

Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов

Experimental study of feeding by insects in rodents

Я.В. Левенец*, С.Н. Пантелеева*, **, Ж.И. Резникова*, **
J.V. Levenets*, S.N. Panteleeva*, **, Zh.I. Reznikova*, **

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: jan.levenets@gmail.com, psafia@mail.ru, zhanna@reznikova.net.

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия.

** Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: насекомые, добыча, охотничье поведение, грызуны, поведенческие стереотипы.

Keywords: insects, prey, hunting, rodents, behavioral stereotypes.

Резюме. Беспозвоночные, в том числе насекомые, имеют немалое значение как объект питания в рационе многих видов грызунов. Возможность переключения грызунов на альтернативные пищевые ресурсы, такие как подвижные насекомые, оценена недостаточно. Исследована реакция на подвижную добычу (мраморный таракан *Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789) у трёх видов грызунов с разными типами питания (зерноядные, эврифаги, зеленоядные), в сравнении с насекомоядным видом обыкновенной бурозубкой. У всех исследованных видов грызунов выявлен высокоэффективный стереотип охотничьего поведения, сопоставимый с таковым у насекомоядных. Можно полагать, что в популяциях грызунов поддерживается определенная доля носителей стереотипов охотничьего поведения, что позволяет им расширять спектр питания за счёт активной охоты на подвижных насекомых.

Abstract. Being a great source of nutrition for many rodent species, invertebrates, including insects, have been under-estimated before as an alternative feeding resource. Reactions towards mobile insects (speckled cockroach *Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789) were experimentally investigated in three rodent species with different types of diet, such as omnivorous, granivorous and herbivorous, in comparison with the insectivorous common shrew. In all investigated rodent species highly stereotypical hunting behavior was revealed, comparable with that of a common shrew, which is known as a specialized predator. This enables us to suggest that certain proportion of carriers of hunting stereotypes towards live insects is maintained within populations of rodents, thus enriching their diet.

Введение

Беспозвоночные, в том числе и насекомые, имеют немалое значение как пищевой объект в рационе многих видов грызунов. Они являются не только источником белка и незаменимых аминокислот, но и некоторых минеральных веществ (кальция, фосфо-

ра, микроэлементов, солей). Многие виды наземных насекомых богаты цинком, медью, кобальтом, йодом и др. [Savushkina, 2006]. Высокое содержание различных микроэлементов отмечено в телах рыжих лесных муравьёв [Bashenina, 1977; Frouz, Jilkova, 2008], кроме того, в них много глюкозы [Jilkova et al., 2012] и протеинов [Wheeler, Martinez, 1995].

Насекомые в той или иной мере входят в состав рациона практически всех видов грызунов [Landry, 1970; Bashenina, 1977]. Активными охотниками на различных беспозвоночных являются кузнечиковые хомячки (*Onychomys* spp.) и белоногие хомячки (*Peromyscus* spp.). Анализ содержимого желудков, проведённый Л. Флэйком [Flake, 1973], показал, что у северного кузнечикового хомячка (*Onychomys leucogaster* Wied-Neuwied, 1841) доля белкового компонента составляет 73,9 % от общего объёма пищи, у оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) — 39,0 %. В желудках этих грызунов были обнаружены остатки имаго и личинок жесткокрылых, личинок чешуекрылых, имаго кузнечиков, муравьёв. По другим данным у белоногого (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) и оленьего хомячков доля желудков, содержащих остатки хитина, составляет, соответственно, 57–59 % [Wolff et al., 1985]. В степях Тувы и Монголии активным охотником на беспозвоночных является монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus* Allen, 1925). В защёчных мешках этих грызунов были обнаружены жуужелицы и чернотелки [Flint, Golovkin, 1961].

Среди других представителей семейства хомяковые (Cricetidae) беспозвоночные встречаются в рационе лесных полёвок (*Clethrionomys* spp.) и красно-серой полёвки (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846) [Maturova, 1982; Bashenina, 1962, 1977, 1981]. В их желудках обнаруживались остатки насекомых:

имаго и личинки жесткокрылых, чешуекрылых, личинки двукрылых, муравьи рода *Lasius*, наездники и пилильщики. Полёвка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776), обыкновенная (*M. arvalis* Pallas, 1778) и тёмная полёвка (*M. agrestis* Linnaeus, 1761) поедают жуков, личинок и гусениц, бабочек, пауков, саранчовых, муравьёв, улиток, голых слизней и дождевых червей [Bashenina, 1962, 1977]. Водяные полёвки включают в свой рацион моллюсков, пиявок, водных насекомых и их личинок, а также крупных и подвижных наземных жуков (жужелиц, чернотелок, пластинчатогоусых) [Panteleev, 2001].

