

Экспериментальное исследование взаимодействия мышевидных грызунов с рыжими лесными муравьями

Я. В. ЛЕВЕНЕЦ¹, В. С. ГРОМОВ², Ж. И. РЕЗНИКОВА^{1, 3}, С. Н. ПАНТЕЛЕЕВА^{1, 3}

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: jan.levenets@gmail.com

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

³Новосибирский государственный университет
630090, Новосибирск, Пирогова, 1

Статья поступила 29.05.2018

После доработки 11.10.2018

Принята к печати 22.10.2018

АННОТАЦИЯ

Исследования механизмов пространственно-этологического взаимодействия представителей таких различных и биоценотически значимых гильдий, как рыжие лесные муравьи и мелкие млекопитающие, начаты недавно, и многие вопросы остаются нерешенными. В лабораторных экспериментах изучено взаимодействие с муравьями *Formica aquilonia* Yarr у обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas, рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber и малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas. Впервые описано оборонительное поведение грызунов и выявлен стереотип охотничьего поведения обыкновенной полевки по отношению к опасным насекомым. У всех трех видов оборонительное поведение усиливалось с увеличением числа муравьев, используемых в тестах, что соответствовало моделируемому природным ситуациям с грациями динамической плотности насекомых. Обсуждается гипотеза о связи между оборонительным и охотничьим поведением грызунов по отношению к рыжим лесным муравьям.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, муравьи, межвидовые взаимодействия, поведение.

Рыжие лесные муравьи группы видов *Formica rufa* L. (*Formica* s. str.) и мелкие млекопитающие являются представителями разных гильдий с существенно перекрывающимися параметрами ниш и играют заметные роли в лесных биоценозах. При этом исследование механизмов их пространственно-этологического взаимодействия начато только в последние годы, и многие вопросы остаются

нерешенными [Пантелеева и др., 2016]. Рыжие лесные муравьи принадлежат к “видам-инженерам”, преобразующим среду обитания для многих видов животных и растений [Jones et al., 1994; Frouz, Jilkova, 2008; Wardle et al., 2011] и, как выяснилось совсем недавно, занимающих в пищевых цепях позицию хищников первого порядка [Takovlev et al., 2017]. Ранее исследовалось взаимодействие

рыжих лесных муравьев главным образом с беспозвоночными животными. В частности, экспериментально показано, что отношения муравьев и жуужелиц носят характер интерференционной конкуренции и основаны на многогранных этологических механизмах взаимодействия, которые включают взаимные поведенческие и когнитивные адаптации [Reznikova, Dorosheva, 2004, 2013]. Исследования механизмов пространственно-этологического взаимодействия представителей таких различных и биоценотически значимых гильдий, как рыжие лесные муравьи и мелкие млекопитающие, начаты недавно, и многие вопросы остаются нерешенными. Приведенные работы выявили такие неожиданные грани отношений этих групп животных, как синойкия, топическая конкуренция и даже трофические взаимосвязи: оказалось, что как материал муравейника, так и сами муравьи являются для мышевидных грызунов привлекательными пищевыми объектами [Выгоняйлова, 2011; Pantelieva et al., 2013; Пантелеева и др., 2016]. У полевых мышей *Apodemus agrarius* Pallas впервые был продемонстрирован процесс активной охоты на рыжих лесных муравьев, причем по показателям ее эффективности (они убивали в среднем 0,37 насекомого в минуту) эти зерноядные грызуны оказались сравнимы со специализированными хищниками [Пантелеева и др., 2011]. Грызуны поедали добычу полностью, включая конечности и антенны, что говорит о высокой “гедонистической ценности” муравьев для полевых мышей. В поведенческой экологии это понятие употребляется по отношению к высокой привлекательности пищи, не всегда соответствующей ее питательной ценности [Aw et al., 2011].

Важно отметить, что рыжие лесные муравьи – одни из самых агрессивных насекомых [Резникова, Яковлев, 2008]. Их обширные кормовые территории (до 50 м в диаметре от муравейника) для многих видов животных являются “черными дырами”, где посетители рискуют ранением или даже жизнью [Reznikova, Dorosheva, 2004]. Степень опасности зависит от динамической плотности насекомых, которая особенно высока вблизи муравейников и фуражировочных дорог, пронизывающих кормовые участки рыжих лесных муравьев [Пантелеева и др., 2016]. В приведенных лабораторных экспериментах использова-

лось разное количество муравьев, соответствующее грациям динамической плотности этих насекомых на их естественных кормовых участках. Муравьи активно нападали на грызунов, кусали их и брызгали кислотой [Пантелеева и др., 2011]. Охотничье поведение грызунов по отношению к рыжим лесным муравьям сравнимо с охотой на опасных беспозвоночных (скорпионов), выявленной ранее у хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys torridus* Coues и *O. leucogaster* Wied-Neuwied [Langley, 1986], которые обладают специфическими анатомическими и физиологическими адаптациями к взаимодействию с ядовитой добычей [Rowe A. H., Rowe M. P., 2008; Sarko et al., 2011; Rowe et al., 2013]. Взаимодействие с опасными беспозвоночными на основе поведенческих адаптаций у зерноядных и зеленоядных видов грызунов ранее не описано.

