

На правах рукописи

ВЫГОНЯЙЛОВА
Ольга Борисовна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ
И РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2013

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
Резникова Жанна Ильинична

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Новиков Евгений Анатольевич
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Гилёв Алексей Валерьевич
(Институт экологии растений
и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург)

Ведущее учреждение:

Московский педагогический
государственный университет,
кафедра зоологии и экологии
(г. Москва)

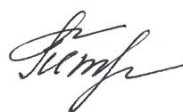
Защита диссертации состоится 16 мая 2013 года в 10 часов на заседании
Диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии
животных СО РАН по адресу: 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.
Факс: (383)2170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и
экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан: «...» апреля 2013 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Межвидовые взаимодействия являются важнейшим биотическим фактором, во многом определяющим видовое разнообразие и структуру сообществ. Механизмы межвидовых отношений составляют одну из центральных проблем современной поведенческой и эволюционной экологии. В последние годы наблюдается явное оживление интереса к комплексному изучению сообществ (Гиляров, 2007). Особенно интересны и мало изучены взаимодействия между представителями разных гильдий. Однако до сих пор не только не проводилось систематических исследований, но даже не высказывалось предположений о характере межвидовых взаимодействий таких существенных компонентов лесных экосистем, представляющих различные крупные таксономические группировки, как мышевидные грызуны и рыжие лесные муравьи.

Мышевидные грызуны являются важными звеньями пищевых цепей и преобразователями растительности и почвы (Шилов, 1977; Москвитина, Сучкова, 1988); их популяции способны к быстрым физиологическим и морфогенетическим перестройкам (Васильев и др., 2003; Шилова, Шатуновский, 2005; Новиков, Мошкин, 2009; Большаков и др., 2012); они обладают сложными и разнообразными формами этологической структуры популяций (Щипанов, 2002; Жигарев, 2005; Чабовский, 2006; Котенкова, Мунтяну, 2006; Громов, 2008) и гибким поведением (Зорина и др., 1999; Мешкова и др., 1999; Потапов и др., 2012; Poletaeva et al., 1993), что позволяет ожидать подвижности процессов поведенческих коадаптаций в контексте межвидовых отношений.

Рыжие лесные муравьи принадлежат к функциональной группе «экосистемных инженеров», преобразующих среду обитания для многих видов животных и растений (Jones et al., 1994). Они являются активными хищниками и оказывают существенное воздействие на почвенный и растительный покров (Захаров, 1980). В лесных биоценозах ассоциации муравейников могут занимать сотни гектаров, а численность особей достигает 100 кг биомассы на 1 га (Длусский, 1967). Специфическая среда муравейников способствует размножению микроорганизмов, простейших, почвенных водорослей, грибов, микроартропод (Голубев, Бабьева, 1972; Стебаева и др., 1977; Пивоварова, 1987; Резникова, Слепцова, 2003; Корганова, 2008). Виды подрода *Formica* s.str. являются доминантами в многовидовых сообществах муравьев (Резникова, 1983, 1999; Захаров, 1991; Сейма, 2008; Гилёв, 2010) и воздействуют на численность, пространственное распределение и поведение многих видов животных. В большинстве работ рассматриваются связи рыжих лесных муравьев с беспозвоночными животными (Суворов, 1987; Новгородова, Резникова, 1996; Гридина, 1997). Так, показано, что отношения муравьёв и жуужелиц носят характер интерференционной конкуренции и основаны на многогранных этологических механизмах взаимодействия (Reznikova, Dorosheva, 2003). Лишь единичные исследования посвящены межвидовым

отношениям рыжих лесных муравьев с позвоночными животными, в частности, с мелкими воробьиными птицами (Haemig, 1994).

Рыжие лесные муравьи делят с грызунами обширные территории, и у них существенно перекрываются периоды суточной активности, что создает предпосылки для межвидового взаимодействия этих животных. Однако имеющиеся в литературе сведения носят отрывочный характер (Рубинштейн, 1976; Scherba, 1965). Так, на основе учетов пространственного распределения рыжих полевок (*Myodes glareolus* Shreb.) и малого рыжего лесного муравья (*Formica polyctena* Först.), высказано предположение, что муравьи влияют на двигательную активность, но не на пространственное распределение зверьков (Миронов, 1986). Комплексного изучения взаимодействия мышевидных грызунов и муравьев ранее не проводилось.

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить и исследовать экологические и этологические аспекты взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев.

Были поставлены следующие задачи:

1. Сравнить видовой состав сообществ мелких млекопитающих, а также численность и миграционную активность мышевидных грызунов, обитающих на участках с высокой и низкой динамической плотностью муравьев.
2. Исследовать показатели роющей активности мелких млекопитающих на кормовых участках муравьев, в самих муравейниках и вне муравьиных территорий.
3. Исследовать трофические взаимодействия мышевидных грызунов с муравьями и муравейниками.
4. Исследовать когнитивные аспекты взаимодействия грызунов с рыжими лесными муравьями.

Научная новизна и значение полученных результатов. Показана роль ранее неизвестных биотических факторов в жизни мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев. Впервые выявлены многогранные межвидовые взаимодействия этих животных, основанные на сезонных трансформациях топической конкуренции и синойки и включающие трофические связи.

Муравьи, выступая как фактор беспокойства, существенно снижают численность и роющую активность мелких млекопитающих на своей территории. Гнезда и дороги рыжих лесных муравьев препятствуют миграционной активности грызунов. В периоды сезонного покоя муравьев зверьки устремляются к их гнездам: с октября по май до 84% муравейников содержат норы мелких млекопитающих. Впервые выявлены трофические связи мышевидных грызунов с муравьями и муравейниками. Описан стереотип охотничьего поведения, устойчиво проявляющийся по отношению к агрессивным насекомым у зверьков, взятых из природных условий и рожденных в лаборатории. Продемонстрирована способность полевых мышей

(*Apodemus agrarius* Pall.) к оценке соотношения множеств объектов в условиях рискованной фуражировки.

Полученные результаты вносят существенный вклад в решение проблемы системной организованности на биоценотическом уровне жизни, позволяют развить новые направления в поведенческой экологии, в частности, в теории оптимальной фуражировки, и существенно дополняют представления о поведенческих и когнитивных аспектах межвидовых отношений животных. Результаты работы используются в курсах лекций по экологии, поведенческой экологии, этологии и энтомологии, читаемых в Новосибирском государственном университете. Практические аспекты работы связаны с развитием исследований природно-очаговых заболеваний, так как все изучаемые виды грызунов являются массовыми прокормителями преимагинальных фаз иксодовых клещей. Сведения о межвидовых связях в крупных комплексах рыжих лесных муравьев необходимы для практической работы, связанной с организацией муравьиных заказников в Новосибирской области.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 15 работ, в том числе 3 статьи в журналах из перечня ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Материал изложен на 135 страницах. Работа содержит 15 рисунков, 10 фотографий и 10 таблиц. Список литературы включает 280 источников.

Апробация работы. Материалы и основные положения диссертации были представлены на Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2010); VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2010); IX Европейском конгрессе по энтомологии (Будапешт, 2010); XIII Международном конгрессе по поведенческой экологии (Перт, Австралия, 2010); II Всероссийской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях» (Нижний Новгород, 2011); II полевой школе по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых (Пенза, 2011); IV Европейском мирмекологическом симпозиуме (Клуж-Напока, Румыния, 2011); II Всероссийской с международным участием молодежной научной школе-конференции: «Биология будущего: традиции и новации» (Екатеринбург, 2012); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012); VI Европейской конференции по поведенческой биологии (Эссен, Германия, 2012); XXI Международном конгрессе по зоологии (Хайфа, Израиль, 2012).