Насколько нам известно, у представителей семейства Muridae в естественных условиях охота на насекомых выявлена лишь у полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771). Исследования, проведённые на Кавказе и в Тульской области, показали, что у этого вида беспозвоночные (насекомые, их личинки, а также моллюски) по частоте встречаемости в рационе занимают второе место после семенного корма [Sviridenko, 1943]. В других регионах пищевой спектр полевой мыши включал имаго жесткокрылых, личинки двукрылых и чешуекрылых, а также полужесткокрылых на разных стадиях развития [Babinska-Werka, Garbarczyk, 1981; Okulova, Antonetz, 2002]. В экспериментах охотничье поведение по отношению к подвижным насекомым у представителей этого семейства было продемонстрировано только у лабораторных животных: домашней мыши (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) [Nikulina, Popova, 1983; Popova et al., 1993] и серой крысы (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) [Comoli et al., 2005].

Детальные исследования охотничьего поведения грызунов были проведены ранее только на примере хищного южного кузнечикового хомячка (*Onychomys torridus* Coues, 1874) и двух всеядных видов белоногого и оленьего хомячков (*P. leucopus* и *P. maniculatus*) [Langley, 1986; Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989]. В лабораторных экспериментах был выявлен стереотип охотничьего поведения этих зверьков по отношению к подвижным сверчкам: хомячки захватывали добычу передними лапами и наносили укусы в голову или грудь насекомого, повреждая нервные ганглии и обездвиживая. Важно отметить, что роль опыта оказалась различной у трёх видов. У *P. leucopus* эффективность поимки сверчка возрастала постепенно, в зависимости как от возраста, так и от возможности манипулировать с добычей, и для совершенствования стереотипа хомячкам этого вида требовалось много сеансов взаимодействия со сверчками. Представителям *P. maniculatus* нужна была лишь незначительная «шлифовка» врождённого охотничьего стереотипа. Эффективная последовательность точных движений сохранялась у них и после годичного содержания в изоляции от живой добычи. Специализированные хищники (*Onychomys torridus*) имели врождённый охотничий стереотип, проявляющийся у всех особей по принципу «всё и сразу» уже с 23-

дневного возраста, состав элементов поведения и тактика охоты на сверчка у молодых и взрослых животных совпадали. Это значит, что у разных видов грызунов координация моторных актов при охотничьем поведении управляется генетическими программами в различной степени.

В наших исследованиях [Panteleeva et al., 2011] была впервые выявлена активная охота полевых мышей на такую опасную, хотя, видимо, очень ценную для них добычу, как рыжие лесные муравьи. Количество убиваемых и тут же поедаемых насекомых и сноровка охоты на них дают основания рассматривать муравьёв как возможную массовую добычу полевых мышей. Сравнение поведения зверьков, пойманных на территории муравьёв, и «наивных» (выращенных в лаборатории) показало, что эти зерноядные грызуны обладают не менее эффективным врождённым стереотипом охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым, чем такие активные охотники как «хищные» виды хомячков. На этом основании мы предположили, что наличие стереотипов охотничьего поведения в популяциях зерноядных и зеленоядных грызунов может позволить им существенно расширить спектр питания за счёт подвижных насекомых. В данной статье исследуется стереотип охотничьего поведения по отношению к насекомым у трёх видов грызунов с различными типами питания: зерноядной полевой мыши (*A. agrarius*), зеленоядной узкочерепной полёвки (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779) и эврифага — хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905), в сравнении с поведением насекомоядного вида — обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758).

Материалы и методы

Исследования проводились в 2013–2016 гг. в лаборатории на зерноядной полевой мыши (*A. agrarius*) ($n = 26$), зеленоядной узкочерепной полёвке (*L. gregalis*) ($n = 43$) и эврифаге хомячке Кэмпбелла (*P. campbelli*) ($n = 19$). В качестве эталона охотничьего стереотипа использован специализированный насекомоядный вид обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) ($n = 11$). Все хомячки Кэмпбелла, а также 9 полевых мышей родились в лаборатории и не имели опыта охоты (таких особей называют «наивными»). Остальные животные отловлены в естественных условиях (Новосибирская область). Зверьки содержались в индивидуальных клетках и имели постоянный доступ к воде и пище.

