

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С РЫЖИМИ ЛЕСНЫМИ МУРАВЬЯМИ

© 2016 г. С. Н. Пантелеева^{1,2}, Ж. И. Резникова^{1,2}, О. Б. Синькова¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

²Новосибирский государственный университет
630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 2
e-mail: psofia@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2016 г.

Механизмы межвидовых отношений составляют одну из центральных проблем современной поведенческой и эволюционной экологии. Полевые исследования возможного перераспределения ресурсов и взаимных поведенческих адаптаций между членами разных гильдий с существенно перекрывающимися параметрами ниш до сих пор редки. С помощью методов учета численности, подвижности и роющей активности мелких млекопитающих на участках с высокими и низкими показателями динамической плотности рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* и в самих муравейниках впервые выявлены пространственные взаимодействия этих животных, основанные на сезонных трансформациях топической конкуренции и синойкии. Видовой состав и структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих сходны на территориях, контролируемых *F. aquilonia*, и почти свободных от них. Однако, исходя из пространственного распределения и активности животных, можно полагать, что рыжие лесные муравьи, выступая как фактор беспокойства, существенно снижают численность и роющую активность мелких млекопитающих на своей территории, а также, по-видимому, создают препятствия для их расселения. В периоды сезонного покоя муравьев, которые перемещаются вглубь почвы, муравейники привлекают большое количество зверьков: с октября по май до 84% гнезд муравьев содержат норы мышевидных грызунов и насекомоядных млекопитающих. Возможно, что мелкие млекопитающие связаны с рыжими лесными муравьями трофическими отношениями, включающими поедание как субстрата гнезд, так и самих насекомых.

Проблема эволюции сообществ относится к наименее разработанным аспектам эволюционной теории (Жерихин, 1994). Межвидовые взаимодействия как в фокусе собирают и проявляют комплекс важнейших морфологических и поведенческих адаптаций животных и являются важнейшим биотическим фактором, определяющим видовое разнообразие и структуру сообществ (Резникова, 2001, 2003). Механизмы межвидовых отношений составляют одну из центральных проблем современной поведенческой и эволюционной экологии. В последние годы наблюдается явное оживление интереса к комплексному изучению сообществ, причем происходит смещение внимания от форм конкурентных отношений между видами к принятию гипотезы нейтральности (Hubbel, 2001). Появились модели, в которых удалось объединить представление о нейтральности с традиционным взглядом на обязательное разделение ниш

сосуществующих видов (Adler et al., 2007; Пермогорский, 2014). Можно согласиться с тем, что типы организации сообществ представляют собой некий континуум, идеальные крайние варианты которого мы рассматриваем как нейтральность видов по отношению друг другу или полное конкурентное исключение, т.е. систему ниш (Гиляров, 2007, 2013). Однако понимание способов реализации сосуществования видов в природе по-прежнему упирается в недостаток полевых данных о комплексном взаимодействии популяций. Эта задача, поставленная Э. Пианкой (1981) в учебнике “Эволюционная экология”, не решена до сих пор. Особенно интересны и мало изучены взаимодействия между представителями разных гильдий. “Война мышей и лягушек” в свете данных экологии предстает совсем не столь ничтожной, как представлялось в эллинистические времена. Примером убедительной экспериментальной демонстрации

конкуренции систематически далеких групп видов внутри гильдий может служить ставшее классическим исследование взаимодействия между зерноядными пустынными грызунами и муравьями (Brown, Davidson, 1977). Были представлены предпосылки и доказательства конкуренции этих организмов: существенное перекрытие диеты, увеличение численности представителей одного таксона при экспериментальном удалении другого, комплементарное соответствие в градиентах продуктивности. Стоит отметить, что примеры прямой экспериментальной демонстрации последствий конкуренции разных видов животных в полевых условиях чрезвычайно редки в поведенческой экологии. Так, Ж. И. Резникова (1980) было проведено экспериментальное провоцирование территориальных столкновений разных видов муравьев, которое продемонстрировало их топическую конкуренцию. Чаще всего, как отмечал Э. Пианка (1981), о проявлениях конкуренции в естественных условиях судят по косвенным признакам, таким как пространственное распределение и показатели активности животных. Например, в серии работ, посвященных взаимодействию рыжих лесных муравьев и жуужелиц (Дорошева, Резникова, 2006; Reznikova, Dorosheva, 2004, 2013), топическая конкуренция этих хищных герпетобионтов была выявлена путем учетов численности и различных видов активности, а механизмы конкурентных отношений уточнялись в лабораторных экспериментах. При таком подходе об этологических аспектах взаимодействия разных видов животных судят по проявлениям их активности, таких как миграции, роющая деятельность, трофическая активность и т. п. Вкупе с картиной пространственного распределения эти данные дают возможность судить о пространственно-этологических аспектах взаимодействия разных видов.

В последние годы взаимодействие с новыми хищниками и конкурентами для нативных и инвазивных видов рассматривается нередко как фактор быстрой эволюции, приводящей к изменению морфологических структур и поведенческих стереотипов на протяжении всего лишь десятков поколений (Марков, Наймарк, 2014). Так, у ящериц *Sceloporus undulatus*, подвергающихся постоянным атакам инвазивных огненных муравьев *Solenopsis invicta*, отмечено удлинение конечностей и формирование принципиально новых поведенческих стереотипов защиты: применяемая до инвазии огненных муравьев тактика замиранья при первых атаках насекомых сменилась значительно более эффективным убегаем и характерным встряхиванием тела со стороны на сторону (Langkilde, 2009). Долговременные последствия конкуренции доказать бывает значительно сложнее (Schoener, 1983; Sahney et al., 2010). Наши исследова-

ния дают основания предположить, что сосуществование с такими массовыми и агрессивными насекомыми, как муравьи подрода *Formica* s.str., привело к формированию специфических поведенческих стереотипов быстрого реагирования и взаимодействия у жуужелиц (Reznikova, Dorosheva, 2013) и у мышевидных грызунов (Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013 a, b).

В данной работе мы выбрали отношения мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев в качестве природной модели для изучения взаимодействия представителей разных гильдий. До сих пор не только не проводилось систематических исследований, но даже не высказывалось предположений о характере взаимодействий столь существенных компонентов лесных экосистем, представляющих различные крупные таксономические группировки. В то же время использование одних и тех же территорий и ярусов биоценоза, существенное перекрытие периодов суточной активности, а также предпосылки для совместного использования сигнальных полей (Наумов, 1973; Ванисова, Никольский, 2012) создают основу для формирования многообразных отношений, включающих как положительные (синийкия), так и отрицательные (хищничество, конкуренция) аспекты.