Благодарности. Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (11-04-00536; 12-04-31626), программы «Живая природа» Президиума РАН, проекта партнерских фундаментальных исследований № 63, Интеграционного проекта СО РАН № 21. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., проф. Ж.И.

Резниковой, а также к.б.н. С.Н. Пантелеевой и всему коллективу лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН. Автор сердечно благодарит к.б.н. В.В. Панова за помощь в определении мелких млекопитающих и научные консультации и д.б.н. Ю.Н. Литвинова за плодотворное обсуждение работы.

ГЛАВА 1. РОЛЬ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ И ПРЕДПОСЫЛКИ ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

В главе рассмотрены различные аспекты изменения среды обитания рыжими лесными муравьями как «экосистемными инженерами» и проанализированы возможные пути их взаимодействия с мышевидными грызунами. Описано изменение свойств почвы и структуры растительного покрова под влиянием рыжих лесных муравьев (Бугрова, Пшеницына, 2009; Frouz et al., 2008). Рассмотрена роль муравейников как своеобразных «островных структур», в которых сконцентрировано множество симбиотических и трофических связей (Резникова, 2001; Резникова, Слепцова, 2003). Приведен обзор данных о связях рыжих лесных муравьев с беспозвоночными (Суворов, 1994; Рыбалов и др., 1998; Новгородова, 2005; Дорошева, Резникова, 2006; Cherix, Bourne, 1980; Gridina, 1990; Hawes et al., 2002; Laakso, Setälä, 1998) и отмечены немногочисленные сведения об их взаимодействии с воробьиными птицами (Haemig, 1996; Aho et al., 1999; Jantti et al., 2007) и грызунами (Миронов, 1986). Рассмотрена роль мышевидных грызунов в лесных экосистемах в качестве агентов почвообразования (Попова, 1962), преобразователей растительного покрова (Щипанов и др., 2006), участников паразитарных систем (Бахвалова и др., 2003; Ливанова и др., 2004; Новиков и др., 2010; Чечулин и др., 2010), важного компонента питания хищников (Данилов, 1965; Туманов, 2003).

Проанализированы особенности биологии, экологии и поведения мышевидных грызунов. Детально рассмотрены характеристики питания (Свириденко, 1943; Башенина, 1977; Vabinska-Werka, 1981), размножения и динамики численности (Максимов, Ермаков, 1985; Окулова, Катаев, 2003; Евсиков и др., 2006; Добринский, 2010; Панов, 2010), поведения (Полетаева, 1998; Бондарь, Кудрявцева, 2005; Агулова и др., 2011), пространственной структуры популяций грызунов (Щипанов, Купцов, 2004; Пантелеев, 2010; Черноусова, 2010). Рассмотрена видовая структура сообществ мелких млекопитающих в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири (Равкин и др., 1996; Малькова, Танцев, 2011; Панов, 2011).

Проанализированы примеры взаимодействия различных гильдий, в частности, рыжих лесных муравьев с тлями и воробьиными птицами в лесных экосистемах (Mooney, 2006), а также ситуации, когда зерноядные муравьи и грызуны являются членами одной гильдии (в пустынных экосистемах: Brown, Davidson, 1977; Valone et al., 1994). Рассмотрены предпосылки межвидового

взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев: перекрывание ярусной локализации, периодов суточной активности, совпадение многих экологических предпочтений, территориальная экспансия и миграционная активность мышевидных грызунов.

ГЛАВА 2. РАЙОН, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа проводилась в 2009-2012 гг. на территории Приобской лесостепной провинции в 30 км от г. Новосибирска в березовом лесу с березово-осиновыми, осиново-березовыми участками, посадками ели, сосны и лиственницы, с обильным подлеском черемухи. На территории крупного поселения рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* Yarr., занимающего около 30 га и насчитывающего более 500 муравейников, выбирали площадки с высокой динамической плотностью муравьев («экспериментальные») и сходные с ними по растительности и рельефу участки с динамической плотностью муравьев в 30 раз меньше («контрольные»). Состав и структура доминирования сообществ мелких млекопитающих рассмотрены в целом для всех видов, встреченных на экспериментальных и контрольных участках. Различные экологические и этологические аспекты взаимодействия зверьков с муравьями исследованы нами только для мышевидных грызунов, что отражено в названии и общей цели работы. Лабораторные исследования проводили на разных видах грызунов в непосредственной близости от участка полевых исследований, а на группе постоянно содержащихся полевых мышей – в лаборатории института. Грызунов содержали по одному в клетках (40×30×20 см) на подстилке из древесных опилок; их кормили готовой зерновой смесью с дополнением овощей, фруктов, орехов, семян подсолнечника и белковой пищи (сухого гаммаруса и творога). Группа состояла из особей, взятых из природных популяций (7 зверьков) в 2009 г., и их потомков трех поколений, которых скрещивали между собой (всего 50).

Учеты численности мелких млекопитающих. Учеты численности были модифицированы нами для небольших площадей и малого количества площадок в соответствии с целью исследований: получить сведения об изменениях численности и видового состава сообществ мелких млекопитающих на локальных участках, существенно различающихся по динамической плотности рыжих лесных муравьев. Для учетов относительной численности мы модифицировали метод ловушко-линий (Elton et al., 1931; Наумов, 1948). В 2010 г. устанавливали живоловки с приманкой на площадках по сетке квадратов со стороной 8 м. Учеты проводили ежедневно: с 4.07 по 11.07, с 16.07 по 22.07, с 13.08 по 17.08, с 19.08 по 24.08 и с 29.08 по 4.09 на пяти парах площадок (48×48 м). На каждой площадке устанавливали по 49 ловушек. Живоловки проверяли дважды в сутки. Всего отработано 3200 л.-с. В 2012 г. заложено 3 площадки 40×40 м: 2 экспериментальные и 1 контрольная. На каждой площадке устанавливали по 25 ловушек. Учеты проводили с 30.05 по 1.06 и с 16.07 по 20.07 (600 л.-с.).

Учет абсолютной численности мышевидных грызунов проводили с помощью метода повторных отловов на площадках мечения (Наумов, 1951; Никитина, 1965). В 2011 г. были заложены 2 пары площадок мечения 40×90 м. На каждой площадке было установлено по 50 ловушек на расстоянии 10 м друг от друга, и их проверяли 5 раз в сутки. Учеты проводили на первой паре площадок: с 01.06 по 15.06 и с 15.07 по 30.07, на второй паре: с 23.06 по 10.07 и с 14.08 по 30.08. В течение 10 дней проводили мечение грызунов, а в оставшиеся дни каждого периода проводили безвозвратный отлов животных для промеров, определения видовой принадлежности, генеративного состояния и возраста. Всего отработано 6000 л.-с.

В 2012 г. учеты проводили на одной из пар площадок мечения, заложенных во второй половине июня и в августе 2011 г. Учеты проводили с 10.05 по 23.05, с 20.06 по 28.06, с 31.07 по 12.08. Безвозвратный отлов животных проводили однократно, в августе. Отработано 2654 л.-с. Миграционную активность животных оценивали по соотношению числа резидентов и мигрантов на площадках мечения (Никитина, 1980). Нерезидентами считали особей, отловленных один раз, резидентами – всех повторно отловленных животных (Окулова, 1986).

При анализе результатов использовали индексы сходства: для качественных данных – коэффициент Жаккара, для количественных – индекс Чекановского-Сьеренсена (Мэгарран, 1992). Доминирование видов оценивали по шкале, предложенной А.П. Кузьякиным (1962). Плотность грызунов на площадках мечения с учетом стандартной ошибки оценивали с помощью уравнения Петерсена-Бейли (Коли, 1979).