Для наблюдений животных по одному помещали в прозрачную арену (30x30x35 см). Спустя 5 мин на арену помещали добычу — мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789). Если животное охотилось, то на арену помещали последовательно ещё двух тараканов, если не проявляло интереса к добыче, то наблюдения прекращали спустя 10 минут. Вся добыча была приблизительно одного размера (средняя длина тела тараканов составила $27,93 \pm 0,22$ мм).

Всего в ходе одного теста животное могло продемонстрировать до трёх успешных актов охоты и несколько неуспешных. Для получения сопоставимого количества поведенческих последовательностей, полевые мыши и обыкновенные бурозубки тестировались 2 раза, узкочерепные полёвки — 3, а хомячки Кэмпбелла — 7 раз. Действия животных фиксировались с помощью видеокамер: Sony Handycam DCR-SR68 (мыши), Sony HDR-AS200V (полёвки, хомячки и бурозубки). Фиксировались акты неуспешной охоты, когда животное не могло поймать добычу. Детально анализировались только акты 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, полученных для каждого вида, мы выделяем поведенческий стереотип, состоящий из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно метод описан в работе Резниковой и соавторов [Reznikova et al., 2014]). Всего было выделено 19 элементов поведения, которые мы разделили на 3 типа. «Ключевые» — элементы, без которых совершение стереотипа невозможно: преследование добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S), укусы (W), захват добычи лапами (E) (только у грызунов). «Дополнительные» элементы («приготовления» к охоте и поеданию добычи) присутствовали не во всех стереотипах: принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват (R) (только у грызунов), откусывание конечностей добычи (H) и придерживание добычи одной (N) или двумя лапами (M) — только у бурозубки. «Шумовые элементы» (не влияющие на совершение стереотипа): замирание (C), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса 180° (B), поворот головы (F), вертикальная стойка (I), стойка с опорой на арену (Y), движения назад (U), прыжок (J) и чистка (X).

Обработка видеозаписи проводилась с 25-кратным замедлением в программе The Observer XT 10 (Noldus Information Technology). Используя полученный «алфавит» из 19 элементов, мы преобразовали демонстрируемое поведение в последовательности букв, где каждая буква соответствовала одному элементу поведения. Полученные поведенческие последовательности охотничьих стереотипов помещались в отдельные для каждого вида «суммарные» текстовые файлы (в формате .txt).

Сравнения долей охотившихся и не охотившихся особей у разных видов, а также успешных и неуспешных атак у разных особей, проводились с помощью точного теста Фишера с учётом поправки Бонферрони. Для построения схемы стереотипа с применением «суммарных» текстовых файлов рассчитывались матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому (Марковский процесс первого порядка) [Casarrubea et al., 2008].

Результаты

При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение продемонстрировали 65,4 % (17 из 26) особей полевых мышей, 36,8 % (7 из 19) хомячков Кэмпбелла и лишь 18,5 % (9 из 46) узкочерепных полёвок. После проведения повторных тестов количество особей, проявивших охотничье поведение возросло: у полевых мышей — до 80,8 % (21 из 26), у хомячков Кэмпбелла — до 63,2 % (12 из 19), и до 39,1 % (18 из 46) у узкочерепных полёвок. Обыкновенные бурозубки (n = 11) охотились во всех тестах. Следует отметить, что все случаи охоты полевых мышей (n = 30) и обыкновенных бурозубок (n = 21), в отношении хотя бы одного из трёх предложенных тараканов закончились их поимкой и частичным или полным поеданием. В то же время среди узкочерепных полёвок (11 из 27) и хомячков Кэмпбелла (10 из 33) были случаи, когда, начав охоту, животное не смогло осуществить поимку и поедание добычи.

По результатам всех тестов было зафиксировано 122 акта охоты у полевых мышей, 126 — у узкочерепных полёвок, 85 — у хомячков Кэмпбелла, 95 — у бурозубок соответственно. Соотношение успешных и неуспешных актов охоты приведено на рис. 1. Успешность атак у полёвок оказалась ниже, чем у остальных видов ($p < 0,017$ для всех случаев).