Рыжие лесные муравьи группы *Formica rufa* L. принадлежат к “видам-инженерам”, преобразующим среду обитания для многих видов животных и растений (Jones et al., 1994). В лесных биоценозах ассоциации муравейников могут занимать сотни гектаров, а биомасса достигать 10 кг на 1 га (Длусский, 1967). Муравьи активны круглосуточно в любую погоду на протяжении всего вегетационного периода. Виды группы *F. rufa* доминируют в многовидовых сообществах муравьев, они являются активными хищниками и воздействуют на численность, пространственное распределение и характер поведения многих видов животных (Захаров, 1980, 2015; Резникова, 1999; Сейма, 2008). Рыжие лесные муравьи выбирают для своих обширных поселений хорошо прогреваемые, освещенные и продуктивные участки леса (Длусский, 1967; Захаров, 1991; Гилев, 2010), поэтому можно ожидать существенной топической конкуренции с животными, претендующими на те же участки. До сих пор исследовалось взаимодействие рыжих лесных муравьев главным образом с беспозвоночными (Суворов, 1987; Новгородова, Резникова, 1996; Гридина, 1997; Рыбалов и др., 1998). В частности, экспериментально показано, что отношения муравьев и жуужелиц носят характер интерференционной конкуренции и основаны на многогранных этологических механизмах взаимодействия (Reznikova, Dorosheva, 2004, 2013). Хорошо изучены

мутуалистические отношения муравьев с сосущими насекомыми (Новгородова, 2008). Однако лишь единичные исследования посвящены межвидовым отношениям рыжих лесных муравьев с позвоночными животными: с мелкими воробьиными птицами (Haemig, 1994; Mooney, 2006), с отдельными видами полевок (Миронов, 1986; Scherba, 1965) и с мелкими насекомоядными (Гилев, Наконечный, 2010). Можно предполагать, что взаимодействие рыжих лесных муравьев с некоторыми позвоночными животными носит достаточно сложный характер и может привести к перераспределению ресурсов (Северцов, 2012). Особенно интересным представляется исследование возможно интересного взаимодействия рыжих лесных муравьев с мелкими млекопитающими, с которыми они делят обширные территории. Эти животные являются существенными компонентами биоценозов, как важные звенья пищевых цепей и преобразователи растительности и почвы (Шилов, 1977). Популяции мелких млекопитающих способны к быстрым физиологическим и морфогенетическим перестройкам (Шилова, Шатуновский, 2005; Большаков и др., 2012), эти зверьки обладают сложным и гибким поведением (Щипанов, 2002; Громов, 2008; Потапов и др., 2012), что позволяет ожидать подвижности процессов поведенческих коадаптаций в контексте межвидовых отношений. Нами экспериментально показана высокая пищевая привлекательность для грызунов как самих муравьев (Пантелеева и др., 2011), так и материала муравейников (Выгоняйлова, 2011). Оказалось, что оптимизация процесса охоты на такую опасную массовую добычу как живые муравьи, требует от грызунов когнитивных способностей (Panteleeva et al., 2013a). В данной работе впервые исследуются пространственно-этологические аспекты взаимодействия муравьев и мелких млекопитающих – главным образом, мышевидных грызунов. Результаты обсуждались на 21-м Международном Зоологическом конгрессе (Panteleeva, Yugonyailova, 2012), на Международном маммологическом конгрессе (Panteleeva et al., 2013b) и на Международной конференции “Грызуны и пространство” (Reznikova, Panteleeva, 2014).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на территории Приобской провинции в 30 км от Новосибирска, на участке березового леса с березово-осиновыми, осиново-березовыми участками, посадками ели, сосны и лиственницы и с обильным подростом черемухи. На территории крупного поселения рыжих лесных муравьев *F. aquilonia* Yagr., занимающего общую площадь около 4 га и насчитывающего более 500 муравейников, выбрали участки

с высокой динамической плотностью муравьев (“экспериментальные”) и сходные с ними по растительности и рельефу участки с динамической плотностью муравьев в 30 раз меньше (“контрольные”). В июне 2012 г. динамическая плотность муравьев на экспериментальных участках составляла 60 ± 29 , а на контрольных 3 ± 1.5 экз/10 дм²/мин. В пределах выбранных участков выделяли площадки для учетов показателей численности и активности мелких млекопитающих. Размеры площадок зависели от поставленных задач и огорожены в соответствующих разделах.

Учеты численности мелких млекопитающих.

Для учетов относительной численности мелких млекопитающих мы модифицировали метод ловушко-линий (Elton et al., 1931; Наумов, 1948; Карасева и др., 2008). В 2010 г. устанавливали живоловки с приманкой (хлеб, обжаренный на подсолнечном масле) на площадках 48×48 м, 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 5 парах площадок. На каждой площадке устанавливали по 49 ловушек. Живоловки проверяли дважды в сутки. Всего было отработано 3200 ловушко-суток (далее л/с), отловлено 253 зверька 10 видов. В 2012 г. было 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, 65 зверьков 4 видов).

Учет “абсолютной численности” (Карасева и др., 2008) грызунов проводили с помощью метода повторных отловов на площадках мечения (Chitty, 1937; 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. 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 с помощью ампутации пальцев, а в оставшиеся дни каждого периода животных проводили безвозвратный отлов для определения вида, генеративного состояния и возраста. На этапе мечения ловушки проверяли 5 раз в сутки. Всего обработано 6441 л/с, помечено 427 зверьков, отловлено 429. В 2012 г. для учетов была выбрана одна 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 провели однократно,

в августе. Оработано 2654 л/с, помечено 195, отловлено 146 зверьков.

Отметим, что по сравнению с методами учетов мелких млекопитающих, используемых для сравнительного изучения динамики численности в различных биоценозах (Демидов, 1991; Жигарев, 2005; Малькова, Якименко, 2007; Карасева и др., 2008), мы использовали площадки меньшего размера, подобранного с учетом величины кормовых территорий семей рыжих лесных муравьев. Это связано с задачей получить сравнительные значения плотности зверьков на площадках с существенно различающейся динамической плотностью муравьев. Увеличение площадок неизбежно нивелировало бы эти различия. Площадки сходного размера с нашими использовались при определении локальной динамики численности грызунов, т.е. при решении задачи, подобной нашей (Добринский, 2010), и во многих других работах (обзор см.: Карасева и др., 2008).

Миграционную активность зверьков оценивали по соотношению числа резидентов и мигрантов на площадках мечения (Никитина, 1980). Используя общепринятые понятия, мы называем нерезидентами особей, отловленных 1 раз, резидентами – всех повторно отловленных животных (Окулова, 1986; Щипанов, Купцов, 2004). Производя учеты на небольших площадках, мы можем судить об относительной подвижности отдельных фракций популяций (Жигарев, 2005).

При анализе результатов использовали индексы сходства: для качественных данных – коэффициенты Жаккара, для количественных – индекс Чекановского–Сьеренсена (Мэгарран, 1992). Доминирование видов оценивали по шкале, предложенной А. П. Кузьякиным (1962). Численность грызунов на площадках мечения оценивали по Петерсену с поправкой Бэйли:

$$N = \frac{M(n+1)}{m+1};$$

стандартная ошибка SE составляет:

$$SE = \sqrt{\frac{M^2(n+1)(n-m)}{(m+1)^2(m+2)}},$$

где M – число меченых животных в популяции общей численностью N (N неизвестно), m – число меченых животных в повторно отловленной выборке общей численностью n (Коли, 1979).

Учеты роющей активности мелких млекопитающих на муравьиной и контрольной территориях. В качестве показателя роющей активно-

сти мы выбрали количество отверстий нор. Учеты проводили на площадках 10×10 м, сравнение количества нор проводили на парах площадок: каждой площадке на экспериментальной территории соответствовала сходная по растительности и рельефу площадка в контроле. 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 8 парах экспериментальных и контрольных площадок, осенние 20–30 октября 2011 г. на 5 парах площадок.