Учеты динамической плотности муравьев. Для оценки внегнездовой активности муравьев на площадках мечения использовали квадратную проволочную рамку со стороной 31.6 см ($S=10 \text{ дм}^2$). Ее клали на поверхность почвы и регистрировали число муравьев, вошедших в пределы рамки в течение двух минут (Арнольди и др., 1979). Рамку устанавливали на рядах, где были расположены живоловки, распределяя точки учета таким образом, чтобы равномерно охватить всю площадку мечения. В 2011 г. на каждой площадке выбирали по 15 точек, в 2012 г. – по 25 точек. Учеты проводили во время высокой суточной активности муравьев (с 11 до 13 часов дня). Даты учетов: в 2011 г. – 15.06; 10.07; 30.07; 30.08; в 2012 г. – 22.05; 26.06; 10.08. Для каждой площадки рассчитывали среднее значение динамической плотности, данные приведены в виде $S \pm SE$.

Учеты роющей активности мелких млекопитающих на экспериментальных и контрольных участках. В качестве показателя роющей активности, отражающего общую жизнедеятельность зверьков, мы учитывали количество отверстий нор на площадках 10×10 м на экспериментальных и контрольных участках. Лесную подстилку удаляли, расположение нор картировали, подсчитывали их количество и анализировали расположение относительно муравейников и дорог муравьев. Весенние учеты

проводили 15-25 мая 2010 г., на восьми парах площадок, осенние – 20-30 октября 2011 г., на пяти парах площадок.

Учеты роющей активности мелких млекопитающих в муравейниках. В периоды сезонного покоя муравьи покидают надземную часть муравейника и переходят в его подземную часть. Мы проводили маршрутные учеты (200-250 м) в соответствующие сезоны в 2010-2012 гг., осматривая встречающиеся на пути гнезда. На поверхности муравейников со следами роющей активности у входов в норы устанавливали давилки Геро или капканы №0, №1 с приманкой, проверяемые раз в сутки. Отлов животных проводили в 2010 г. с 21.10 по 05.11; в 2011 г. с 19.04 по 25.04 и с 25.10 по 30.10. Всего отработано 1391 л.-с.

Исследование трофической привлекательности субстрата муравейника для полевых мышей. В первом эксперименте мы оценивали пищевую и исследовательскую активность грызунов по отношению к материалу разных структурных частей муравейника (купол и вал) и к контрольным образцам субстрата в условиях отсутствия выбора. В испытаниях участвовали 20 мышей рода *Apodemus*: 19 полевых мышей (18 выращенных в лаборатории и одна особь, пойманная в естественных условиях) и одна восточноазиатская лесная мышь *A. peninsulae* Thomas, пойманная в природе. В день проводили по одной серии (каждая серия состояла из двух тестов) с каждым животным. Перед началом серии зверьков выдерживали без пищи 3 часа, а между сериями – 1 час. Во всех сериях тестов зверькам предъявляли последовательно по одному образцу субстрата. Трофическую привлекательность образцов оценивали по весу съеденного субстрата. Для учета поправки на высыхание образцов проводили дополнительные опыты без участия животных. Для оценки исследовательской активности учитывали среднее время контакта животных с материалом муравейника и контрольными образцами. Зверьков по одному помещали на 15 мин в стеклянный террариум (15 л), на дне которого находился пластиковый контейнер (10×10×2 см) с материалом. В каждой серии животному сначала предлагали субстрат муравейника, а спустя час – контрольный образец. Время между тестами мыши проводили вне контейнеров. Всего было проведено 4 серии по 2 теста: в первом тесте животным предлагали экспериментальный, во втором – контрольный образцы. В первой серии тестов экспериментальным субстратом был материал купола муравейника, во второй – материал вала муравейника; контролем в 1-й и 2-й сериях служила почва, взятая из того же биотопа (горизонты A_0 - A_1 до глубины 10 см). В третьей серии тестов экспериментальным субстратом был материал купола муравейника, в четвертой – материал вала; контролем в 3-й и в 4-й сериях служили те же субстраты, термически обработанные в СВЧ печи в течение 10 мин. Всего проведено 160 тестов, 40 часов наблюдений.

Во втором эксперименте сравнивали только исследовательскую активность тех же зверьков, не учитывая при этом вес съеденного субстрата, и при этом в режиме альтернативного выбора. В течение дня тестировали всех животных, проводя по одному тесту с каждым из них. Интервалы между

тестами составляли 2-3 дня. Для тестирования мышь помещали на 10 мин в стеклянный террариум, на дне которого находились два контейнера (10×10×2 см): один содержал материал, взятый с вала муравейника, другой – почву из того же биотопа. Каждая мышь была протестирована по 4 раза (80 тестов, 13 часов наблюдений). Учитывали среднее время контакта грызунов с каждым образцом по всем четырем тестам.

Исследование содержимого желудков мышевидных грызунов. Анализ содержимого желудков добытых в поле животных проводился многими авторами, и было показано, что все грызуны в той или иной мере являются всеядными (Landry, 1970), а для многих из них насекомые являются существенной частью рациона (Шубин, 1991; Babinska-Werka, Garbarczyk, 1981; Khammes, Aulagnier, 2007). Роль беспозвоночных в рационе грызунов мы оценивали путем выявления частичек хитина в содержимом их желудков. В 2010 г. исследовано содержимое 27 желудков грызунов четырех видов (предоставленных В.В. Пановым; отлов животных он проводил в июне–июле 2010 г. в смешанном лесу в окрестностях Новосибирского Научного Центра). В 2011 г. проанализировано содержимое 58 желудков грызунов (семь видов), отловленных нами на площадках мечения. Систематическую принадлежность обнаруженных частиц хитина не определяли (отметим, что большинство обнаруженных фрагментов были очень мелкими).

Трофическая привлекательность рыжих лесных муравьев для разных видов грызунов. Охотничье поведение грызунов по отношению к беспозвоночным ранее исследовалось на примере представителей родов *Onychomys* и *Peromyscus*, естественный рацион которых включает существенную долю животной пищи (Kreiter, Timberlake, 1988; Langley, 1989) и лабораторных мышах (Ророва et al., 1993). Исследования взаимодействия семеноядных и зеленоядных грызунов с такой потенциально опасной добычей как рыжие лесные муравьи ранее не проводились. Эксперименты проводили в 2010-2012 гг. Грызунов (70 особей девяти видов) ссаживали на лабораторной арене по одному с 3-10 муравьями *F. aquilonia* на 10 мин. По результатам видеосъемки фиксировали количество убитых и съеденных муравьев. Проведено 158 тестов, 26 часов наблюдений.

Трофическая привлекательность разных видов муравьев для полевых мышей. Эксперименты проводили в 2012 г. Полевых мышей (n=10) по одному ссаживали на лабораторной арене (диаметром 30 см, высотой 20 см) с группами муравьев от 3 до 20 особей шести видов (*Lasius fuliginosus* Latr., *Lasius niger* L., *Formica glauca* Ruzs., *Myrmica rubra* L., *Formica pratensis* Retz., *Camponotus saxatilis* Ruzs.), с муравьями каждого вида по 3 раза, по 10-15 мин.; фиксировали количество убитых и съеденных муравьев. Всего проведено 110 тестов, 23 часа наблюдений.