По предварительным данным О. Б. Выгоняйловой [2013], охотничье поведение по отношению к рыжим лесным муравьям проявляла не только полевая мышь, но и обыкновенная, красно-серая, рыжая, красная и водяная полевки, а также восточноазиатская лесная мышь и лесная мышовка. Это позволяет предположить, что поведенческие адаптации к трофическим взаимодействиям с опасными насекомыми могут проявляться у разных видов грызунов. В данной работе исследовано взаимодействие с муравьями *F. aquilonia* Yarr (группа видов *F. rufa*) у трех видов грызунов: обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas, рыжей полевки *M. glareolus* Schreber и малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas.

В пределах своих ареалов, особенно в Московской обл., где проводилось исследование, малая лесная мышь и рыжая полевка населяют смешанные елово-сосновые леса с густым подлеском, где фактически занимают одни и те же биотопы. Обыкновенная полевка предпочитает открытые луговые биотопы, а также сельскохозяйственные угодья, в том числе заброшенные залежи. Малая лесная мышь – преимущественно зерноядный вид; рыжая полевка – вид с широким спектром питания, использующим в пищу все части растений. Обыкновенная полевка – преимущественно зеленоядный вид, для которого характерен семейно-групповой образ жизни с ранним расселением молодняка. Для популяций малой лесной мыши и рыжей полевки типичны

агрегации, состоящие из нескольких взрослых самцов и самок с перекрывающимися участками обитания [Соколов, 1977, 1994; Башенина, 1981; Bujalska, Grüm, 1989; Громов, 2008].

Цель настоящего исследования – анализ взаимодействия трех видов мышевидных грызунов с рыжими лесными муравьями в ситуациях, моделирующих градации динамической плотности насекомых на их кормовых участках. Работа выполнена в парадигме экспериментальной эволюционной экологии [Пианка, 1981] и поведенческой экологии [Резникова, 2016] и является частью комплексных исследований взаимных поведенческих адаптаций у представителей разных гильдий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в июле 2017 г. на научно-экспериментальной базе “Черноголовка” ИПЭЭ РАН (Московская обл.) в лабораторных условиях. В экспериментах использовали половозрелых особей, отловленных в июне того же года, в том числе 19 рыжих полевков (12 самцов и семь самок), 13 обыкновенных полевков (восемь самцов и пять самок) и 20 малых лесных мышей (девять самцов и 11 самок). Малых лесных мышей и рыжих полевков отлавливали на территории НЭБ “Черноголовка”, расположенной в смешанном хвойном лесу, и ее окрестностях, а обыкновенных полевков – на старом заброшенном поле в окрестностях г. Черноголовка. Малых лесных мышей содержали индивидуально в стеклянных террариумах (40 × 25 × 30 см). Рыжих и обыкновенных полевков – индивидуально или семейными парами в пластиковых террариумах (120 × 40 × 20 см) в соответствии со стандартами содержания этих животных. В террариумах имелись укрытия (домики) и подстилка (опилки и сено). Животные постоянно имели свободный доступ к воде и пище (свежие листья одуванчика, зерновая смесь, свекла, морковь, сухофрукты и творог), были здоровы и никогда не оказывались голодными к моменту начала каждого эксперимента.

Муравьев *F. aquilonia* брали из муравейника в смешанном елово-сосновом лесу в окрестностях НЭБ “Черноголовка”. Базовую семью около 1000 особей содержали в пластиковом террариуме (120 × 40 × 20 см) и по мере необходимости пополняли из того же муравейника.

Муравьи получали сахарный сироп и воду. Для взаимодействия с грызунами из базовой семьи использовали группы активных внегневдовых рабочих муравьев, размеры групп составляли 10, 20 и 30 особей. Ранее [Дорошева, Резникова, 2006] установлено, что при перемещениях в отдельные емкости члены лабораторных семей рыжих лесных муравьев проявляют согласованные реакции даже в небольших (от трех особей) группах.

В ходе эксперимента в округлый контейнер (диаметром 40 см и высотой 20 см) помещали группу муравьев, а затем, через 2 мин – грызуна. Поведение животных фиксировали камерой SONY HandyCam DCR-SX44E. Для минимизации воздействия внешних факторов с каждым зверьком проводили по три серии тестов по 10 мин с группой муравьев определенного размера: 10, 20 или 30 насекомых (всего девять тестов). Каждого зверька тестировали один раз в день с интервалами между тестами один день. Как и в более раннем исследовании [Panteleeva et al., 2013], разное число муравьев на аренах моделирует естественные ситуации с различной динамической плотностью этих насекомых на их кормовых территориях: вблизи муравейника, вблизи фуражировочных дорог и на периферии. Всего проведено 468 тестов с 52 зверьками, общее время наблюдений составило 78 ч.