Учеты роющей активности мелких млекопитающих в муравейниках. В 2010–2012 гг. в периоды года (апрель, май, октябрь), когда муравьи, покинув надземную часть купола, находятся в подземной части гнезда, проводили учеты на маршрутах длиной 200–250 м, осматривая на пути все встреченные муравейники с диаметром вала от 80 см. В мае 2010 г. было исследовано 50 муравейников. В октябре 2010 г., а также в апреле и в октябре 2011 г. были обследованы те же муравейники и новые, всего 80 гнезд. В апреле 2012 г. для исследования был выбран другой участок муравьиного поселения, на котором было осмотрено 68 гнезд. На поверхности муравейников со следами роющей активности у входов в норы устанавливали давилки Геро или капканы № 0, № 1 (в зависимости от диаметра нор; далее, для краткости, “ловушки”) с приманкой, проверяемые один 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, отловлено 136 зверьков 9 видов.

Учеты динамической плотности муравьев. Для оценки внегнездовой активности *F. aquilonia* на площадках мечения использовали квадратную проволочную рамку со стороной 31.6 см. Ее клали на поверхность почвы и регистрировали число муравьев, вошедших в пределы рамки, в течение 2 мин (Арнольди и др., 1979; Резникова, 2009). 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). В 2011 г.: 15.06; 10.07; 30.07; 30.08; в 2012 г.: 22.05; 26.06; 10.08.

Стоит отметить, что как на территории поселения рыжих лесных муравьев, так и на контрольном участке находились редко расположенные

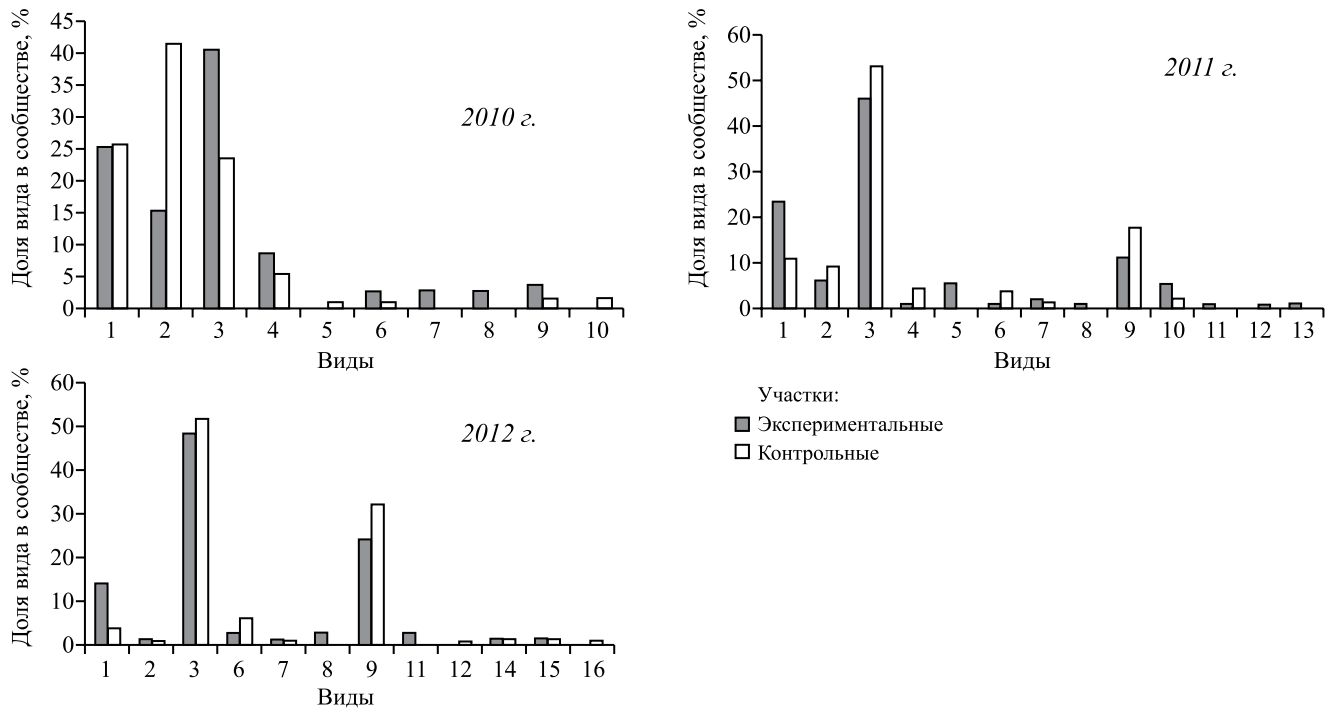


Рис. 1. Структура доминирования мелких млекопитающих на экспериментальных и контрольных площадках в 2010, 2011 и 2012 гг.

Условные обозначения: 1 – рыжая полевка (*Myodes glareolus* Shreber), 2 – красная полевка (*M. rutilus* Pall.), 3 – красно-серая полевка (*Craseomys rufocanus* Sund.), 4 – водяная полевка (*Arvicola amphibius* L.), 5 – тёмная полевка (*Microtus agrestis* L.), 6 – полевка-экономка (*Alexandromys oeconomicus* Pall.), 7 – восточноазиатская лесная мышь (*Apodemus peninsulae* Thomas), 8 – полевая мышь (*A. agrarius* Pall.), 9 – обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), 10 – лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), 11 – обыкновенная полёвка (*M. arvalis* Pall.), 12 – равнозубая бурозубка (*S. isodon* Turov), 13 – бурая бурозубка (*S. roboratus* Hollister), 14 – малая бурозубка (*S. minutus* L.), 15 – средняя бурозубка (*S. caecutiens* Laxmann), 16 – тундрная бурозубка (*S. tundrensis* Merriam).

гнезда муравьёв рода *Myrmica* и *Lasius*, играющие в подобных многовидовых ассоциациях муравейников роль инфлюентов (Резникова, 1983, 1999). Взаимодействие зверьков с ними в нашей работе не учитывалось.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав сообществ мелких млекопитающих на территории муравьёв

По результатам всех учётов, сообщество мелких млекопитающих на исследованной территории представлено 10 видами грызунов и шестью видами насекомоядных (рис 1). В 2010 г. было отловлено 253 зверька относящихся к 10 видам. На экспериментальных участках в отловах доминировала красно-серая полевка, содоминантами являлись рыжая и красная полевки. На контрольных участках доминировала красная полевка, а содоминантами являлись рыжая и красно-серая полевки. В 2011 г. было отловлено 429 зверька тринадцати видов. На экспериментальных и контрольных

участках доминировала красно-серая полевка. Содомианты – рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. В 2012 г. отловлено 211 зверьков 12 видов. На экспериментальных участках доминировали те же виды, что и в 2011 г.: красно-серая полевка, рыжая полевка, обыкновенная бурозубка. На контрольных участках доминировали красно-серая полевка и обыкновенная бурозубка.