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

У всех исследованных видов охотничий стереотип начинался с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S). В случаях, когда таракан сам подходил близко, стереотип мог начинаться без фазы преследования. Затем могло следовать принюхивание (D). Далее, у хомячков Кэмпбелла с большей вероятностью следовал захват зубами — «укус» (W), или захват добычи лапами (E) (с меньшей вероятностью). У мышей и полёвок в основном происходит захват зубами — укусы (один или несколько подряд) (W). С этого момента схемы стереотипов грызунов и обыкновенной бурозубки расходятся. После «укуса» грызуны захватывают добычу обеими передними конечностями (E) для поедания. У бурозубок этот элемент поведения отсутствует, они изредка одной (N) или двумя (M) передними конечностями прижимают добычу ко дну арены. Грызуны после захвата добычи лапами изредка совершали перехваты добычи (R) — манипуляции с удерживаемой в лапах добычей (повороты, перевороты). У обыкновенных бурозубок этот элемент поведения отсутствовал. В дальнейшем все зверьки могли откусывать конечности добычи (H). Последний элемент поведения, предшествующий поеданию, выступает в качестве окончания успешного охотничьего стереотипа. У грызунов такими финальными элементами могли быть: укусы (W), захват лапами (E), перехват

(R) или откусывание конечностей добычи (H), а у бурозубок: укус (W), придерживание добычи одной лапой (N), откусывание конечностей добычи (H), а также приноживание (D) и перенос добычи в зубах (G) встречавшиеся единично.

Обсуждение и заключение

Несмотря на множество свидетельств присутствия беспозвоночных в пищевых спектрах разных видов грызунов, оставался открытым вопрос о том, насколько охоту на насекомых можно считать характерной для этих животных. Детальные исследования охотничьего поведения по отношению к насекомым до сих пор проводились только на представителях групп видов «хищных» и всеядных хомячков [Langley, 1986; Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989; Sarko et al., 2011]. В наших экспериментах выяснилось, что полевая мышь, узкочерепная полёвка и хомячок Кэмпбелла обладают одинаково эффективным стереотипным охотничьим поведением, сходным с поведением специализированного насекомоядного вида — обыкновенной бурозубки. Лабораторные эксперименты, по-видимому, отражают соотношение «охотников» и особей, равнодушных к насекомым, в естественных популяциях исследованных нами видов: 80,8 % «охотников» у полевой мыши, 63,2 % у хомячка Кэмпбелла и 39,1 % у узкочерепной полёвки. Эти различия могут объясняться типами питания исследованных видов: зерноядный, эврифаг, и зеленоядный. Однако примечательно, что хотя «охотников» среди зеленоядных полёвок было вдвое меньше, чем среди полевых мышей, стереотип охоты на насекомых у них оказался столь же лаконичным и эффективным, что и у

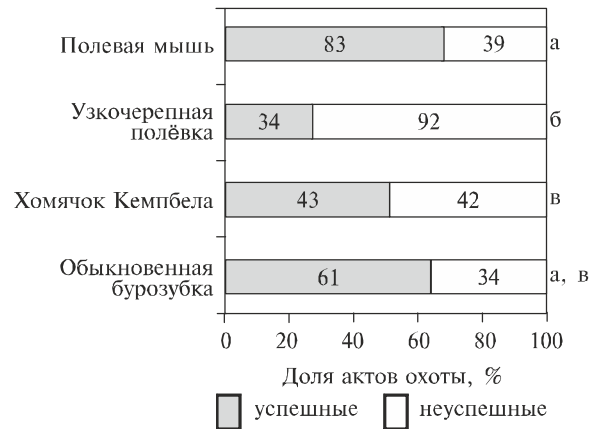


Рис. 1. Соотношение успешных и неуспешных актов охоты у исследованных видов (по результатам всех тестов). Данные, отмеченные буквами а, б и в, достоверно различаются (точный тест Фишера с учётом поправки Бонферрони, $p < 0,017$).

Fig. 1. The ratio between successful and unsuccessful hunting episodes in the studied species (according to the results of all tests). Data marked with letters а, б and в differ significantly (Fisher's exact test considering Bonferroni correction, $p < 0,017$).

остальных видов, включая специализированных насекомоядных. Это позволяет предположить, что в популяциях грызунов с разными типами питания постоянно присутствует та или иная доля особей, способных активно охотиться на насекомых.