В каждом тесте подсчитывали количество поврежденных, умерщвленных, съеденных и нетронутых муравьев. Для детальной обработки отбирали только те видеозаписи, на которых грызуны повреждали и поедали муравьев. Видеозаписи анализировали при 5- и 25-кратном замедленном воспроизведении с помощью программы The Observer XT 12.5 (Noldus Information Technology). Фиксировали следующие формы поведения грызунов по отношению к муравьям [Пантелеева и др., 2011]: опознавательные контакты – грызун поворачивает голову к муравью, иногда касаясь насекомого и обнюхивая его (поворот головы к муравью без прямого контакта с ним также считался опознавательным контактом); повреждающие атаки – грызун калечит или убивает муравья; безрезультатные атаки – попытки схватить муравья, не приводящие к повреждению насекомого; поедание муравья (обычно сразу после повреждающих атак). При анализе результатов учитывались:

латентный период – время от начала теста до первой повреждающей атаки; число опознавательных контактов, повреждающих и неуспешных атак в единицу времени.

Для сравнения продолжительности латентного периода, количества убитых во время охоты муравьев, повреждающих и безрезультатных атак, опознавательных контактов, а также соотношения долей убитых (поврежденных) и живых муравьев при оборонительном поведении грызунов применяли критерий Краскела – Уоллиса. При межвидовых сравнениях доли тестов, в которых грызуны, обороняясь, умерщвляли муравьев, применяли точный тест Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Охотничье поведение по отношению к муравьям, включающее такие действия, как сближение, поимка, умерщвление и поедание добычи, проявлялось не у всех зверьков и не во всех тестах. Среди рыжих полевок охотились только 3 из 19 (16 %), у обыкновенных полевок охотились 6 из 13 (46 %) особей. Поведение других особей, в том числе всех малых лесных мышей, по отношению к муравьям носило оборонительный характер.

Поскольку у рыжих полевок число случаев охоты на муравьев оказалось небольшим,

подробный анализ охотничьего поведения провели только для обыкновенных полевок. Результаты представлены на рис. 1. У охотившихся особей обыкновенной полевки латентный период длился от 13 с до 5 мин (в тесте с 10, 20 и 30 муравьями медианные значения: 2,02 мин, 42 и 69 с соответственно). Продолжительность латентного периода в тестах с разным числом муравьев не различалась, и можно отметить только тенденцию к уменьшению этого показателя с увеличением числа муравьев (см. рис. 1). Количество убитых во время охоты муравьев за одну минуту (в среднем $0,57 \pm 0,2$), а также количество безрезультатных атак на протяжении всех тестов сохранялось на одном уровне и не зависело от числа насекомых. Число опознавательных контактов в тестах с 20 и 30 муравьями больше, чем в тестах с 10: соответственно $1,38 \pm 0,20$, $1,30 \pm 0,08$ и $0,70 \pm 0,07$ ($H = 5$, $p < 0,05$; $H = 6,1$, $p < 0,05$), что естественно, поскольку увеличивалось число столкновений.

Манера охоты обыкновенных полевок менялась в зависимости от числа муравьев на арене. В сериях тестов с 10 муравьями фаза преследования добычи практически отсутствовала. Зверьки совершали повреждающую атаку и поедали проходящих мимо или бегущих навстречу муравьев, изредка делая несколько шагов или вытягивая голову в сто-

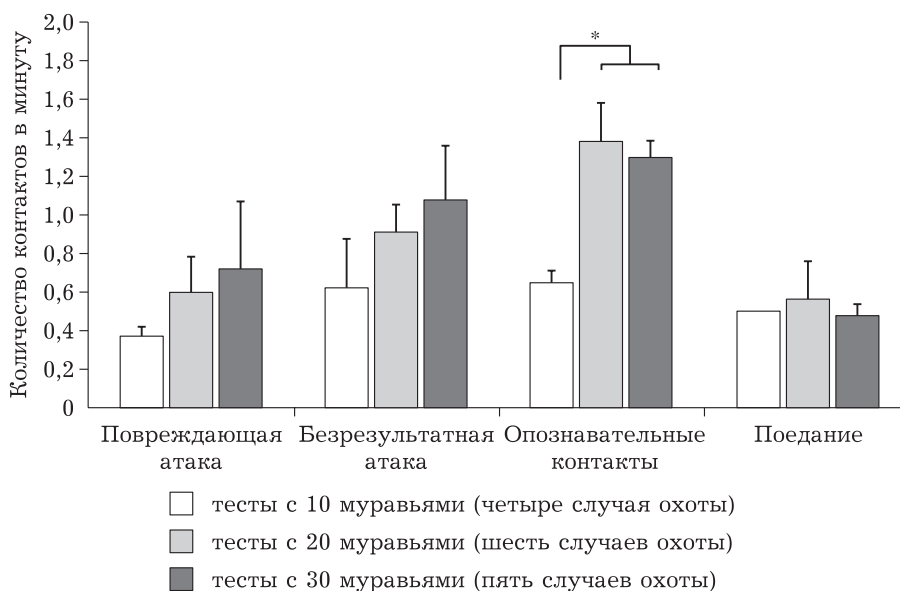


Рис. 1. Среднее количество различных контактов обыкновенных полевок с муравьями. Различия достоверны: * – $p < 0,05$ (критерий Краскела–Уоллиса). Во всех тестах с 10 муравьями количество поедаемых насекомых (0,5 муравьев/мин) оставалось неизменным