Видовой состав сообщества мелких млекопитающих на экспериментальных и контрольных участках сходен. В 2010 г. величина индекса Жаккара составляла 0.6, индекс Чекановского–Сьеренсена 0.71; в 2011 г. величина этих индексов составляла 0.62 и 0.75, а в 2012 г. 0.58 и 0.62 соответственно. Численное преимущество то одного, то другого из трех наиболее многочисленных видов полевков не дает оснований говорить о различиях в структуре доминирования. Исследуемые сообщества мелких млекопитающих с преобладанием лесных видов полевков типичны для Приобской лесостепной провинции (Литвинов и др., 2010).

Численность и подвижность мышевидных грызунов на муравьиной и контрольной территориях

Учеты на площадках мечения показали, что в 2011 г. в период сезонной активности муравьев на экспериментальных участках численность грызунов была существенно ниже, чем на контрольных (рис. 2). Так, на экспериментальном участке в июне плотность грызунов составляла 214.24 ± 6.03 экз/га, в июле – 187.83 ± 8.40 экз/га, а на контрольных участках соответственно 282.05 ± 10.60 и 302.08 ± 12.23 экз/га (отличие в плотность грызунов для июня: $\chi^2 = 9.26, p < 0.001$; для июля: $\chi^2 = 26.64, p < 0.001$). В августе же плотность грызунов на экспериментальных и контрольных участках не различалась (рис. 2). Это можно объяснить, помимо возможного 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. плотность грызунов на экспериментальной площадке также была ниже, чем на контрольной. По данным безвозвратного отлова в августе, этот показатель составлял 301.71 ± 8.43 экз/га на экспериментальной площадке и 469.23 ± 10.28 экз/га на контрольной (различия достоверны: $\chi^2 = 36.4, p < 0.001$).

Учеты ловушко-линиями в мае и в июле в 2012 г. показали сходные результаты: на экспериментальных участках численность мелких млекопитающих была значительно ниже, чем на контрольных участках. Так, с 30 мая по 1 июня на двух экспериментальных площадках в сумме было отловлено всего 7 зверьков, а на контрольном участке – 22. Различия между показателями относительной численности грызунов на парах площадок досто-

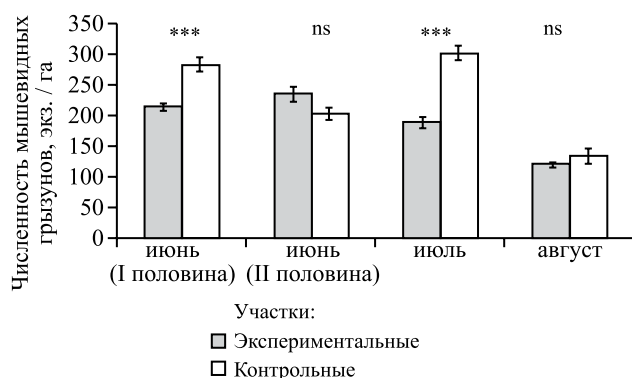


Рис. 2. Численность мышевидных грызунов/га в 2011 г. (оценка по Петерсену–Бейли) (“***” – $p < 0.001$; ns – различия незначимые, χ^2).

верны: $\chi^2_1 = 10.7, p < 0.001$; $\chi^2_2 = 16.7, p < 0.001$. В июле на первой экспериментальной площадке было отловлено 7 грызунов, на второй – 9, в контроле – 20 ($\chi^2_1 = 6.26, p < 0.05$; $\chi^2_2 = 4.17, p < 0.05$).

Соотношение “мигрантов” и “резидентов” на экспериментальных и контрольных участках почти постоянно в пользу резидентов. В августе в 2011 г., в период расселения молодых зверьков, на контрольной территории соотношение изменяется в пользу мигрантов (60.61%), что типично для сообществ мышевидных грызунов (Никитина, 1980; Rajska-Jurgiel, 1992). Однако на экспериментальном участке доля резидентов составляет 78.05%. Отметим, что в мае, когда дороги муравьев еще не оформлены, на экспериментальных площадках, в отличие от контрольных, нет преобладания оседлых животных: соотношение резидентов и мигрантов составляет 1 : 1, тогда как на контрольных 9 : 1 (рис. 3). При этом из грызунов, помеченных в мае 2012 г., на экспериментальном участке в июне осталось только 20%, тогда как на контрольном – 55% ($\chi^2 = 16.3, p < 0.001$). В августе на экспериментальной площадке осталось 41.94% грызунов, помеченных в июне, а на контрольном – 26.98% (различия незначимые).

Роющая активность мелких млекопитающих на кормовых участках муравьев и в муравейниках

Учеты, проведенные в мае 2010 г., показали, что на экспериментальных участках отверстий нор было существенно меньше, чем на контрольных: 99.63 ± 35.97 и 149.0 ± 37.70 соответственно ($p < 0.05$, Wilcoxon). В октябре 2011 г. также обнаружены достоверные различия по этому показателю: 63.60 ± 19.15 и 125.60 ± 53.73 соответственно ($p < 0.05$, Wilcoxon) (рис. 4). По результатам картирования следует отметить, что на экспериментальных площадках в мае немногочисленные норы встречались на расстоянии не менее 2–3 м от муравейников и 1 м от муравьиных дорог. В октябре, когда фуражировочных дорог уже не было, норы располагались как на кормовых участках муравьев, так и в самих муравейниках (в 6 муравейниках из 12). Муравейники с норами были отмечены на 4 экспериментальных площадках из 5, на контрольных площадках муравейников естественно не было.

Мы исследовали встречаемость отверстий 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 ($n = 358$) содержали от 1 до 25 отверстий нор мел-