Трофическая привлекательность разных видов насекомых для полевых мышей. Эксперименты проводили в 2011 г. с использованием метода «кафетерия» (Alm et al., 2002) с пятью полевыми и тремя восточноазиатскими

мышами. Грызунов по одному на 15 минут помещали в террариум, на дне которого находились две чашки Петри с живыми неподвижными насекомыми, предварительно выдержанными в течение 5 минут в холодильнике. В 1-й серии грызунам предлагали имаго мучных хрущаков (*Tenebrio molitor* L., 1 экз.) и рыжих лесных муравьев (10 экз.); во 2-й серии: крупных личинок тараканов (длина тела: 12-15 мм) *Nauphoeta cinerea* Oliv. (1 экз.) и рыжих лесных муравьев (10 экз.); в 3-й серии личинок тараканов мелкого размера (6-7 мм, 5 экз.) и рыжих лесных муравьев (5 экз.); в 4-й серии имаго мучных хрущаков (1 экз.) и личинок тараканов (12-15 мм, 1 экз.). В каждой серии грызунов тестировали трижды. Всего проведено 86 тестов, 22 часа наблюдений.

Исследование охотничьей активности полевых мышей по отношению к рыжим лесным муравьям Детальные исследования охотничьего поведения по отношению к муравьям проводили на полевых мышках, которые, по литературным данным (Свириденко, 1943; Кулюкина, 1998) и по нашим наблюдениям, наиболее склонны к питанию насекомыми. Заметим, что проведенные эксперименты, в которых зверьки взаимодействуют только с живой добычей, направлены на исследование потенциальной охотничьей активности грызунов и не отражают в точности их пищевое поведение в естественных условиях. Опыты проводили в 2009–2010 гг. и 2012 г. на 25 полевых мышках (12 самок, 13 самцов), из которых 4 особи были отловлены в естественных условиях, и 21 рождены в лаборатории.

В первой части эксперимента в 2009 г. грызунов (13 особей) по одному на 10 мин помещали на арену с 10 муравьями *Formica polyctena* (вид из группы рыжих лесных муравьев) и проводили видеосъемку взаимодействия. Каждую мышку тестировали трижды. Проводили посекундную обработку отснятого видеоматериала (всего 6 часов) с помощью программы The Observer XT 7.0 фирмы Noldus. При анализе результатов учитывали следующие параметры: продолжительность латентного периода (время с начала теста до первой повреждающей атаки), количество убитых муравьев, количество съеденных муравьев, все поведенческие реакции. Результативность атак грызунов на добычу рассчитывали как отношение количества повреждающих атак (при которых мышка калечит или убивает муравья) к общему количеству нападений зверьков на муравьев.

Во второй части эксперимента (2010 и 2012 гг.) исследовали охотничье поведение полевых мышей (23 особи, из которых 20 родились в лаборатории) при взаимодействии с разным количеством муравьев на арене: с 10 муравьями (35 тестов в 2012 г.), с 20 муравьями (25 тестов в 2010 г.), с 30 муравьями (30 тестов в 2010 г.), с 40 муравьями (20 тестов в 2010 г. и 34 в 2012 г.), и с 60 муравьями (29 тестов в 2012 г.). В каждом случае животное тестировали три раза. Длительность тестов составила: 10 минут с 10, 20 и 30 муравьями, 5 минут с 40 муравьями и 3 минуты с 60 муравьями (всего 206 тестов).

Для того чтобы установить соответствие количества муравьев, помещаемых на лабораторную арену, с их динамической плотностью в

различных частях кормовой территории, проводили измерения в естественных условиях, используя круглую рамку, диаметром равным диаметру арены (30 см). Рамку устанавливали в разных частях территории муравьев на разном удалении от муравейника (от 0.5 м до 10 м) и от муравьиных дорог (от 0.5 м до 5 м); количество муравьев, находящихся в рамке регистрировали с помощью фотоаппарата. Затем в соответствующих частях территории измеряли динамическую плотность муравьев (по: Арнольди и др., 1979). Установлено, что ситуация, когда на арену помещено 10 муравьев, соответствует динамической плотности муравьев около 80 экз./м²/мин, характерной для периферии их кормового участка; 60 муравьев на арене соответствует динамической плотности около 400 экз./м²/мин, которая отмечается вблизи гнезд и муравьиных дорог.

Исследование способности грызунов к количественным оценкам в условиях рискованной фуражировки. При разработке схемы эксперимента использовались фундаментальные понятия поведенческой экологии о поведении консумента в «пищевом пятне» (Charnov, 1976; Krebs et al., 1978) и о «риск-чувствительной фуражировке» (McNamara, Houston, 1982; Characo, Chasin, 1984). Исследовали способность полевых мышей оценивать соотношение количества единиц потенциально опасной добычи в условиях баланса между выигрышем и риском. Грызунов помещали по одному на 10 минут в прямоугольный контейнер с укрепленными на его дне двумя прозрачными пластиковыми тоннелями, содержащими разное количество муравьев (рис. 1): в 1-й серии 5 и 15 (42 теста), во 2-й 5 и 30 (48 тестов), в 3-й 10 и 30 (42 теста), в 4-й 5 и 10 (15 тестов в 2012 г.). Тоннели были оснащены дверцами, которые пропускали зверька, но препятствовали выходу муравьев. После каждого теста тоннели меняли местами.

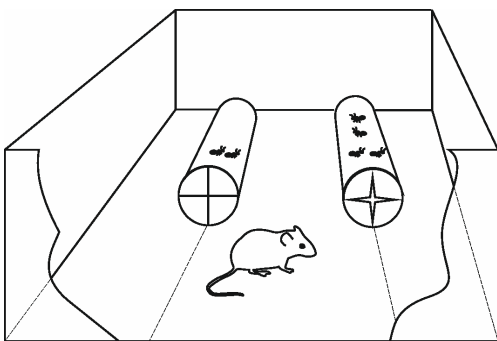


Рис. 1. Экспериментальная установка для исследования способности грызунов количественно оценивать риск фуражировки: прозрачные тоннели, содержащие разное количество муравьев

Каждую особь тестировали трижды с двухдневными интервалами между испытаниями, и затем суммировали данные, полученные для каждого зверька по всем трем тестам. Всего проведено 147 тестов (25 часов наблюдений) с 21 грызуном, выращенным в лаборатории. Проводили посекундную обработку отснятого видеоматериала с помощью программы The Observer XT 7.0. Регистрировали количество выборов мышами каждого тоннеля и время, проведенное в них зверьками.

ГЛАВА 3. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ МУРАВЬИНОГО ПОСЕЛЕНИЯ

3.1. Видовой состав и структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих на территориях различной численностью муравьев

Сообщество мелких млекопитающих на исследованной территории представлено, по нашим данным, десятью видами грызунов: рыжая полевка, красная полевка (*Myodes rutilus* Pall.), красно-серая полевка (*Craseomys rufocanus* Sund.), водяная полевка (*Arvicola amphibius* L.), полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pall.), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.), темная полевка (*Microtus agrestis* L.), полевая мышь, восточноазиатская лесная мышь, лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) и шестью видами насекомоядных: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turon), малая бурозубка (*Sorex minutus* L.), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxm.), тундрная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merr.), бурая бурозубка (*Sorex roboratus* Holl.).

В 2010 г. было отловлено 253 зверька относящихся к десяти видам: 9 видов грызунов (в отловах отсутствовала обыкновенная полевка) и обыкновенная бурозубка. На экспериментальных участках в отловах доминировала красно-серая полевка (40.34%), содоминантами являлись рыжая (25.21%) и красная (15.13%) полевки. На контрольном участке доминировала красная полевка (41.35%), а содоминантами являлись рыжая (25.56%) и красно-серая полевки (23.31%). В 2011 г. было отловлено 429 зверьков, относящихся к 13 видам: десять видов грызунов и три вида насекомоядных: обыкновенная бурозубка, бурая бурозубка и равнозубая бурозубка. На экспериментальных и контрольных участках доминировала красно-серая полевка (45.63 и 52.91% от всех отловленных зверьков, соответственно). Содоминанты – рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. На экспериментальных участках они составляли, соответственно, 23.08 и 10.68%, а на контрольных – 10.31 и 17.49% от всех отловленных зверьков. В 2012 г. отловлено 211 зверьков 12 видов: семь видов грызунов и пять видов насекомоядных (отсутствовали водяная и темная полевки, лесная мышовка, бурая бурозубка). На экспериментальных участках доминировали те же виды, что и в 2011 г.: красно-серая полевка (48.72%), рыжая полевка (14.10%), обыкновенная бурозубка (24.36%). На контрольных участках доминировали красно-серая полевка (51.88%) и обыкновенная бурозубка (32.33%). Отметим, что полевые мыши во все периоды исследования были отловлены только на территориях муравьев и на контрольных участках не встречались.

