и взрослых крыс порядок совершения элементов поведения и уровень их связанности сходен. У «наивных» животных стереотип охоты проявляется по принципу «все и сразу». В совокупности эти данные позволяют предполагать врожденный характер охотничьего стереотипа у крыс. Критический период созревания стереотипа отсутствует. Оптимизация охоты у молодых особей достигается за счет совершенствования отдельных элементов поведения и связок между ними.

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

Список литературы

1. Caro T.M. The effects of experience on the predatory patterns of cats // *Beh. and Neural Biol.* – 1980. Vol. 29, № 1. – P. 1–28.
2. Comoli E., Ribeiro-Barbosa E.R., Negrao N., Goto M., Canteras N.S. Functional mapping of the prosencephalic systems involved in organizing predatory behavior in rats // *Neuroscience.* – 2005. Vol. 130, № 4. – P. 1055–1067.
3. Eisenberg J.F., Leyhausen P. The Phylogenesis of Predatory Behavior in Mammals // *Zeitschrift für Tierpsychologie.* – 1972. Vol. 30, № 1. – P. 59–93.
4. Langley W.M. Development of predatory behaviour in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) // *Behaviour.* – 1986. Vol. 99, № 3. – P. 275–295.
5. Panteleva S., Reznikova Z., Vygoniyailova O. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first «count,» then hunt // *Front. Psychol.* – 2013. – P. 45.
6. Polsky R.H. Developmental factors in mammalian predation // *Behav. Biol.* – 1975. Vol. 15, № 3. – P. 353–382.
7. Polsky R.H. The Ontogeny of Predatory Behaviour in the Golden Hamster // *Behaviour.* – 1977. Vol. 61, № 1. – P. 26–56.
8. Ryabko B., Reznikova Zh., Druzyaka A., Panteleva S. Using Kolmogorov complexity for studying biological texts // *Theory of Comp. Sys.* – 2013. Vol. 52, № 1. – P. 1–17.
9. Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной: Учебное пособие для вузов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. – 518 с.
10. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Левенец Я.В. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей Колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии // *Экспериментальная психология.* – 2014. – Т. 7, № 3. – С. 112–125.