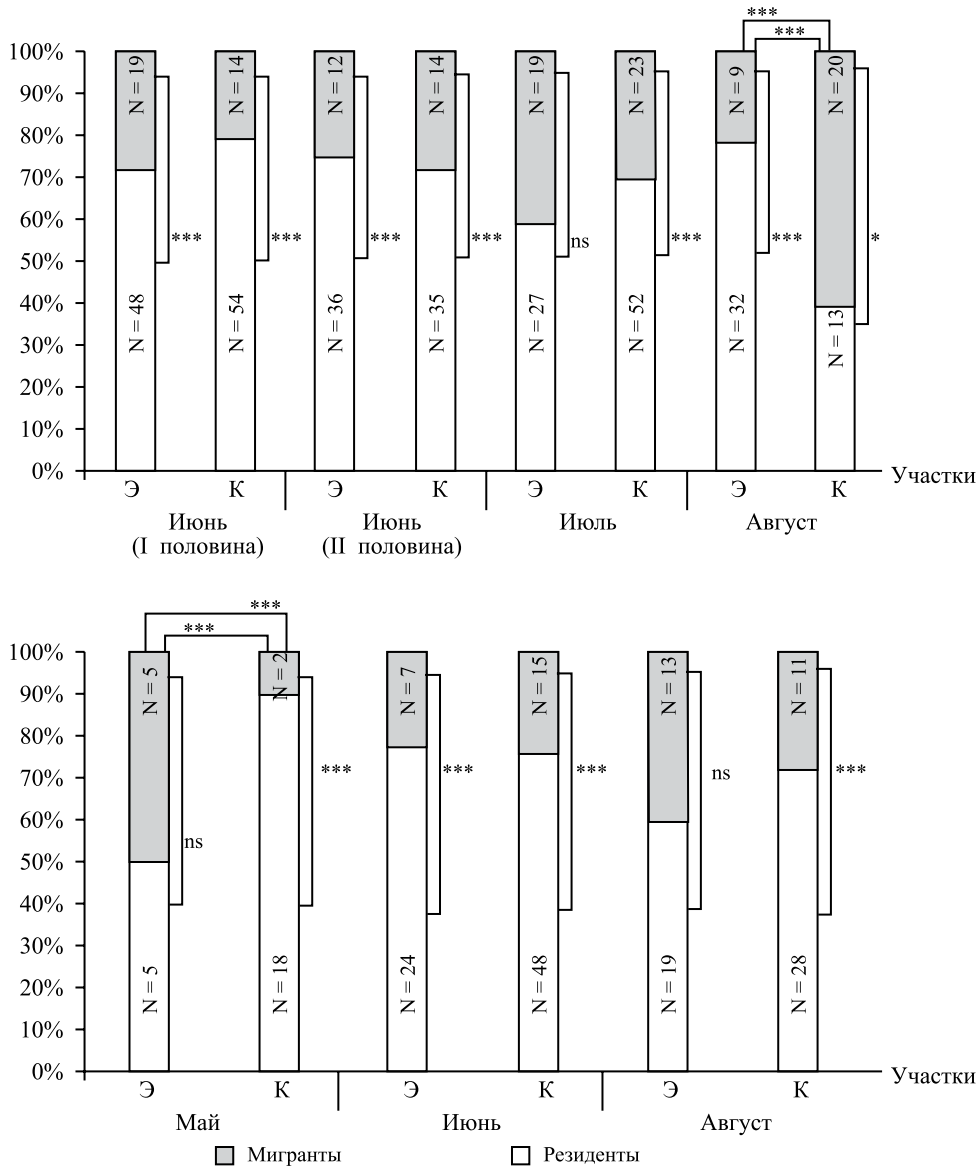


Рис. 3. Доля мигрантов и резидентов (%) на экспериментальных (Э) и контрольных (К) участках в 2011 г. (вверху) и в 2012 г. (внизу) (“*” – $p < 0.05$, “***” – $p < 0.001$, *ns* – незначимые различия, χ^2).

ких млекопитающих (таблица) (диаметр входа 2–7 см, длина ходов 5–30 см). Во всех случаях отверстий нор располагались в вале муравейника или на границе вала и купола, но не в самих куполах. Для того чтобы ответить на вопрос, являются ли норы в муравейниках “истинными норами” (Кучерук, 1983; Харченко, 2014), мы раскопали более десятка муравейников, с зарисовкой обнаруженных ходов, и не обнаружили гнездовых камер с выстилкой из растительной ветоши, предназначенных для отдыха зверьков и выведения потомства. Вероятно, с муравейниками связана именно роющая активность грызунов, но они не склон-

ны селиться в гнездах муравьев, пусть и в отсутствие хозяев.

С помощью давилок и капканов, установленных вблизи отверстий нор, весной и осенью 2010 и 2011 г. было отловлено 136 особей 9 видов: красная полевка, рыжая полевка, красно-серая полевка, водяная полевка, темная полевка, обыкновенная полевка, полевая мышь, восточноазиатская лесная мышь, обыкновенная бурозубка (в октябре 2010 г. 58 зверьков 5 видов, в апреле 2011 г. 35 особей 7 видов, в октябре 43 зверька 5 видов). Наиболее массовым видом среди отловленных грызунов в 2010 и в 2011 г. была красно-серая полевка (28, 53 и 63% соответственно). Среди насекомоядных

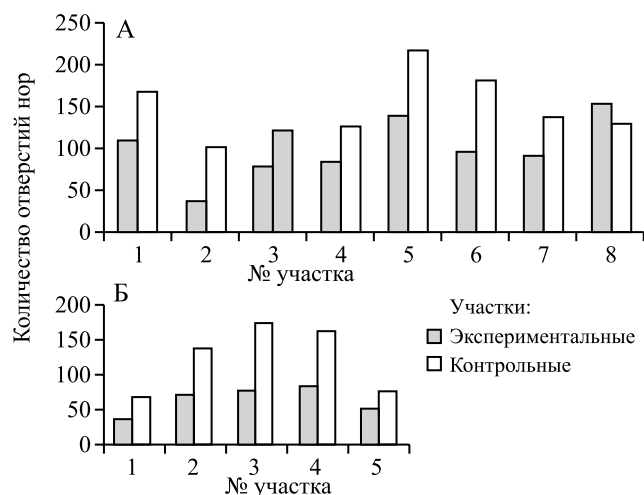


Рис. 4. Количество отверстий нор мелких млекопитающих на экспериментальных и контрольных участках в мае 2010 г. (А) и октябре 2011 г. (Б) ($p < 0.05$; парный тест Вилкоксона).

преобладала обыкновенная буроzubка (в октябре 2010 г. – 41%, в октябре 2011 г. – 26%). Видовой состав животных, посещающих муравейники, не обладает специфичностью и отражает состав сообщества, обитающего на территории (индекс Жаккара 0.63 в 2010 г. и 0.67 в 2011 г.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Принимая во внимание ранее полученные результаты (Выгоняйлова, 2011; Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013a), мы можем впервые представить картину пространственно – временного взаимодействия таких двух крупных гильдий, как рыжие лесные муравьи и мелкие млекопитающие. По нашим данным, рыжие лесные муравьи не оказывают влияния на видовой состав и структуру доминирования сообществ мелких млекопитающих. Этого следовало ожидать, исходя из широких экологических валентностей и потенциала расселения видов наземных млекопитающих, которые делят обширные террито-

Доли муравейников с норами мелких млекопитающих

Дата учета	Количество муравейников	Доля муравейников с норами, %
10.05.2010	50	42
20.10.2010	80	68
18.04.2011	80	70
23.10.2011	80	74
04.04.2012	68	84

рии с муравьями подрода *Formica* s.str., используя вместе с ними наземный и почвенный ярусы и сходные периоды суточной активности. Тем более интересны механизмы разделения перекрывающихся ниш у представителей этих гильдий.