Видовой состав сообщества мелких млекопитающих сходен на участках с высокой и низкой динамической плотностью муравьев. В 2010 г. индекс Жаккара составил 0.6, индекс Чекановского-Сьеренсена – 0.71; в 2011 г. 0.62 и 0.75, а в 2012 г. 0.58 и 0.62, соответственно. Исследуемые сообщества мелких млекопитающих с преобладанием лесных видов полевок типичны для лесной

зоны (Малькова, Танцев, 2011) и отдельных провинций лесостепной зоны, в частности, для Приобской лесостепной провинции (Литвинов и др., 2010).

3.2. Численность и миграционная активность мышевидных грызунов на экспериментальных и контрольных участках

Учеты на площадках мечения показали, что в 2011 г. в период сезонной активности муравьев на контролируемых ими территориях (экспериментальных участках) численность грызунов была существенно ниже, чем на контрольных участках с низкой динамической плотностью муравьев (рис. 2). В августе же количество грызунов на тех и других участках не различалось. Это можно объяснить, помимо влияния прочих факторов, существенным сезонным снижением активности муравьев: их динамическая плотность в июне составляла 23.68 ± 5.85 экз./10 $\text{дм}^2/\text{мин}$, а в августе 4.70 ± 1.01 экз./10 $\text{дм}^2/\text{мин}$. В 2012 г. численность грызунов на экспериментальной площадке, также была ниже, чем на контрольной, и составляла, соответственно, 301.71 ± 8.43 и 469.23 ± 10.28 экз./га (различия достоверны: $\chi^2 = 36.4$, $p < 0.001$).

Учеты ловушко-линиями в мае и в июле в 2012 г. показали сходные результаты. Так, с 30 мая по 1 июня на двух экспериментальных площадках в сумме было отловлено всего 7 зверьков, а на контрольном участке – 22 (различия достоверны: $\chi^2_1 = 10.7$, $p < 0.001$; $\chi^2_2 = 16.7$, $p < 0.001$). В июле на первой экспериментальной площадке было отловлено 7 грызунов, на второй – 9, в контроле – 20 ($\chi^2_1 = 6.26$, $p < 0.05$; $\chi^2_2 = 4.17$, $p < 0.05$).

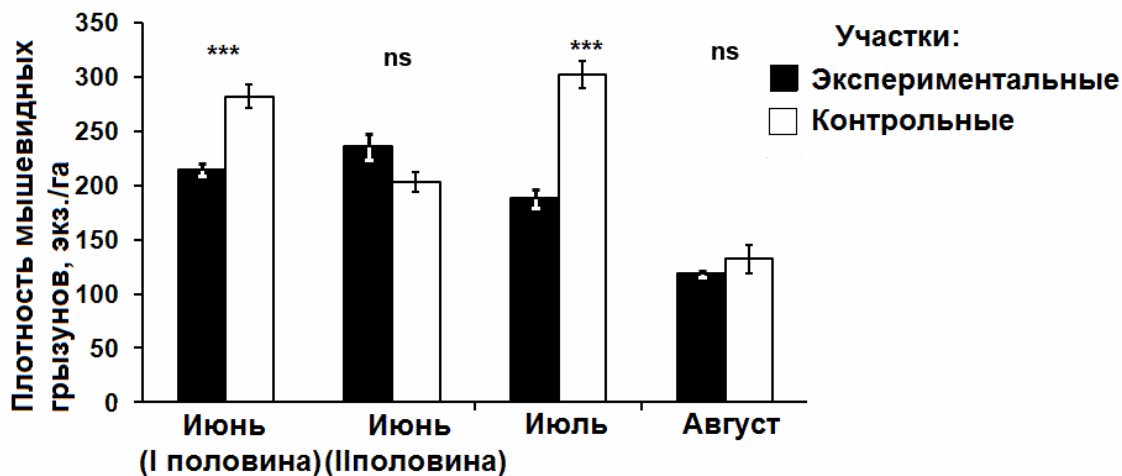


Рис. 2. Плотность мышевидных грызунов (экз./га) в 2011 г., оценка по Петерсену-Бейли (*** – $p < 0.001$; ns – различия незначимые, χ^2)

Соотношение мигрантов и резидентов на экспериментальных и контрольных участках в июне–июле почти постоянно сохранялось в пользу резидентов, что обычно для популяций мышевидных грызунов (Малькова, Якименко, 2007). В августе в период расселения молодых зверьков на контрольной территории соотношение изменяется в пользу мигрантов (60.61%), что также типично (Никитина, 1970; Смирнов, 1972). Однако на экспериментальном участке изменения соотношения в пользу мигрантов не происходит: доля резидентов составляет 78% (рис. 3а).

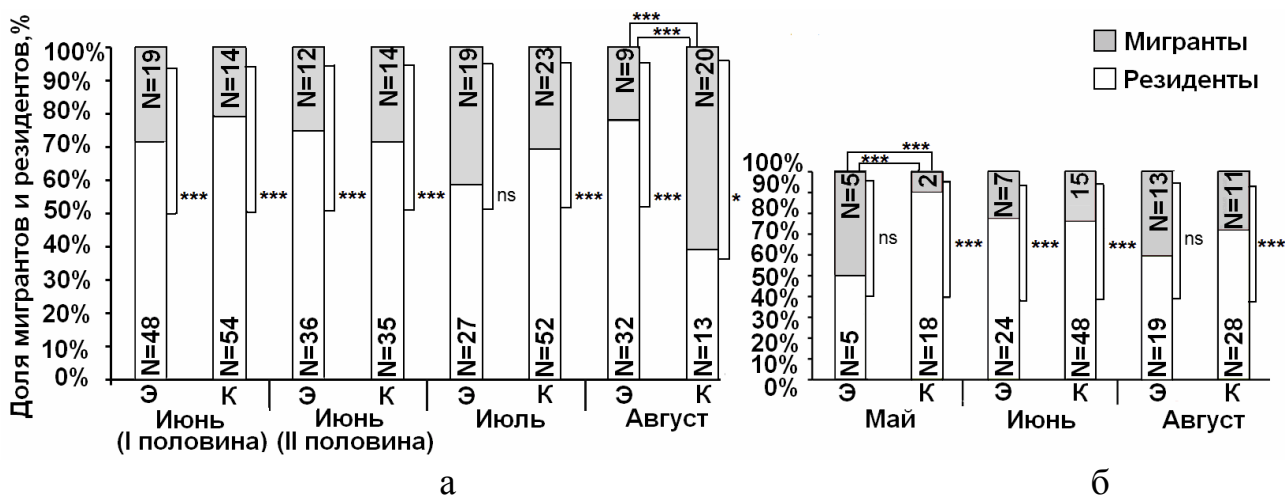


Рис. 3. Доля мигрантов и резидентов на экспериментальных (Э) и контрольных (К) участках в 2011 г. (а) и в 2012 г. (б)
 (* – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$, ns – незначимые различия, χ^2)

Можно полагать, что дороги муравьев с высокой плотностью агрессивных насекомых являются барьерами, затрудняющими естественную миграцию поздних выводков зверьков. Это предположение косвенно подтверждается тем, что в мае на экспериментальных площадках, в отличие от контрольных, нет преобладания оседлых животных (рис. 3б), так как в это время дороги муравьев еще не оформлены, и насекомые живым ковром покрывают все пространство, мешая зверькам обосноваться на своей территории. В лабораторных опытах (глава 6) выявлено критическое значение динамической плотности муравьев, при котором зверьки впадают в панику: 400 экз./м²/мин. На кормовых участках муравьев сходные показатели динамической плотности отмечаются вблизи гнезд и фуражировочных дорог.