Исследования генетических механизмов охотничьего поведения лабораторных мышей по отношению к насекомым (сверчкам) показали, что это поведение контролируется генами, локализованными

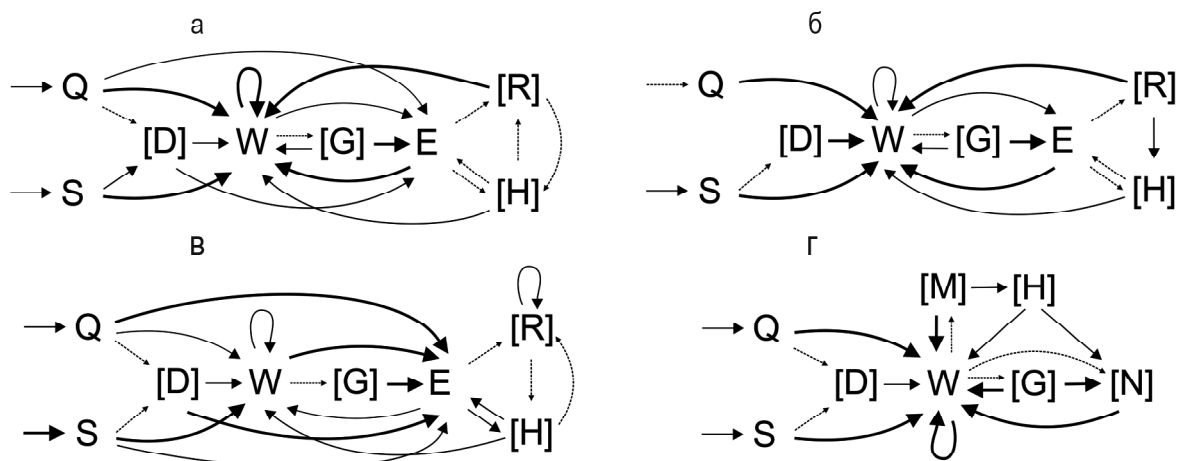


Рис. 2. Схемы охотничьих стереотипов полевой мыши (а), узкочерепной полёвки (б), хомячка Кэмпбелла (в) и обыкновенной бурозубки (г). Тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые связи между элементами ($p < 0,2$). Простой линией обозначены устойчивые связи ($0,2 \leq p < 0,5$). Жирной линией обозначены высоко устойчивые связи между элементами ($p \geq 0,5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы.

Fig. 2. Schemes of hunting stereotypes of the striped field mouse (а), the narrow-headed vole (б), the Campbell's dwarf hamster (в) and the common shrew (г). Thin dotted lines represent some unstable connections between elements ($p < 0.2$). Simple lines represent stable relations ($0,2 \leq p < 0,5$). Thick lines represent high stability connection between the elements ($p \geq 0.5$). «Auxiliary» elements are presented in square brackets.

в аутосомах. При скрещивании разных линий мышей — носителей этих генов, в ряду поколений у потомков не наблюдалось снижения уровня «хищнической агрессии» (как называют это поведение авторы), то есть хищническое поведение у грызунов является доминантным признаком [Nikulina, Popova, 1983]. Недавние исследования на европейской рыжей полёвке (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) показали, что доля «охотников» на сверчков в популяциях этого вида невелика, но в эксперименте направленный отбор особей с хорошо выраженным охотничьим поведением на протяжении 13 поколений привёл к пятикратному увеличению их числа по сравнению с контрольными линиями [Sadowska et al., 2015; Konczal et al., 2016].

Можно полагать, что в популяциях грызунов с разными типами питания постоянно поддерживается присутствие носителей высоко эффективного охотничьего стереотипа. Это может расширить адаптивные свойства популяций путём увеличения, пищевого спектра за счёт активной охоты на подвижных насекомых.

Благодарности

Исследования поддержаны грантом Российского научного фонда (№ 14-14-00603).