рону добычи. В тестах с большим числом муравьев зверьки активно преследовали насекомых, в том числе вставали на задние лапы, чтобы дотянуться до забравшихся на стенку арены муравьев. В большинстве случаев охота завершалась поеданием пойманного муравья целиком. Полевки вначале кусали свою добычу, а затем захватывали ее передними лапами, после чего быстро разгрызали и проглатывали. Они также съедали откушенные и упавшие на пол арены брюшки муравьев. Остальные части тела муравьев (голова, конечности, антенны) полевки оставляли нетронутыми, что отличается от пищевого поведения по отношению к муравьям у полевых мышей [Пантелеева и др., 2011]. У рыжей полевки последовательность действий во время немногочисленных случаев охоты и предпочтения при поедании муравьев совпадали с таковыми у обыкновенной полевки.

В большинстве тестов поведение всех трех видов грызунов по отношению к муравьям являлось оборонительным и обуславливалось нападением насекомых, которые вцеплялись в конечности или шерсть зверька или брызгали кислотой с близкого расстояния. Активное оборонительное поведение выражалось в следующих реакциях: повреждающие атаки (зверьки выкусывали муравьев из шерсти или с конечностей), стряхивание или отбрасывание муравьев передними и задними лапами. Пассивное оборонительное поведение включало реакции избегания: передвижение по арене (спокойным шагом, бегом или прыжками), а также замирание.

При анализе результатов экспериментов основное внимание уделялось случаям активного оборонительного поведения: учитывалось число повреждающих атак (убитых насекомых). Доли убитых и живых муравьев в первом, втором и третьем тестах с 10 муравьями у каждого из трех видов грызунов не различались, аналогично внутри серий с 20 и 30 насекомыми. Это позволило объединить выборки по каждой серии. Доля тестов, в которых грызуны, обороняясь, умерщвляли муравьев, у малых лесных мышей **оказалось** меньше (в среднем 62 %; $n = 180$), чем у рыжих (74 %; $n = 171$) и обыкновенных (84 %; $n = 117$) полевок (точный тест Фишера, $p < 0,01$ для обоих случаев).

Активное оборонительное поведение проявлялось у всех ($n = 13$; 100 %) обыкновен-

ных полевок, т. е. отмечалось и у охотившихся особей. Только у четырех из 13 (31 %) зверьков активное оборонительное поведение было стабильно во всех девяти тестах. Остальные обыкновенные полевки предпринимали активные попытки обороны эпизодически. У четырех обыкновенных полевок, в том числе одной наиболее часто охотившейся самки и одного самца, который охотился в тесте с 20 муравьями, активное оборонительное поведение стабильно отмечалось во всех девяти тестах. У шести зверьков, из которых три проявляли охотничье поведение, оборонительные реакции наблюдались во всех тестах с 20 и 30 муравьями и эпизодически в одном или двух тестах из серии с 10 насекомыми. Два зверька – семейная пара, в которой самец охотился – стабильно проявляли активное оборонительное поведение только в сериях тестов с 30 муравьями. У одного самца охотничье поведение эпизодически отмечалось в одном тесте с 20 муравьями, а в сериях тестов с 10 и 30 насекомыми наблюдались только пассивные оборонительные реакции.

Среди рыжих полевок активное оборонительное поведение демонстрировали 18 из 19 (95 %) особей. Только четыре из 19 (21 %) стабильно демонстрировали такое поведение, у остальных 14 (74 %) зверьков активные формы обороны отмечались эпизодически. Один зверек на протяжении всего эксперимента сохранял пассивность. Часть рыжих полевок ($n = 4$), в том числе один самец, охотившийся в тесте с 10 насекомыми, проявляли активное оборонительное поведение во всех тестах с разным числом муравьев. Во всех тестах с 20 и 30 муравьями активно оборонялись 10 полевок, из них два зверька охотились. Одна самка оставалась **пассивна** в сериях тестов с 10 муравьями и эпизодически оборонялась в тестах с большим числом муравьев. Один самец во всех девяти тестах проявил пассивность и не атаковал муравьев. У оставшихся трех особей в одной или двух сериях тестов с разным количеством муравьев активные формы обороны отмечались эпизодически.

