

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 595.796:591.5

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОГНИТИВНЫХ АСПЕКТОВ
АМБИВАЛЕНТНОЙ ФУРАЖИРОВКИ НА ПРИМЕРЕ БОЛЬШОЙ
СИНИЦЫ

© 2015 г. Ж. И. Резникова, А. А. Маслов, С. Н. Пантелеева

Представлено академиком РАН И.Ф. Жимулёвым 27.04.2015 г.

Поступило 27.04.2015 г.

Предложена гипотеза амбивалентной фуражировки, основанная на двойственном отношении консумента к добыче: пищевая ценность привлекает, а опасность отталкивает. На примере большой синицы экспериментально исследована тактика фуражировки в “пищевых пятнах” с варьируемым количеством опасной (живые муравьи) и безопасной (личинки мух) добычи. При предъявлении безопасной добычи поведение синиц соответствовало известной теореме о пороговой ценности пищевого пятна: они продолжали фуражировку до истощения ресурса. Найден порог численности опасной добычи, при которой синицы перестают охотиться.

DOI: 10.7868/S0869565215320304

Поведение консументов в поведенческой экологии традиционно описывается на основе концепции оптимальной фуражировки: для “принятия решения” животные сравнивают энергетические затраты на добывание и обработку пищевой единицы и получаемую энергетическую выгоду. Определение пороговой ценности “пищевого пятна” [1] может облегчаться за счет когнитивных ресурсов. Для многих видов, от ящериц до приматов, показаны способности к оценке относительного количества объектов и к выбору большего количества пищевых единиц [2]. В моделях рисков чувствительной фуражировки учтены возможные риски при добывании пищи — ситуации истощения пищевых ресурсов, а также истощения внутренних ресурсов консумента [3, 4]. Риски, связанные с добычей как источником опасности, исследованы лишь для единичных ситуаций, в частности, охоты сурикатов на скорпионов [5]. Мы нашли удачную поведенческую модель взаимодействия мелких позвоночных животных с опасной добычей, основанную на факультативной фуражировке и требующую гибкого поведения от консумента: охота мышевидных грызунов на рыжих лесных муравьев, представляющих для них высокую пищевую и гедонистическую ценность [6]. В подобной ситуации консумент не может просто выбирать большее количество пищевых единиц, но должен оценивать порог чис-

ленности добычи, позволяющий безопасное потребление. В поведенческой и эволюционной экологии требуется новый подход к изучению таких взаимоотношений. Мы предлагаем гипотезу амбивалентной фуражировки, основанную на двойственном отношении консумента к добыче: пищевая ценность привлекает, а опасность отталкивает. Предполагаем, что животные вынуждены оценивать не только пищевую ценность, но и порог опасности и, таким образом, “разумно нарушать” правила оптимальной фуражировки, выбирая не большее, а меньшее количество пищевых единиц. Эта способность была впервые экспериментально продемонстрирована на примере полевых мышей, которые охотятся на рыжих лесных муравьев, устойчиво выбирая меньшее количество опасной добычи [6].

В настоящем сообщении представлены первые экспериментальные результаты исследований взаимодействия большой синицы *Parus major* с рыжими лесными муравьями *Formica aquilonia*, позволяющие развить концепцию амбивалентной фуражировки. Ранее были продемонстрированы некоторые аспекты отрицательных взаимодействий этих видов [7] и высокая агрессивность муравьев [8].

Использовали синиц, отловленных на территории парковой зоны г. Новосибирск. Синиц содержали в клетках со съёмными секциями (два куба с ребром 15 см), прикрепленными с фронтальной стороны клетки. В жилом отделении синицы получали корм и воду между опытами, съёмные секции использовали для создания искусственных “пищевых пятен”: наборы пищевых единиц опасной (муравьи) или безопасной (под-

Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения Российской Академии наук,
Новосибирск

E-mail: zhanna@reznikova.net

Новосибирский государственный университет

крашенные личинки мух семейства Calliphoridae) добычи. Синица могла свободно посещать обе секции в продолжение 15-минутного теста. Поведение синиц фиксировали с помощью видеокамеры и анализировали вручную с помощью компьютерной программы VLC media player с использованием функции замедленного воспроизведения.

В тестах с опасной добычей каждой из 7 синиц предлагали на выбор два “пищевых пятна” с 10 и 15 муравьями (14 тестов, 5 ч видеоматериала), варьируя стороны (правая, левая) в случайном порядке. При обработке отснятого материала фиксировали длительность оценки обстановки птицей, продолжительность охотничьего поведения, обработку добычи и попытку покинуть “пищевое пятно”. В тестах с безопасной добычей четырём синицам предлагали выбор между личинками мух в соотношениях 3 : 6 и 10 : 15. В контрольных тестах предлагали пустые “пищевые пятна”.

Способности синиц к оценке количества единиц опасной добычи исследовали на прозрачной арене (57 × 39 × 28 см), разделенной съемной перегородкой на “входную” и “рабочую” части. В “рабочей” части в две кормушки помещали муравьев в отношении 5 : 10, 25 : 10 и 50 : 10 в разных тестах. В начале теста синицу помещали во “входную” часть арены, где она могла через прозрачную перегородку оценить количество опасной добычи в кормушках в течение 60 с, после чего ей предоставляли доступ в “рабочее” отделение арены, где можно открыть одну из двух кормушек с опасной добычей. Тест прерывали через 20 мин после начала либо раньше, если синица открывала кормушку случайно (крылом, лапкой или током воздуха). Статистически обрабатывали только тесты, в которых птицы открывали кормушки ударами клюва по крышке. Проведено 74 эксперимента с 5 синицами (более 20 ч видеоматериала).