ГЛАВА 4. РОЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА КОРМОВЫХ УЧАСТКАХ МУРАВЬЕВ И В МУРАВЕЙНИКАХ

4.1. Роющая активность мелких млекопитающих на кормовых участках муравьев

Учеты, проведенные в мае 2010 г., показали, что на экспериментальных участках отверстий нор было существенно меньше, чем на контрольных: 99 и 149 нор, соответственно ($p < 0.05$, парный тест Вилкоксона). В октябре 2011 г. также обнаружены достоверные различия: 63 и 125 нор, соответственно ($p < 0.05$, парный тест Вилкоксона). На контрольных участках норы располагались относительно равномерно. На экспериментальных площадках в мае немногочисленные норы встречались на расстоянии не менее 2-3 м от вала гнезда и 1 м от дорог. В октябре, когда муравьиных дорог на территории уже не было, норы располагались как на кормовых участках муравьев, так и в самих муравейниках. Видимо, муравьи, выступая как фактор беспокойства,

существенно снижают не только численность, но и роющую активность мелких млекопитающих на своей территории.

4.2. Роющая активность мелких млекопитающих в муравейниках

Гнезда рыжих лесных муравьев привлекают множество беспозвоночных (Стебаева, Гришина, 1983; Слепцова, Резникова, 2006). Отмечена также массовая зимовка мелких змей *Virginia valeriae* Baird, Girard в муравейниках подрода *Coptoformica* (Pisani, 2009). О поселении в муравейнике того же подрода полевки *Microtus montanus nanus* Merr. упомянуто лишь в единичном наблюдении (Scherba, 1965). Мы исследовали встречаемость нор мелких млекопитающих в муравейниках в весенние и осенние периоды, когда муравьи перемещаются для зимовки в подземные части гнезд. В разные годы от 42 до 84% обследованных гнезд (общее количество 358) содержали от 1 до 25 отверстий нор мелких млекопитающих (табл. 1) (диаметр входа 2–7 см, длина ходов 5–30 см). Во всех случаях норы располагались в валу муравейника или на границе вала и купола.

Таблица 1. Доля муравейников с норами мелких млекопитающих

Даты учетов	Количество муравейников	Доли муравейников с норами, %
10.05.10	50	42
20.10.10	80	68
18.04.11	80	70
23.10.11	80	74
04.04.12	68	84

С помощью давилок и капканов, установленных вблизи нор, весной и осенью 2010 г. и 2011 г. было отловлено 136 особей девяти видов: красная полевка, рыжая полевка, красно-серая полевка, водяная полевка, темная полевка, обыкновенная полевка, полевая мышь, восточноазиатская лесная мышь, обыкновенная бурозубка. Наиболее массовым видом, среди грызунов в 2010 г. и весной, осенью 2011 г. была красно-серая полевка, среди насекомоядных преобладала обыкновенная бурозубка. Видовой состав животных, посещающих муравейники, отражает состав сообщества, обитающего на территории (индекс Жаккара 0.63 в 2010 г. и 0.67 в 2011 г.).

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ С МУРАВЕЙНИКАМИ И МУРАВЬЯМИ

5.1. Трофическая привлекательность субстрата муравейника для полевых мышей

В экспериментах все протестированные грызуны (n=20) проявляли активный интерес и к субстрату муравейника и к контрольным образцам: обнюхивали и активно раскапывали материал передними лапами и носом, выбирая и поедая различные компоненты. В первом эксперименте выяснилось, что материал, взятый как с купола, так и с вала муравейника, грызуны поедали

в достоверно больших количествах, чем почву и чем термически обработанный субстрат муравейника (рис. 4).

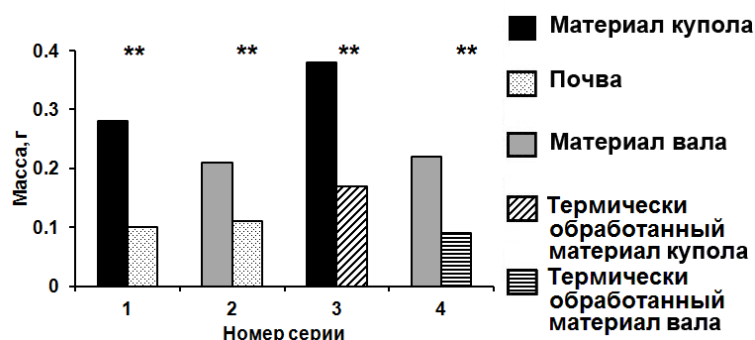


Рис. 4. Среднее количество экспериментального и контрольного материала, съеденного грызунами за время теста (** – $p < 0.01$, парный тест Вилкоксона)

Достоверных различий в предпочтении полевыми мышами различных контрольных образцов, то есть, термически обработанного субстрата муравейника и почвы, не обнаружено. В целом, материал муравейника – как вала, так и купола – обладает для грызунов большей трофической привлекательностью, чем контрольные образцы. При этом во всех сериях первого эксперимента мы не обнаружили достоверных различий в исследовательской активности зверьков по отношению к разным субстратам.

Во втором эксперименте в ситуации выбора выявились различия в исследовательской активности зверьков по отношению к разным субстратам. В первых двух тестах зверьки проводили в экспериментальном контейнере достоверно больше времени по сравнению с контролем (в 1-м тесте: 3.36 и 2.05 мин, соответственно, $p < 0.01$; во 2-м: 3.4 и 2.3 мин, соответственно, $p < 0.05$, парный тест Вилкоксона). В 3-м и в 4-м тестах достоверные различия не выявлены.

В качестве одной из причин привлекательности материала муравейника для грызунов нам представляется вероятной пищевая ценность живых компонент этого субстрата. В пользу этого предположения говорит различие в привлекательности интактного и термически обработанного материала гнезда, в то время как образцы почвы и термически обработанный материал муравейника поедались грызунами примерно в одинаковых (меньших) количествах. Возможно, в материале муравейника зверьков привлекают микроартроподы и микроорганизмы, в частности, дрожжи.

5.2. Исследование содержимого желудков мышевидных грызунов

В 2010 г. доля желудков грызунов ($n=27$), содержащих остатки хитина членистоногих составляла 59%; доля желудков полевых мышей ($n=21$) с остатками хитина составляла 57%. Сходные результаты для полевых мышей были получены и другими авторами (Кулюкина, 1998; Окулова, Антоненц, 2002). В 2011 г. доля желудков грызунов ($n=58$), содержащих остатки хитина, составляла 53%. Различий по этому показателю между обитателями экспериментальных ($n=29$) и контрольных ($n=29$) участков не выявлено.

5.3 Трофическая привлекательность рыжих лесных муравьев для разных видов грызунов

Рыжие лесные муравьи оказались привлекательными как добыча для всех девяти видов протестированных грызунов. В экспериментах как грызуны, питающиеся концентрированными кормами (полевая, восточноазиатская лесная мышь), так и потребители малокалорийных растительных кормов (полевка-экономка, водяная, красно-серая полевки), убивали и поедали до 10 муравьев за 10 мин (табл. 2).