В периоды высокой сезонной активности рыжих лесных муравьев их взаимодействие с мелкими млекопитающими носит, по нашему мнению, характер преимущественно топической конкуренции. Об этом говорит меньшая численность зверьков на территориях, используемых муравьями, а также соотношение мигрантов и резидентов, которое изменяется по-разному, как мы предполагаем, под воздействием муравьев. Фуражировочные дороги с высокой плотностью агрессивных насекомых, пронизывающие кормовые участки муравьев, могут являться барьерами, затрудняющими естественную миграцию поздних выводков зверьков. Дороги можно рассматривать как продолжение муравейников на их кормовой территории: хотя сами дороги занимают всего 2.4–7.2% от ее площади, но на них одновременно находится 55–73% всех муравьев, выходящих из гнезда (Rosengren, 1971). На дорогах и в пригнездовой зоне отмечается максимально высокая динамическая плотность муравьев (от 150 до 400 особей/м²/мин). Предположение о заградительной роли дорог, хотя и требует специальной проверки, подтверждается тем, что в мае, когда дороги муравьев еще не оформлены и насекомые живым ковром покрывают все пространство, видимо, мешая зверькам обосноваться на своей территории, на экспериментальных площадках, в отличие от контрольных, нет преобладания оседлых животных. В лабораторных опытах (Panteleeva et al., 2013a) было выявлено критическое значение динамической плотности муравьев, при котором зверьки на аренах демонстрируют реакции дискомфорта: прыжки и “затаивания”. Оно составляет около 400 экз/м²/мин, что соответствует показателям вблизи муравейников и фуражировочных дорог. Это означает, что мелкие млекопитающие, если и способны перебежать муравьиную дорогу, то по крайней мере должны испытывать при этом большие затруднения. Есть основания рассматривать изменения подвижности популяций зверьков как следствие существенного фактора беспокойства со стороны муравьев. Еще одно проявление беспокоящего воздействия агрессивных насекомых на активность мелких млекопитающих, как нам кажется, заключается в снижении их роящей активности на кормовых участках муравьев. Не исключено, что воздействие муравьев *Formica* s.str., которые активны как на поверхности, так и в верхних горизонтах почвы (Резникова, 2009), сказывается на размножении и выведении

потомства у мышевидных грызунов. Этот вопрос требует специального исследования.

Нужно отметить, что фактор беспокойства до сих пор оценивался для птиц и отдельных видов млекопитающих (Владышевский, 2004) и его значение для пространственных перемещений мышевидных грызунов остается мало исследованным. В поведенческой экологии детально исследуется “поведение настороженности” (vigilance, sensu: Edmunds, 1974) и его связь с жизненно важными показателями животных. Тревожность и настороженность отрицательно влияет на фуражировочную активность и демографические показатели (обзор см.: Резникова, 2001). У мелких млекопитающих поведение настороженности исследовано в связи с фуражировкой, прессом хищников и социальными отношениями (Tchabovsky et al., 2001; Vásquez et al., 2002). Влияние рыжих лесных муравьев как фактора беспокойства до сих пор изучалось для беспозвоночных животных и для птиц. Экспериментально продемонстрировано, что эти многочисленные и агрессивные насекомые создают “черные дыры” на своих кормовых территориях, в пределах которых численность их топических конкурентов – хищных герпетобionтов – снижается, и нередко до нуля (Reznikova, Dorosheva, 2004). С помощью учетов в искусственных гнездовьях и соответствующих наблюдений было показано, что именно беспокойство и атаки со стороны рыжих лесных муравьев заставляют птиц (несколько видов синиц и мухоловок) выбирать для мест гнездования деревья, где этих насекомых нет (Haemig, 1999). Тот же фактор приводит к снижению жизненно важных показателей у птенцов пищухи *Certhia familiaris*: снижению веса, уменьшению упитанности, уменьшению длины цевки (Jäntti et al., 2007). Наши исследования дают основания полагать, что рыжие лесные муравьи, действуя как существенный фактор беспокойства, оказывают влияние на пространственное распределение, относительную подвижность отдельных фракций в популяциях, характер локального расселения и на роющую активность мышевидных грызунов на общей территории.

Муравьи, по-видимому, не только “отталкивают”, но и привлекают мелких млекопитающих на свою территорию. Такой характер взаимодействия – вытеснение и привлечение – уже был описан для рыжих лесных муравьев и жу-желиц, которые постоянно стремятся занять кормовые участки муравьев не только потому, что выбранные “хозяевами” территории привле-

кательны сами по себе, но и потому, что жуки используют в пищу мертвых муравьев, которых им удобно собирать на “муравьиных кладбищах” (Reznikova, Dorosheva, 2004). Грызуны, как оказалось, способны в большом количестве поедать живых муравьев: в лабораторных экспериментах на примере полевых мышей (Пантелеева и др., 2011) и нескольких видов полевых (Выгоняйлова, 2013) было показано, что взаимодействие с муравьями носит характер целенаправленной охоты и зверьки убивают и съедают десятки насекомых. Наблюдения за их поведением говорят о высокой гедонистической ценности добычи (Panteleeva et al., 2013b). В поведенческой экологии это понятие употребляется по отношению к высокой привлекательности пищи, не всегда соответствующей ее питательной ценности (Aw et al., 2011). Возможно, что муравьи могут служить для грызунов привлекательным источником массовой добычи. Однако, в отличие от таких любителей муравьев, как дятлы (Рябицев, 2008) и тем более медведи (Jurgensen et al., 2005), мелкие млекопитающие, как говорилось выше, не могут приблизиться к опасным для них муравейникам и фуражировочным дорогам. Для них возможна охота на отдельных муравьев, как это было показано для большой синицы (Зацаринный и др., 2014) и мухоловки-пеструшки (Silverin, Andersson, 1984). Наши лабораторные эксперименты говорят о предпосылках хищнического поведения мышевидных грызунов по отношению к муравьям, но в естественных условиях оказалось возможным получить лишь косвенные свидетельства таких отношений. Обнаружение эффективного стереотипа охотничьего поведения у грызунов по отношению к такой опасной добыче как агрессивные насекомые (Пантелеева и др., 2011) позволяет предполагать наличие поведенческих коадаптаций у мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев, подобных тем, что описаны для рыжих лесных муравьев и жу-желиц (Reznikova, Dorosheva, 2004, 2013). Этот вопрос связан с проявлением долговременных последствий конкуренции и требует специального исследования.

Муравейники становятся доступными для мелких млекопитающих поздней осенью, зимой и ранней весной, когда муравьи находятся глубоко в почве. До сих пор привлекательность гнезд муравьев для других животных исследовалась главным образом для беспозвоночных (обзор см.: Слепцова, Резникова, 2006). Для позвоночных сведения редки. Так, описана массовая зимовка мелких змей *Virginia valeriae* в муравейниках подрода *Coptoformica* (Pisani, 2009).

О поселении в муравейнике того же подрода полевки *Microtus montanus nanus* упомянуто лишь в единичном наблюдении (Scherba, 1965). Наши данные говорят о высокой роющей активности зверьков в муравейниках. Это может быть связано с их зимовкой в гнездах муравьев, т.е. с синойкией. Существенным фактором, привлекающим зверьков в муравейники, может быть возможность поедать субстрат вместе с оставшимися в нем муравьями. Пищевая привлекательность субстрата муравейников для грызунов по сравнению с контрольными образцами почвы была показана нами в лабораторных экспериментах (Выгоняйлова, 2011, 2013). При этом зверьки выбирали и поедали “живой” материал купола и вала муравейника, уделяя меньше внимания контрольным образцам почвы и почти не трогая термически обработанные пробы из муравейника. Среди органических компонент субстрата муравейника животных могут привлекать микроорганизмы и грибы, в частности дрожжи, обилие которых в гнездах муравьев значительно выше, чем в окружающей почве (Максимова и др., 2016). Можно уверенно предполагать, что мелкие млекопитающие связаны с рыжими лесными муравьями трофическими отношениями, включающими поедание как субстрата гнезд, так и самих насекомых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыжие лесные муравьи и мелкие млекопитающие связаны многоплановыми отношениями, включающими трофические взаимодействия, элементы топической конкуренции и синойкию. Межвидовые взаимодействия этих животных подвержены существенной сезонной трансформации. В периоды своей высокой сезонной активности муравьи, выступая как фактор беспокойства, существенно снижают численность и роющую активность мелких млекопитающих на своей территории, а также создают препятствия для их расселения и изменяют показатели подвижности популяций. В периоды сезонного покоя муравьев, которые перемещаются вглубь почвы, муравейники, напротив, привлекают большое количество зверьков: с октября по май до 84% гнезд муравьев содержат норы мышевидных грызунов и насекомоядных млекопитающих. Возможно, что мелкие млекопитающие связаны с рыжими лесными муравьями трофическими отношениями, включающими поедание как субстрата гнезд, так и самих насекомых. Полученные результаты дают основания предположить наличие поведенческих

коадаптаций у мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев.