У малых лесных мышей по две особи из 21 (10 %) стабильно демонстрировали только активные или пассивные оборонительные реакции. Эпизодически активно оборонялись 17 из 21 (81 %) особи. Среди малых лесных мышей только две особи стабильно проявили

активные оборонительные реакции во всех девяти тестах. Две особи во всех тестах проявляли только пассивные оборонительные реакции. У трех зверьков активные оборонительные реакции стабильно наблюдались в тестах с 20 и 30 муравьями и эпизодически в сериях с 10. У остальных 13 особей в одной или двух сериях тестов с разным количеством муравьев активные формы обороны отмечались эпизодически.

Доля муравьев, убитых при оборонительном поведении, у обоих видов полевок возрастала с увеличением числа насекомых в тестах (рис. 2). Рыжие полевки активно передвигались по арене, часто совершая прыжки на стенки арены в поисках возможного выхода. Такое поведение провоцировало нападения муравьев, и полевки активно оборонялись. У этого вида в сериях с 20 и 30 муравьями доля умерщвленных насекомых – 22 % (290 из 1330) и 26 % (448 из 1710) – оказалась выше, чем в тестах с 10 муравьями – 18 % (101 из 570) ($H = 7,7$; $p < 0,01$; $H = 13$; $p < 0,01$ соответственно). Выявлены половые различия: самки рыжей полевки существенно чаще, чем самцы, повреждали насеко-

мых в сериях тестов с 10, 20 и 30 муравьями ($H = 5,2$, $p < 0,05$; $H = 12$, $p < 0,01$; $H = 4,6$, $p < 0,05$ соответственно).

Обыкновенные полевки при взаимодействии с муравьями были менее подвижны, чем рыжие, предпочитая затаиваться и меньше совершать перебежек или прыжков. При этом у этого вида зафиксирована наибольшая результативность оборонительных реакций: доля убитых муравьев у них являлась самой высокой (см. рис. 2). Доля поврежденных насекомых возрастала от тестов с 10 (99 из 372, 26 %) к тестам с 30 (525 из 1170, 46 %) ($H = 9$, $p < 0,01$), но не различалась в тестах с 20 муравьями (261 из 872, 30 %) и 10 ($H = 3,2$, NS), а также с 20 и 30 ($H = 2,6$ NS). Различий между самцами и самками обыкновенной полевки не выявлено. Отдельно стоит сказать об оборонительном поведении охотившихся особей: с увеличением числа муравьев количество повреждающих атак у них возрастало от $0,20 \pm 0,08$ в сериях тестов с 10 муравьями до $0,90 \pm 0,17$ и $1,04 \pm 0,31$ в тестах с 20 и 30 ($H = 5,7$, $p < 0,05$; $H = 3,9$, $p < 0,05$ соответственно).

Малые лесные мыши предпочитали пассивно пережидать, затаиваться или передви-

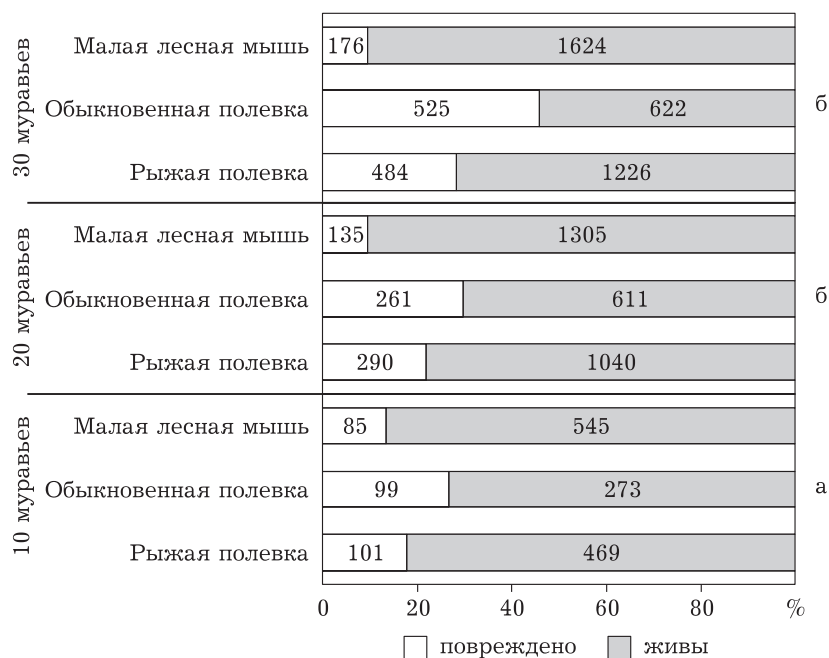


Рис. 2. Доля убитых и живых муравьев при оборонительном поведении грызунов. Цифрами обозначено количество муравьев. Все различия между столбцами внутри тестов с 10, 20 и 30 муравьями – достоверны (критерий Краскела-Уоллиса, для групп, отмеченных буквой а, $p < 0,05$; б – $p < 0,01$)