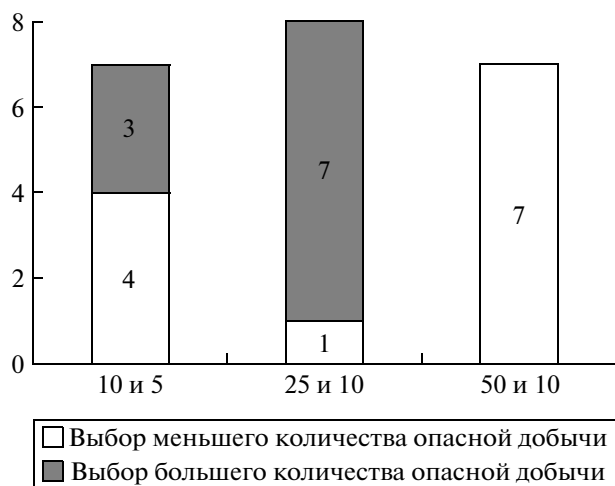


Рис. 1. Отношение числа выборов (по оси ординат) большего и меньшего количества опасной добычи (рыжих лесных муравьев), предъявляемых синицам.

При предъявлении безопасной добычи поведение синиц соответствовало теореме о пороговой ценности пищевого пятна [1]: попав в съемную секцию, они оставались в ней до тех пор, пока могли обнаружить в ней доступные пищевые единицы, после чего перемещались в следующее “пищевое пятно”. В контрольных опытах с пустым “пищевым пятном” синицы после оценки обстановки (до 10 с) покидали секцию, а после 3–5 повторных посещений теряли интерес к пустому “пятну” до конца эксперимента.

В серии тестов с опасной добычей мы обнаружили, что синицы эффективно охотятся и поедают добычу при численности 6–10 муравьев на пятно, находясь в “пятне” 4.9 ± 0.7 с. Поведенческая последовательность птицы включала элементы охотничьего поведения и обработки добычи. При меньших количествах муравьев (1–5) средняя длительность поведенческой последовательности составляет 5.3 ± 0.8 с, и синица может охотиться и обрабатывать добычу. При больших количествах муравьев (11–15) синица не может ни эффективно охотиться, ни поесть добычу. Средняя длительность поведенческой последовательности достоверно уменьшается до 2.3 ± 0.3 с ($p < 0.05$ по критерию Пирсона). По нашим наблюдениям, это связано с тем, что при такой численности муравьев синица охотится “наскоками”: длительность каждой отдельной поведенческой последовательности получается короче, поскольку исходящая от муравьев опасность не позволяет долго находиться в “пищевом пятне”. Так же как и полевые мыши в аналогичных опытах [6] при больших количествах опасной добычи синицы, обездвиживая муравья, не всегда сразу приступают к обработке добычи. Они сначала убивают и бросают опасное насекомое. С уменьшением количества живых муравьев снижается опасность, и при достижении определенного количества (6–10) муравьев синица начинает поедать их непосредственно во время охоты, а затем уже подбирает и поедает ранее убитых муравьев. Некоторые птицы переносили пойманных муравьев в относительно спокойное место и уже там обрабатывали и поедали добычу.

Исследование способности синиц оценивать количество опасной добычи показало соответствие их поведения нашей гипотезе амбивалентной фуражировки. Выбор между 5 и 10 муравьями не отличался от случайного ($p > 0.05$, критерий Пирсона). Достоверно частый выбор большего количества во второй серии тестов (выбор между 25 и 10, $p < 0.05$, критерий Пирсона) означает, что 25 муравьев не только не несут значительной опасности для синицы, но и являются ценным пищевым ресурсом. При отношении числа муравьев, равном 50 : 10, синица выбирала меньшее их количество в 100% случаев, что говорит о когнитивном потенциале, позволяющем оценить риск (рис. 1).

Отметим, что лишь в первой и второй сериях тестов синицы часто открывали и вторую кормушку. Это легко объяснить. В первой серии ни одно из “пищевых пятен” не представляет реальной опасности. Во второй серии опасное “пищевое пятно” уже открыто, и нет повода не посещать менее опасное “пищевое пятно”. В третьей же серии синицы после оценки ситуации не открывали опасную кормушку.

Таким образом, есть основания рассматривать в качестве одной из фуражировочных стратегий животных амбивалентную фуражировку. Можно полагать, что в основе амбивалентной фуражировки у большой синицы лежат когнитивные способности к оценке риска на основе количественного соотношения единиц опасной добычи.

Исследования поддержаны грантом РНФ 14–14–00603.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Charnov E.L.* // *Theor. Populat. Biol.* 1976. V. 9. № 2. P. 129–136.
2. *Reznikova Zh., Ryabko B.* // *Behaviour.* 2011. V. 148. № 4. P. 405–434.
3. *McNamara J.M., Houston A.I.* // *Bull. Math. Biol.* 1992. V. 54. № 2. P. 355–378.
4. *Aw J., Monteiro T., Vasconcelos M., Kacelnik A.* // *Behav. Processes.* 2012. V. 89. P. 95–103.
5. *Thornton A.* // *Animal Behav.* 2008. № 76. P. 1411–1421.
6. *Panteleeva S., Reznikova Z., Vygoniyailova O.* // *Frontiers Psychol.* 2013. V. 4. P. 1–8.
7. *Haemig P.D.* // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1996. V. 38. №. 1. P. 25–29.
8. *Резникова Ж.И., Яковлев И.К.* // *ДАН.* 2008. Т. 418. № 4. С. 1–3. С. 571–573.