Статья подготовлена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-14-00603). Авторы благодарны В. В. Панову за помощь в определении мелких млекопитающих и Ю. Н. Литвинову за научные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К. В., Гримальский В. И., Демченко А. В., Дмитриенко В. К., Захаров А. А., Кипятков В. Е., Купянская А. Н., Резникова Ж. И., 1979. Изучение экологии муравьев (методы) // “Муравьи и защита леса”. Мат-лы VI Всесоюз. симпоз. Тарту. С. 155–171.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В., Колчева Н. Е., Любашевский Н. М., Чибиряк М. В., 2012. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Silvaemus uralensis* Pall.) на Урале // Экология. № 6. С. 427–433.
- Ванисова Е. А., Никольский А. А., 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н. П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403–417.
- Владышевский А. Д., 2004. Значение фактора беспокойства для диких птиц и млекопитающих. Автореф. канд. биол. наук. Красноярск: КГУ. 24 с.
- Выгоняйлова О. Б., 2011. Геофагия и предпочтение материала муравейника у грызунов // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. № 25. С. 330–337.
- Выгоняйлова О. Б., 2013. Экологические и этологические аспекты взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев. Автореф. канд. дис. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 23 с.
- Гилев А. В., 2010. Закономерности пространственного распределения и научные основы охраны рыжих лесных муравьев // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 1413–1420.
- Гилев А. В., Наконечный Н. В., 2010. Муравьи норového комплекса обыкновенного крота лесной зоны Западной Сибири // Вестн. КрасГУ. № 6. С. 85–89.
- Гиляров А. М., 2007. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. № 11. С. 29–37.
- Гиляров А. М., 2013. Современная экология под грузом естественной истории // Журн. общ. биологии. Т. 74. № 4. С. 243–252.
- Гридина Т. И., 1997. Роль рыжих лесных муравьев в сообществе хищных герпетобийных членистоногих

- в лесах Среднего Урала. Автореф. канд. дис. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 21 с.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изд. КМК. 584 с.
- Демидов В.В., 1991. Подвижность особей в популяциях грызунов Камского Приуралья // Экология. № 5. С. 33–41.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.
- Добринский Н.Л., 2010. Элементарная хорологическая структура видового населения на примере полевков // Экология. № 3. С. 212–218.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И., 2006. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев и жужелиц // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 3. С. 190–206.
- Жерихин В.В., 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Т. 1. М.: Недра. С. 13–20.
- Жигарев И.А., 2005. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмосковья // Зоол. журн. Т. 84. № 6. С. 719–727.
- Захаров А.А., 1980. Экология муравьев // Итоги науки и техники. 8. Зоология беспозвоночных. М.: ВИНТИ. Т. 7. С. 132–202.
- Захаров А.А., 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Захаров А.А., 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Т-во науч. изд. КМК. 404 с.
- Зацаринный И.В., Косякова А.Ю., Ананьева С.И., Марочкина Е.А., Чельцов Н.В., Тимошина Ю.А., 2014. Состав корма птенцов большой синицы *Parus major* в лесных экосистемах северо-запада Кольского полуострова // Русск. орнитол. журн. Т. 23. Экспресс-выпуск 1001. С. 1525–1530.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ. 416 с.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 363 с.
- Кузякин А.П., 1962. Зоогеография СССР // Уч. зап. МОИП им. Н.К. Крупской. Т. 59. С. 3–182.
- Кучерук В.В., 1983. Норы млекопитающих, их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов. Мат-лы по грызунам. М.: Изд-во МГУ. Вып. 15. С. 5–54.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Панов В.В., 2010. Динамика структуры сообществ грызунов модельных ландшафтов в связи с проблемами стабильности и устойчивости // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск; М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 66–92.
- Максимова И.А., Глушакова А.М., Качалкин А.В., Чернов И.Ю., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., 2016. Дрожжевые сообщества муравейников *Formica aquilonia* // Микробиология. № 1. С. 1–7.
- Малькова М.Г., Якименко В.В., 2007. Пространственная структура популяций лесных полевков рода *Clethrionomys* в южной тайге среднего Прииртышья // Экология. № 3. С. 207–215.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б., 2014. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий. М.: Изд. группа АСТ. 656 с.
- Миронов А.Д., 1986. Влияние лесных муравьев на пространственно размещение рыжих полевков // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1. С. 95–96.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Наумов Н.П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Л.: Изд-во АН СССР. 202 с.
- Наумов Н.П., 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. С. 3–21.
- Наумов Н.П., 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Никитина Н.А., 1965. О методике изучения индивидуальных участков у грызунов с помощью живоловок // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 4. С. 598–605.
- Никитина Н.А., 1980. Рыжие полевки // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука. С. 189–219.
- Новгородова Т.А., 2008. Специализация в рабочих группах муравьев при трофобиозе с тлями // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 4. С. 293–302.
- Новгородова Т.А., Резникова Ж.И., 1996. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка // Сиб. экол. журн. Вып. 3–4. С. 239–245.
- Окулова Н.М., 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. М.: Наука. 248 с.
- Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И., 2011. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразийский энтомол. журн. Т. 10. № 1. С. 99–103.
- Пермогорский М.С., 2014. Нетранзитивность конкурентных отношений видов в биотических сообществах // Журн. общ. биологии. Т. 75. № 3. С. 226–233.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Потапов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И., 2012. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus*

- lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // Экология. № 1. С. 43–47.
- Резникова Ж.И., 1980. Межвидовая иерархия у муравьев // Зоол. журн. Т. 59. № 8. С. 1168–1176.
- Резникова Ж.И., 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И., 1999. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптивных комплексах муравьев // Экология. Вып. 3. С. 210–215.
- Резникова Ж.И., 2001. Популяции и виды на весах войны и мира. М.: Логос. 270 с.
- Резникова Ж.И., 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 816–824.
- Резникова Ж.И., 2009. Методы исследования поведения и межвидовых отношений муравьев в полевых условиях // Евразийский энтомолог. журн. Т. 8. С. 265–278.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е., 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи соврем. биологии. Т. 118. № 3. С. 313–322.
- Рябицев В.К., 2008. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: ИПЦ “Издательство УрГУ”. 634 с.
- Северцов А.С., 2012. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 5. С. 323–333.
- Сейма Ф.А., 2008. Структура населения муравьев тайги. Пермь: Пермский гос. ун-т. 166 с.
- Слепцова Е.В., Резникова Ж.И., 2006. Формирование сообществ ногохвосток (*Collembola*) при заселении муравейников // Зоол. журн. Т. 85. № 5. С. 563–572.
- Суворов А.А., 1987. Влияние муравьев *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на распределение подстилочных беспозвоночных // Зоол. журн. Т. 66. № 10. С. 1516–1522.
- Харченко Н.Н., 2014. Адаптивные особенности строения нор млекопитающих в условиях антропогенного ландшафта Среднего Подонья // Лесоинженерное дело. Т. 3. Вып. 4. С. 53–69.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. Изд-во МГУ. 262 с.
- Шилова С.А., Шатуновский М.И., 2005. Эколого-физиологические критерии состояния популяции животных при действии повреждающих факторов // Экология. № 1. С. 32–38.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 1. С. 28–43.
- Adler P.B., Hille Ris Lambers J., Levine J.M.A., 2007. A niche for neutrality // Ecol. Lett. V. 10. № 2. P. 95–104.
- Aw J.M., Vasconcelos M.V., Kacelnik A., 2011. How costs affect preferences: experiments on state dependence, hedonic state and within-trial contrast in starlings // Animal Behaviour. V. 81. P. 1117–1128.
- Brown J.H., Davidson D.W., 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems // Science. V. 196. P. 880–882.
- Chitty D., 1937. A ringing technique for small mammals // J. Anim. Ecol. V. 6. № 1. P. 36–53.
- Elton Ch., Ford E.B., Baker J.R., Gardner A.D., 1931. The health and parasites of a wild mouse population // Proc. Zool. Soc. L. V. 101. № 3. P. 657–721.
- Edmunds M., 1974. Defense in animals: a survey of anti-predator defenses. N.Y.: Longman. Harlow. UK. 357 p.
- Jäntti A., Suorsa P., Hakkarainen H., Sorvari J., Huhta E., Kuitunen M., 2007. Within territory abundance of red wood ants *Formica rufa* is associated with the body condition of nestlings in the Eurasian tree creeper *Certhia familiaris* // J. Avian Biology. V. 38. № 5. P. 619–624.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. V. 69. P. 373–386.
- Jurgensen M.F., Storer A.J., Risch A.C., 2005. Red wood ants in North America // Ann. Zool. Fennici. V. 42. P. 235–242.
- Haemig P.D., 1994. Effects of ants on the foraging of birds in spruce trees // Oecologia. V. 97. P. 35–40.
- Haemig P.D., 1999. Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest // Ecol. Lett. V. 2. P. 178–184.
- Hubbell S.P., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 392 p.
- Langkilde T., 2009. Holding ground in the face of invasion: native fence lizards (*Sceloporus undulatus*) do not alter their habitat use in response to introduced fire ants (*Solenopsis invicta*) // Canadian J. Zoology. V. 87. № 7. С. 626–634.
- Mooney K.A., 2006. The disruption of an ant-aphid mutualism increases the effects of insectivorous birds on pine herbivores // Ecology. V. 87. P. 1805–1815.
- Panteleeva S., Vygonyailova O., 2012. Multifaceted interrelations between small mammals and red wood ants in peri-urban Siberian forests // The 21st International Congress of Zoology. Haifa. Israel. 2–7 September. P. 88.
- Panteleeva S., Reznikova Zh., Vygonyailova O., 2013a. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first “count,”

- then hunt // *Frontiers in Psychology*. V. 4. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00053.
- Panteleeva S., Reznikova Z., Vygoniyailova O., 2013b. Unexpected ant eaters: small rodents versus red wood ants // 11 International Mammological congress. 11–16 August. Abstract Book. Belfast. UK. P. 44.
- Pisani G.R., 2009. Use of an active ant nest as a hibernaculum by small snake species // *Trans. Kansas Acad. Sci.* V. 112. P. 113–118.
- Rajska-Jurgiel E., 1992. Demography of woodland rodents in fragmented habitat // *Acta Theriologica*. V. 37. P. 73–90.
- Reznikova Zh. I., 1999. Ethological mechanisms of population density control in coadaptive complexes of ants // *Russian J. Ecology*. V. 30. № 3. P. 187–192.
- Reznikova Zh., Dorosheva H., 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (*Carabidae*) // *Pedobiologia*. V. 48. P. 15–21.
- Reznikova Zh., Dorosheva E., 2013. Catalog learning: Carabid beetles learn to manipulate with innate coherent behavioural patterns // *Evolutionary Psychology*. V. 11. № 3. P. 513–537.
- Reznikova Zh., Panteleeva S., 2014. Complex interactions between rodents and red wood ants. 14th Rodens et Spatium. International Conference on Rodent Biology. 28 July – 2 August. P. 114.
- Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // *Acta Zool. Fennici*. V. 133. P. 1–106.
- Sahney S., Benton M.J., Ferry P.A., 2010. Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land // *Biol. Lett.* V. 6. P. 544–547.
- Scherba G., 1965. Observations on *Microtus* nesting in ant mounds // *Psyche*. V. 72. № 2. P. 127–132.
- Schoener T.W., 1983. Field Experiments on Interspecific Competition // *Am. Nat.* V. 122. № 2. P. 240–285.
- Silverin B., Andersson G., 1984. Food composition of adult and nestling Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period (in Swedish with English summary) // *Var Fagelvarld*. V. 43. № 3. P. 517–524.
- Tchabovsky A.V., Krasnov B.R., Khokhlova I.S., Shenbrot G.I., 2001. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat, *Psammomys obesus* // *J. Ethology*. № 19. P. 105–113.
- Vásquez R.A., Ebensperger L.A., Bozinovic F., 2002. The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent // *Behavioral Ecology*. № 13. P. 182–187.

Spatio-ethological aspects of interactions between small mammals and wood ants

S. N. Panteleeva^{1,2}, Zh. I. Reznikova^{1,2}, O. B. Sinkova¹

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS
630091 Novosibirsk, Frunze, 11*

²*Novosibirsk State University
630090 Novosibirsk, Pirogova, 2
e-mail: psofia@mail.ru*

Mechanisms of interactions between species present one of the central problems of contemporary behavioral and evolutionary ecology. Field observations of possible resource redistribution and mutual behavioral adaptations between representatives of different guilds with substantially overlapping niche parameters are, so far, few. Using the methods of small mammals censuring, with account for their mobility and burrowing activity, at the sites with high and low dynamical density of wood ants *Formica aquilonia*, as well as in anthills proper, spatial interactions between these animals are revealed for the first time which are based on seasonal transformations of topic competition and synoecism. Species composition and domination structure of small mammals communities appear to be similar in those territories controlled by *F. aquilonia* and almost free of them. However, judging by animals' spatial distribution and activity it can be suggested that wood ants, being a disturbing factor, markedly reduce the numbers and burrowing activity of small mammals in their territory and, apparently, hinder mammals dispersion. During seasonal resting of ants, when they move down into the soil, anthills attract a lot of small animals: from October to May up to 84% ant nests are burrowed by murine rodents and insectivore mammals. It seems to be possible that there are trophic relationships between small mammals and wood ants, with mammals consuming nest substrate as well as insects themselves.