Таблица 2. Показатели охотничьей активности разных видов грызунов по отношению к рыжим лесным муравьям

Виды протестированных грызунов	Количество грызунов	Количество тестов	Количество муравьев, убитых за один тест (min/max)	Количество муравьев, съеденных за один тест (min/max)
Красно-серая полевка	29	55	0–10	0–9
Красная полевка	9	21	1–10	0–9
Рыжая полевка	9	30	0–7	0–3
Водяная полевка	5	11	4–9	2–9
Полевка-экономка	1	2	4	1–2
Восточноазиатская лесная мышь	5	7	0–10	0–10
Полевая мышь	3	6	0–10	0–3
Лесная мышовка	7	24	0–9	0–9
Обыкновенная полевка	2	2	4–9	1–3
Всего	70	158		

5.4 Трофическая привлекательность разных видов насекомых для полевых мышей

В экспериментах полевые мыши (n=10) эффективно убивали и поедали муравьев всех 6 предложенных им видов, включая жалящих (*M. rubra*). Лишь в серии с *F. pratensis* мыши (n=10) проявляли охотничью активность по отношению к муравьям только в 50% тестов (n=30). В экспериментах с выбором различных обездвиженных насекомых полевые мыши не отдавали предпочтения какому-либо виду добычи, а собирали и поедали всех.

ГЛАВА 6. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ И РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

6.1. Охотничье поведение полевых мышей при взаимодействии с разным количеством муравьев

При встрече с 10 муравьями на лабораторной арене зверьки демонстрировали охотничье поведение в 33 тестах из 39: быстро схватывали муравьев зубами, убивали и поедали, держа в передних лапах. На основе видеозаписей были выделены следующие формы поведения грызунов по

отношению к муравьям: «опознавательные контакты» (мышь поворачивает голову к муравью, или обнюхивает его); «повреждающие атаки»; «безрезультатные атаки» (попытки схватить муравья, которые не приводят к его повреждению); «прыжки»; «затаивание» (мышь сидит неподвижно, спрятав лапы и хвост). Мыши убивали в среднем 0.37 муравьев (n=12) в минуту, что является показателем высокой эффективности охоты. Добычу поедали полностью, включая конечности и антенны, что говорит о высокой «гедонистической ценности» муравьев для зверьков. Важно отметить, что одинаково активное и по всем параметрам сходное охотничье поведение по отношению к муравьям проявляли как мыши, родившиеся в лаборатории (n=8), так и пойманные на территории муравьев (n=4). Это дает основания полагать, что полевые мыши обладают врожденным стереотипом охотничьего поведения по отношению к насекомым.

Частота повреждающих атак и их результативность возрастали с увеличением количества муравьев на арене от 10 до 40 (рис. 5). В серии с 40 насекомыми на арене грызуны убивали в среднем четыре муравья в минуту. Однако в сериях с 40 и 60 муравьями грызуны убивали больше муравьев, чем могли съесть (различие в количестве убитых и съеденных муравьев в этих сериях достоверны, $p < 0.001$, парный тест Вилкоксона). Только уменьшив количество нападающих на них муравьев на арене до 10 особей, зверьки могут подобрать и съесть добычу, успевая съесть до 40 муравьев за 5 минут. При увеличении количества муравьев на арене от 40 до 60 (что соответствует их динамической плотности вблизи гнезд и дорог), грызуны демонстрировали реакции дискомфорта (прыжки и «затаивание») – рис. 6.

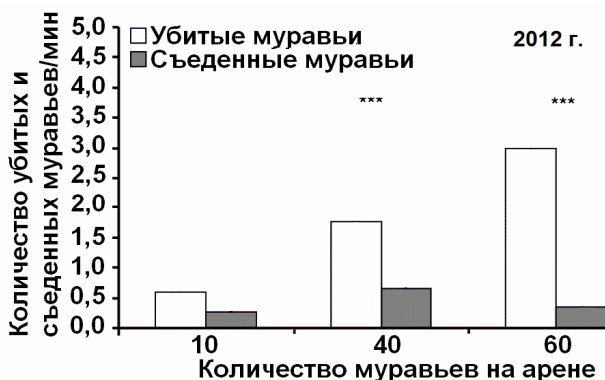


Рис.5. Показатели охоты грызунов при разном количестве муравьев на арене ($p < 0.001$, парный тест Вилкоксона)

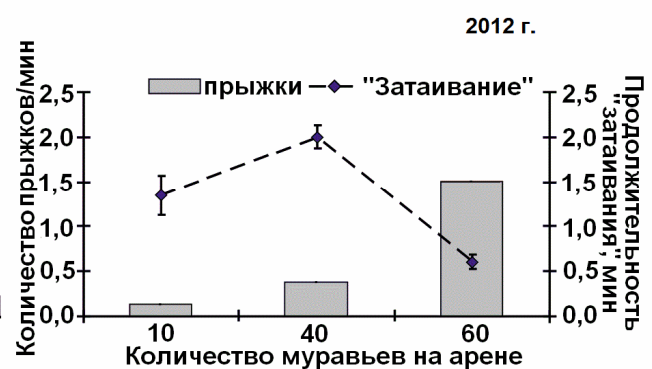


Рис. 6. Реакции дискомфорта у грызунов при взаимодействии с муравьями

6.2. Когнитивные аспекты рискованной фуражировки у полевых мышей

Способности животных к количественной оценке объектов продемонстрированы на многих видах, от насекомых и рыб до птиц и приматов (обзор см.: Reznikova, Ryabko, 2011). Способности грызунов к количественным оценкам ранее исследовались на лабораторных линиях крыс и мышей (Caraldi,

Miller, 1988; Janus et al., 2009), у «диких» видов они изучались только на примере полевки *Microtus pennsylvanicus* Ord (Ferkin et al., 2005): самцы различают в пределах 4-х количество пахучих меток, оставленных другими самцами на шкурках самок. В нашей работе исследованы способности грызунов оптимизировать фуражировку на основе оценки количественного соотношения единиц добычи, одновременно привлекательной и представляющей опасность (живые муравьи).

Во всех экспериментах полевые мыши устойчиво и достоверно чаще выбирали тоннели, содержащие меньшее количество муравьев и проводили в них больше времени (рис. 7,8).

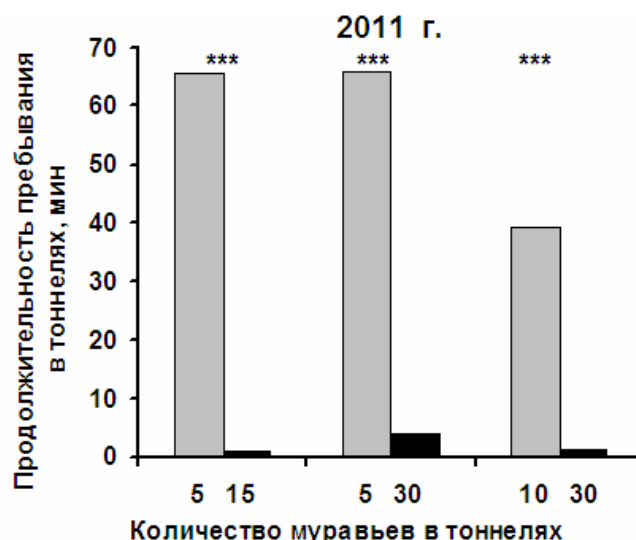
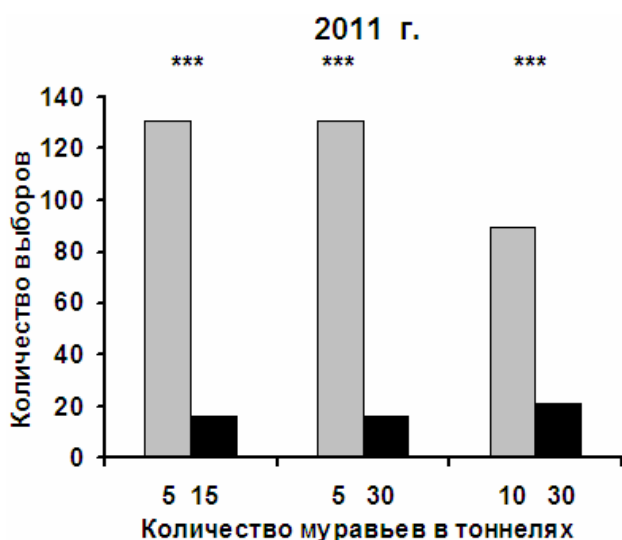