гаться короткими перебежками, обходя места с высокой концентрацией насекомых. У этого вида с увеличением числа муравьев, используемых в тестах, доля умерщвленных насекомых не изменялась и составляла в среднем 11 % ($H = 0,01$, NS) (см. рис. 2). Половых различий по этому параметру не выявлено. Стоит отметить, что в первом тесте с 10 муравьями две малые лесные мыши через некоторое время съели с пола арены по одному убитому во время защиты муравью. В дальнейшем такие действия ни у одного из 20 зверьков не наблюдались.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные лабораторные эксперименты выявили у трех исследованных видов грызунов по отношению к рыжим лесным муравьям два типа поведения: оборонительное (активное и пассивное) и охотничье, различающиеся направленностью и характером атак на насекомых. Активное оборонительное поведение в различной форме проявлялось у всех особей обыкновенной и рыжей полевки, тогда как малые лесные мыши в одной трети случаев демонстрировали только пассивные оборонительные реакции. Доля тестов, в которых грызуны, активно обороняясь, умерщвляли муравьев, составляла от 62 % у малых лесных мышей до 84 % у обыкновенных полевок. Обыкновенные полевки оборонялись от муравьев наиболее эффективно, рыжие полевки проявляли наибольшую подвижность, малые лесные мыши предпочитали затаиваться и пережидать.

По-видимому, оборонительное поведение – это довольно типичная реакция грызунов по отношению к муравьям. Следует отметить, что систематическое описание такого поведения, основанное на экспериментальных данных, приведено в представленной работе впервые. Многолетние полевые эксперименты [Пантелеева и др., 2016] позволяют предположить, что в основе топической конкуренции мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев лежит фактор беспокойства со стороны агрессивных насекомых, усиливающийся с ростом их динамической плотности на территории и препятствующий миграциям зверьков. Образно говоря, грызуны не могут перейти муравьиную дорогу: фуражировочные дороги рыжих лесных муравьев являют-

ся как бы продолжением муравейника с высокой динамической плотностью насекомых. В проведенных экспериментах у всех трех видов оборонительное поведение усиливалось при увеличении числа муравьев, используемых в тестах, что соответствовало моделируемым природным ситуациям с градиентами динамической плотности насекомых. Судя по тому, что не только полевки, но и “робкие” малые лесные мыши поедали некоторых умерщвленных муравьев, можно предположить связь между оборонительным и охотничьим поведением грызунов по отношению к этим агрессивным насекомым.

Данных, позволяющих судить о формировании оборонительного и охотничьего поведения грызунов по отношению к муравьям, пока очень мало. Упоминание о влиянии муравьев на поведение грызунов встречается только в работе А. Д. Миронова [1986]: он отмечал, что в периоды сезонной активности муравьев грызуны не задерживаются на общей территории и отдыхают только в своих подземных убежищах. В проведенных исследованиях удалось выявить снижение роющей активности грызунов на кормовых участках муравьев [Пантелеева и др., 2016]. 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. Предположения о том, что муравьи разных видов могут беспокоить и даже поедать детенышей в норах грызунов, что должно вызывать активное защитное поведение зверьков, высказывались многими зоологами, в том числе и Ж. И. Резниковой и В. С. Громовым на основе их полевых наблюдений, но опубликованных данных на эту тему пока не встречалось.

Целенаправленное взаимодействие с рыжими лесными муравьями по типу “хищник – жертва” ранее описывалось только у полевой мыши и может рассматриваться как оригинальная поведенческая модель отношений с опасной добычей у неспециализированных видов грызунов. Есть основания полагать, что охотничье поведение полевой мыши по отношению к рыжим лесным муравьям основано на поведенческих и когнитивных адаптациях: зерноядные грызуны демонстрируют направленную, эффективную и стереотипную

атаку, и они способны выбрать оптимальное количество единиц опасной добычи, при котором охота становится менее рискованной [Panteleeva et al., 2013].

Лабораторные эксперименты, проведенные нами на трех видах грызунов, выявили у одного из них – обыкновенной полевки – полный и целенаправленный стереотип охотничьего поведения по отношению к рыжим лесным муравьям, сравнимый по некоторым показателям с таковым у полевой мыши [Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013]. Количество убитых насекомых в минуту у этих видов сходно в тестах с 10 муравьями: $0,38 \pm 0,05$ и $0,36 \pm 0,19$. Хотя при увеличении количества насекомых эффективность охоты у полевок ниже, чем у полевых мышей (в тестах с 20 муравьями – $0,6 \pm 0,5$ и $0,9 \pm 0,3$; с 30 – $0,72 \pm 0,35$ и $1,2 \pm 0,3$ соответственно), но именно при большем количестве муравьев на арене полевки их активно преследуют. Однако интерес к муравьям как к добыче у обыкновенных полевок значительно ниже, чем у полевых мышей. Об этом говорит сравнение как пищевого поведения (в отличие от полевых мышей, полевки не поедают конечности и головы насекомых), так и количества опознавательных контактов с муравьями: у обыкновенных полевок этот показатель в тестах с 10 муравьями на порядок ниже, чем у полевых мышей ($0,7 \pm 0,072$ и $7,27 \pm 4,33$ мин соответственно).