Литература

- Babinska-Werka J., Garbarczyk H. 1981. Animal components of the diet of the striped field mouse under urban conditions // *Acta Theriologica*. Vol.26. No.18. P.301–318.
- Bashenina N.V. 1962. [Ecology of common vole and some features of her geographic variability]. Moscow: Moscow University Press. 310 p. [In Russian].
- Bashenina N.V. 1977. [Ways of adaptation in rodents]. Moscow: Nauka. 354 p. [In Russian].
- Bashenina N.V. 1981. [Bank vole]. Moscow: Nauka. 351 p. [In Russian].
- Casarrubea M., Sorbera F., Crescimanno G. 2008. Multivariate analysis of the modifications induced by an environmental acoustic cue on rat exploratory behavior // *Physiology and Behavior*. Vol.93. No.4. P.687–696.
- Comoli E., Ribeiro-Barbosa E.R., Negro N., Goto M., Canteras N.S. 2005. Functional mapping of the prosencephalic systems involved in organizing predatory behavior in rats // *Neuroscience*. Vol.130. P.1055–1067.
- Flake L.D. 1973. Food habits of four species of rodents on a short-grass prairie in Colorado // *Journal of Mammalogy*. Vol.54. P.636–647.
- Flint V.E., Golovkin A.N. 1961. [A comparative study of hamster ecology in the Tuva area] // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. Vol.66. P.57–77. [In Russian].
- Frouz J., Jilkova V. 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. No.11. P.191–199.
- Jilkova V., Sebek O., Frouz J. 2012. Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests // *Pedobiologia*. Vol.55. No.5. P.247–251.
- Kreiter N., Timberlake W. 1988. Form and Development of Predation on Crickets in Adults of *Peromyscus maniculatus bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* // *Journal of Comparative Psychology*. Vol.102. No.3. P.269–278.
- Konczal M., Koteja P., Orlowska-Feuer P., Radwan J., Sadowska E.T., Babik W. 2016. Genomic response to selection for predatory behavior in a mammalian model of adaptive radiation // *Molecular Biology and Evolution*. Vol.33. No.9. P.2429–2440.
- Landry S.O. 1970. The rodentia as omnivores // *Quarterly Review of Biology*. Vol.45. P.351–372.
- Langley W.M. 1986. Development of predatory behavioral in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) // *Behaviour*. Vol.99. P.275–295.
- Maturova R.T. 1982. [Small mammals of the Ulan–Burgasy range]. Novosibirsk: Nauka. 102 p. [In Russian].
- Nikulina E.M., Popova N.K. 1983. Genetic analysis of predator aggressiveness in mice // *Russian Journal of Genetics (Genetika)*. Vol.19. No.7. P.1105–1110.
- Okulova N.M., Antonetz N.V. 2002. [The comparative description of mice *Apodemus* (Rodentia, Muridae) ecology from Dneprovsko–Orelsky reserve] // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. No.2. P.108–128. [In Russian].
- Pantelev P.A. 2001. [European water vole: the image of specie]. Moscow: Nauka. 527 p. [In Russian].
- Panteleva S.N., Vygonyailova O.B., Reznikova Zh.I. 2011. [Red wood ants as potential mass prey for striped field mice: results of laboratory experiments] // *Evrasiatskii Entomologicheskii Zhurnal*. Vol.10. No.1. P.99–103. [In Russian].
- Popova N.K., Nikulina E.M., Kulikov A.V. 1993. Genetic analysis of different kinds of aggressive behavior // *Behavior Genetics*. Vol.23. No.5. P.491–497.
- Reznikova Zh.I., Panteleva S.N., Levenets Y.V. 2014. [Analysis of behavioral patterns based on the ideas of Kolmogorov complexity: a search for a common methodological approach in ethology and psychology] // *Experimental Psychology (Russia)*. Vol.7. No.3. P.112–125. [In Russian].
- Sadowska E.T., Stawski C., Rudolf A., Dheyongera G., Chrzascik K.M., Baliga-Klimczyk K., Koteja P. 2015. Evolution of basal metabolic rate in bank voles from a multidirectional selection experiment // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol.282. No.1806.
- 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 // *Journal of Comparative Neurology*. Vol.519. No.1. P.64–74.
- Savushkina I.G. 2006. [Accumulation and Migration Cd, Zn, Cu and Al in Leaves of Oak, Larva and Excrement Oak Leaf Roller Moth and Gipsy Moth] // *Scientific Notes of Taurida National V.I. Vernadsky University*. Vol.19(58). No.2. P.57–65. [In Russian].
- Sviridenko P.A. 1943. [Ecological factors that determine the geographic distribution and eurytopic of the striped field mouse] // *Russian Journal of Zoology*. Vol.22. P.280–297. [In Russian].
- Timberlake W., Washburne D.L. 1989. Feeding ecology and laboratory predatory behavior toward live and artificial moving prey in seven rodent species // *Animal Learning & Behavior*. Vol.17. No.1. P.2–11.
- Wheeler D.E., Martinez T. 1995. Storage proteins in ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol.112. No.1. P.15–19.
- Wolff J.O., Dueser R.D., Berry K.S. 1985. Food habits of sympatric *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus* // *Journal of Mammalogy*. No.66. P.795–798.