Рис.7. Количество выборов грызунами тоннелей (***- $p < 0.001$; χ^2)

Рис. 8. Продолжительность пребывания грызунов в тоннелях (***- $p < 0.001$; парный тест Вилкоксона)

Тоннели с большим количеством муравьев грызуны посещали, в среднем, менее 2-х раз в каждом испытании и быстро их покидали. Так, в тоннеле с 5 муравьями мыши проводили в сумме 65.65 мин, а в тоннеле с 15-ю всего 0.95 мин (рис. 8). Исключение составляют результаты 4-й серии (2012 г.): в тоннеле с 5 и 10 муравьями зверьки проводили в сумме 1.53 и 0.56 мин, соответственно (различия незначимы). Это легко объяснимо, так как в данном случае разница между опасностью, представляемой для них живой добычей в одном и в другом туннелях, минимальна по сравнению с другими испытаниями. Тем более примечательно, что и в этой серии животные выбирали меньшее из «множеств»: тоннель с 5 муравьями был выбран 12 раз, а тоннель с 10 муравьями 5 раз ($\chi^2 = 4.26$, $p < 0.05$).

Таким образом, в условиях рискованной фуражировки полевые мыши продемонстрировали способность к устойчивому выбору меньшего из «множеств» привлекательных, но опасных объектов. Насколько нам известно, это первое экспериментальное исследование, в котором животные, поставленные в соответствующие условия, идут против «правил» оптимальной фуражировки: до сих пор в экспериментах было показано, что представители

разных видов выбирают большее количество пищевых единиц (Kacelnik, Marsh, 2002), а оценка рисков в поведенческой экологии исследовалась только в контексте возможного истощения ресурсов и внешних источников опасности (Shapiro et al., 2012). Можно предположить, что полевые мыши в условиях выбора безопасных пищевых единиц (кусочков лакомства) также выбирали бы большее из множеств, но таких экспериментов мы пока не проводили.

ВЫВОДЫ

1. Выявлены многогранные межвидовые взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев, основанные на сезонных трансформациях топической конкуренции и синойкии и включающие трофические связи.

2. На примере модельного крупного комплекса муравейников показано, что видовой состав и структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих на территории муравьев типичны для Приобской лесостепной провинции. Выявлено десять видов мышевидных грызунов с попеременным доминированием разных видов полевок и шесть видов насекомоядных, с доминированием обыкновенной бурозубки.

3. Муравьи, выступая как фактор беспокойства, существенно снижают численность и роющую активность мышевидных грызунов на своей территории, а также препятствуют их миграционной активности. В периоды сезонного перемещения муравьев вглубь почвы опустевшие муравейники привлекают большое количество зверьков: с октября по май до 84% гнезд муравьев содержат норы мелких млекопитающих. Экспериментальным путем на примере полевых мышей выявлена трофическая привлекательность материала муравейника для грызунов.

4. Охотничье поведение по отношению к рыжим лесным муравьям обнаружено у девяти видов грызунов. Пищевой привлекательностью для грызунов обладают разные виды насекомых, включая шесть видов муравьев. Описан стереотип поимки добычи у полевых мышей и выявлены пределы динамической плотности муравьев, при которой возможна эффективная охотничья деятельность грызунов.

5. Для оценки когнитивных аспектов охотничьего поведения грызунов по отношению к муравьям разработана схема эксперимента, в котором зверьки могут количественно оценивать риск фуражировки. Вопреки известному правилу оптимальной фуражировки («выбор большего») полевые мыши в условиях рискованной фуражировки устойчиво выбирают меньшее из «множеств» опасных, но привлекательных объектов. Можно полагать, что когнитивные способности мышевидных грызунов способствуют оптимизации их межвидовых отношений с рыжими лесными муравьями.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Издания из перечня ВАК

1. Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразийский энтомологический журнал. 2011. Т. 10. №1. С. 99–103.
2. Выгоняйлова О.Б. Геофагия и предпочтение материала муравейника у грызунов // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 330–337.
3. Panteleeva S., Reznikova Zh., Vygonyailova O. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first “count,” then hunt // *Frontiers in psychology*. 2013. Vol. 4. doi: 10.3389/fpsyg. 2013. 00053.

Другие издания

4. Выгоняйлова О.Б. Экспериментальное исследование взаимодействия полевых мышей и рыжих лесных муравьев // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы». Улан-Удэ. 2010. С. 24–26.
5. Выгоняйлова О.Б., Пантелеева С.Н. Рыжие лесные муравьи как возможная массовая добыча полевых мышей // Материалы VIII совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. 2010. С. 55–56.
6. Выгоняйлова О.Б., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. Когнитивные аспекты межвидовых отношений: полевые мыши принимают решение «охотиться или убежать» на основе оценки количества объектов // Труды конференции: «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях». Нижний Новгород. Изд-во ИПФ РАН. 2011. С. 41–44.
7. Выгоняйлова О.Б., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. Многоплановые пространственные взаимодействия мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии». Новосибирск. 2012. С. 93.
8. Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И. Взаимодействие грызунов и рыжих лесных муравьев как охотников и массовой добычи // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии». Новосибирск. 2012. С. 121.
9. Выгоняйлова О.Б., Пантелеева С.Н. Этологические механизмы взаимодействия мышевидных грызунов с рыжими лесными муравьями // Материалы II Всероссийской с международным участием молодежной научной школы-конференции: «Биология будущего: традиции и новации». Екатеринбург. 2012. С. 9–12.
10. Panteleeva S., Vygonyailova O. Possible complex relationship between red wood ants and small rodents // IX European congress of entomology. Budapest, Hungary. 2010. P. 246.

11. Panteleeva S., Vygonyailova O. To flee or to get a meal: A thin balance between predation and spatial competition in ant-rodent community. 13th Congress of the international society for behavioral ecology. Perth, Western Australia. 2010. P. 131.
12. Panteleeva S., Vygonyailova O., Reznikova Zn. Red wood ants as a perilous temptation for small rodents. 4th Central European Workshop of Myrmecology. Cluj-Napoca, Romania. 2011. P. 61.
13. Panteleeva S., Vygonyailova O., Reznikova Zh. Unexpected hunters: interaction between small rodents and red wood ants as the predators prey based on specialized behavioural patterns. ECBB VI. European Conference on Behavioural Biology. Essen, Germany. 2012. P. 88.
14. Vorobyeva N., Vygonyailova O., Reznikova Zh., Panteleeva S. First count, then hunt: cognitive aspects of ant-hunting in the field striped mouse *Apodemus agrarius* Pallas. ECBB VI. European Conference on Behavioural Biology. Essen, Germany. 2012. P. 122.
15. Panteleeva S., Vygonyailova O. Multifaceted interrelations between small mammals and red wood ants in peri – urban Siberian forests. The 21st International Congress of Zoology. Haifa, Israel. 2012. P. 88.