Важно отметить, что если у полевых мышей эффективная охота на муравьев наблюдалась у 12 из 13 протестированных особей [Пантелеева и др., 2011], то в проведенных экспериментах у обыкновенных полевок стабильно активное и направленное охотничье поведение, включающее преследование насекомых, наблюдалось только у двух особей из 13, а четыре зверька охотились в единичных случаях. Тем не менее можно говорить о наличии носителей полного стереотипа охотничьего поведения по отношению к опасным насекомым в популяциях обыкновенных полевок. Это можно считать проявлением поведенческой специализации в популяциях [Reznikova, 2007]. Ранее было показано, что присутствие даже немногочисленных носителей полного специализированного стереотипа может служить основанием для его распространения в популяциях при изменении

условий [Резникова, Пантелеева, 2015]. Исследования охотничьего поведения грызунов по отношению к подвижной безопасной добыче (тараканам) позволяют полагать, что в популяциях видов с разными типами питания постоянно присутствует та или иная доля особей, способных активно охотиться на насекомых. Так, у зеленоядных узкочерепных полевок проявляется столь же лаконичный и эффективный стереотип охоты, как у полевых мышей, но количество носителей охотничьего стереотипа у первых вдвое ниже [Левенец и др., 2016]. Эксперименты с рыжей полевкой показали, что целенаправленный отбор особей, проявляющих охотничье поведение по отношению к сверчкам, привел к пятикратному увеличению количества “охотников” в лабораторной популяции за 11 поколений [Sadowska et al., 2015].

В целом можно сказать, что оборонительное поведение по отношению к рыжим лесным муравьям экспериментально выявлено у всех исследованных видов грызунов и, по-видимому, связано с беспокоящим воздействием этих насекомых на мелких млекопитающих в естественных условиях. Эффективный стереотип охотничьего поведения по отношению к муравьям проявился у обитателей открытых пространств, которые в природе очень мало контактируют с представителями *Formica s. str.* – у обыкновенной полевки и ранее [Panteleeva et al., 2013] у полевой мыши. Можно предположить, что у этих видов проявляется некий универсальный и, вероятно, очень древний стереотип охотничьего поведения по отношению к опасным беспозвоночным. Этот феномен требует дополнительных исследований.

Исследования поддержаны грантами РФФИ (17-04-00702 и 18-34-00119) и Программы ФНИ государственных академий наук на 2013 – 2020 гг., проект № VI.51.1.10. (AAAA-A16-116121410120-0).

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Выгоняйлова О. Б. Экологические и этологические аспекты взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2013. 23 с.
- Выгоняйлова О. Б. Геофагия и предпочтение материала муравейника у грызунов // Изв. ПГПУ им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 330–337.

- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 582 с.
- Дорошева Е. А., Резникова Ж. И. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев и жуужелиц // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67, № 3. С. 190–206 [Dorosheva E. A., Reznikova Zh. I. Behavioral mechanisms of spatial competition between red wood ants (*Formica aquilonia*) and ground beetles (Carabidae) // Biol. Bull. Rev. 2006. Vol. 67, N 3. P. 190–206].
- Левенец Я. В., Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И. Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов // Евразият. энтомол. журн. 2016. Т. 6, № 6. С. 550–554. [Levenets J. V., Panteleevs S. N., Reznikova Zh. I. Experimental study of feeding by insects in rodents // Euroasian Entomological Journal. 2016. Vol. 15, N 6. P. 550–554].
- Миронов А. Д. Влияние лесных муравьев на пространственное размещение рыжих полевых // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. 3, вып. 1. С. 95–96.
- Пианка Э. Эволюционная экология / под ред. М. С. Гилярова. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пантелеева С. Н., Выгоняйлова О. В., Резникова Ж. И. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразият. энтомол. журн. 2011. Т. 10, № 1. С. 99–103 [Panteleeva S. N., Vygonayilova O. V., Reznikova Zh. I. Red wood ants as potential mass prey for striped field mice: results of laboratory experiments // Eur. Entomol. Journ. 2011. Vol. 10, N 1. P. 99–103].
- Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И., Синькова О. Б. Пространственно-этологические аспекты взаимодействия мелких млекопитающих с рыжими лесными муравьями // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77, № 5. С. 329–341 [Panteleeva S. N., Reznikova Zh. I., Sinkova O. B. Spatio-ethological aspects of interactions between small mammals and wood ants // Biol. Bull. Rev. 2016. Vol. 77, N 5. P. 329–341].
- Резникова Ж. И. Методы исследования поведения и межвидовых отношений муравьев в полевых условиях // Евразият. энтомол. журн. 2009. Т. 8, № 3. С. 265–278 [Reznikova Zh. I. Methods for field studies of behaviour and interspecies relations in ants // Eur. Entomol. Journ. 2009. Vol. 8, N 3. P. 265–278].
- Резникова Ж. И. Экология, этология, эволюция. Межвидовые отношения животных: в 2 ч.: учебник для вузов. М.: Юрайт, 2016. 262 с.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Возможные эволюционные механизмы “культуры” у животных: гипотеза распределенного социального обучения // Журн. общ. биологии. 2015. Т. 76, № 4. С. 309–323 [Reznikova Zh. I., Panteleeva S. N. Possible evolutionary mechanisms of ‘culture’ in animals: The hypothesis of distributed social learning // Biol. Bull. Reviews. 2015. Vol. 76, N 4. P. 309–323].
- Резникова Ж. И., Яковлев И. К. Развитие агрессивных реакций у муравьев как возможная основа “профессиональной” специализации // Докл. РАН. 2008. Т. 418, № 4. С. 571–573 [Reznikova Zh. I., Iakovlev I. K. Development of aggression as a possible basis of “professional” specialization in ants // Dokl. Biol. Sci. 2008. Vol. 418, N 1. P. 56–58].
- Соколов В. Е. Обыкновенная полевка: Виды-двойники. М.: Наука, 1994. 432 с.
- Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. шк., 1977. 494 с.
- Aw J. M., Vasconcelos M. V., Kacelnik A. How costs affect preferences: Experiments on state dependence, hedonic state and within-trial contrast in starlings // Animal Behaviour. 2011. Vol. 81, N 6. P. 1117–1128.
- Bujalska G., Grüm L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) and its demographic consequences: A model // Oecologia. 1989. Vol. 80. P. 70–81.
- Frouz J., Jilkova V. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. 2008. Vol. 11, N 11. P. 191–199.
- Iakovlev I. K., Novgorodova T. A., Tiunov A. V., Reznikova Zh. I. Trophic position and seasonal changes in the diet of the red wood ant *Formica aquilonia* as indicated by stable isotope analysis // Ecol. Entomol. 2017. Vol. 42, N 3. P. 263–272.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. Vol. 69. P. 373–386.
- Langley W. M. Development of predatory behavioral in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) // Behaviour. 1986. Vol. 99. P. 275–295.
- Panteleeva S., Reznikova Zh., Vygonayilova 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. P. 53.
- Reznikova Zh. Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 488 p.
- Reznikova Z., Dorosheva E. Catalog learning: Carabid beetles learn to manipulate with innate coherent behavioral patterns // Evolutionary Psychol. 2013. Vol. 11, N 3. P. 513–537.
- Reznikova Z., Dorosheva E. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae) // Pedobiologia. 2004. Vol. 48, N 1. P. 15–21.
- Rowe A. H., Rowe M. P. Physiological resistance of grasshopper mice (*Onychomys* spp.) to Arizona bark scorpion (*Centruroides exilicauda*) venom // Toxicon. 2008. Vol. 52, N 5. P. 597–605.
- Rowe A. H., Xiao Y., Rowe M. P., Cummins T. R., Zakon H. H. Voltage-gated sodium channel in grasshopper mice defends against bark scorpion toxin // Science. 2013. Vol. 342, N 6157. P. 441–446.
- Sadowska E. T., Stawski C., Rudolf A., Dheyongera G., Chrzęścik K. M., Baliga-Klimczyk K., Koteja P. Evolution of basal metabolic rate in bank voles from a multidirectional selection experiment // Proc. R. Soc. B. 2015. Vol. 282. 20150025.
- Sarko D. K., Leitch D. B., Girard I., Sikes R. S., Catania K. C. Organization of somatosensory cortex in the Northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*), a predatory rodent // J. Comparative Neurol. 2011. Vol. 519, N 1. P. 64–74.
- Wardle D. A., Hyodo F., Bardgett R. D., Yeates G. W., Nilsson M. C. Long-term aboveground and belowground consequences of red wood ant exclusion in boreal forest // Ecology. 2011. Vol. 92. P. 645–656.

Experimental investigation of inter-relations between small rodents and red wood ants

Ya. V. LEVENETS¹, V. S. GROMOV², ZH. I. REZNIKOVA^{1, 3}, S. N. PANTELEEVA^{1, 3}

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology of SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: jan.levenets@gmail.com*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninskiy ave., 33*

³*Novosibirsk State University
630090, Novosibirsk, Pirogov str., 1*

Investigations of the mechanisms of spatial – behavioral interaction of members of such diverse and significant guilds as red wood ants and small mammals have been started only recently, and many questions remain obscure. In laboratory experiments we investigated inter-relations between red wood ants *Formica aquilonia* Yarr and the common vole *Microtus arvalis* Pallas, the bank vole *Myodes glareolus* Schreber, and the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* Pallas. We first described the defensive behavior of rodents and revealed a stereotype of the hunting behavior of the common vole towards dangerous insects. In all three rodent species, defensive behavior increased with an increase in the number of ants used in the tests, which corresponded to simulated natural situations with gradations of the dynamic density of insects. We speculate about the relationship between the defensive and hunting behavior of rodents towards red wood ants.

Key words: small rodents, red wood ants, interspecies relations, behavior.