Евразиатский энтомол. журнал 10(1): 99–103

© EUROASIAN ENTOMOLOGICAL JOURNAL, 2011

Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов

Red wood ants as potential mass prey for striped field mice: results of laboratory experiments

С.Н. Пантелеева, О.Б. Выгоняйлова, Ж.И. Резникова
S.N. Panteleeva, O.B. Vygonyailova, Zh.I. Reznikova

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: psofia@mail.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: рыжие лесные муравьи, полевые мыши, массовая добыча, «инженерные» виды, врождённый стереотип, охотничье поведение.

Key words: red wood ants, striped field mice, mass prey, engineering species, innate behavioural patterns, hunting.

Резюме. Проверялась гипотеза возможной роли рыжих муравьёв как массовой добычи полевых мышей. В лабораторных экспериментах полевых мышей ссаживали по одиночке с группой рыжих лесных муравьёв (4–9 особей). Результаты видеосъёмки обрабатывали с помощью системы «The Observer, Noldus Information Technology». В подавляющем большинстве сеансов взаимодействия грызуны проявляли высокую охотничью активность по отношению к муравьям, при этом результативность охотничьей деятельности была выше у самцов, чем у самок. Сравнение поведения зверьков, пойманных на территории муравьёв, и «наивных» (выращенных в лаборатории) даёт основания предположить, что полевые мыши обладают врождённым стереотипом охотничьего поведения по отношению к муравьям.

Abstract. The hypothesis that striped field mice can interact with red wood ants as hunters and mass prey was tested in the laboratory. Individual mice were placed in containers together with a group of 4–9 ants. Video records were analysed by «The Observer, Noldus Information Technology». In the great majority of tests the mice displayed high hunting activity towards ants, the efficiency being higher in males than females. Comparing the behaviour of wild mice captured from an ant feeding territory in the forest and laboratory-reared mice shows that striped field mice possess an innate behavioural pattern for hunting ants.

Введение

Рыжие лесные муравьи принадлежат к «инженерным» видам: они существенно преобразуют среду обитания и воздействуют на численность, пространственное распределение и характер поведения многих видов животных. В этом плане хорошо исследовано взаимодействие рыжих лесных муравьёв с хищными беспозвоночными герпетобионтами, в частности, жужелицами и пауками. Во многих работах детально описано вытеснение хищных герпетобионтов за пределы территорий, контролируемых муравьями, и определены пороговые численности муравьёв, при которых выражено это влияние [Суворов, 1987; Gridina, 1990; Рыбалов и др., 1998]. Экспериментально показано, что отношения муравьёв и жужелиц носят характер интерференционной конкуренции и основаны на многогранных этологических механизмах взаимодействия [Резникова, Дорошева, 2000]. Следует особо отметить, что взаимодействие муравьёв и жужелиц не ограничивается «однократным» вытеснением жуков с муравьиных территорий, а носят регулярный характер. Жужелицы постоянно стремятся занять кормовые участки муравьёв, так как выбранные «хозяевами» биотопы достаточно привлекательны сами по себе; кроме того, жужелицы используют в пищу мёртвых муравьёв, посещая муравьиные «кладбища» [Дорошева, Резникова, 2006а, б].

Можно предполагать, что взаимодействие рыжих лесных муравьёв с мелкими позвоночными животными также носит достаточно сложный характер. Ж.И. Резниковой [2001] была высказана гипотеза о возможном воздействии рыжих лесных муравьёв на численность и пространственное распределение грызунов, обитающих на их территории. По предварительным данным [Быкова и др., 2009], суммарная роющая активность мелких грызунов, отражающая их относительную численность, снижается на территориях, контролируемых достаточно крупными семьями рыжих лесных муравьёв. Этот эффект наблюдался в период относительно высокой сезонной активности муравьёв, и он особенно заметен в зонах, прилегающих к муравейникам и фуражировочным дорогам. Однако есть основания полагать, что, как и в ситуации с беспозвоночными-герпетобионтами, взаимодействие муравьёв с грызунами не ограничивается вытеснением со стороны муравьёв, а носит достаточно сложный и двусторонний характер.

В данной работе представлены первые результаты лабораторных экспериментов, позволяющие предполагать, что при определённых условиях муравьи могут служить для мышевидных грызунов массовой добычей, и муравьиные территории могут быть привлекательными для грызунов не только как удобные для обитания биотопы, но и как постоянный источник дополнительных пищевых ресурсов. Насколько известно, это первое экспериментальное исследование в данном направлении.

Материалы и методы

Эксперименты проводились в декабре 2009 г. в лаборатории. В качестве модельного вида была выбрана полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas. Грызуны этого вида часто встречаются в совместных обитаниях с рыжими лесными муравьями; кроме того, в отличие от разных видов полёвок, также обитающих на территории муравьёв, рацион которых состоит, главным образом, из растений, полевые мыши включают в свой рацион значительную долю кормов животного происхождения. В лабораторных экспериментах Кулюкиной [1998], в которых 13 видам грызунов предлагали широкий набор кормов, было выяснено, что в отличие от других видов, в частности, домовых мышей и полёвок, полевые мыши проявили большую потребность в белковых кормах, на долю которых приходилось, в среднем, 58 % их рациона. Среди кормов животного происхождения полевые мыши отдавали предпочтение именно насекомым (мучным хрущакам).

В опытах участвовали 13 полевых мышей, среди которых были как особи, пойманные непосредственно на территории муравьёв (для краткости, «дикие»), так и животные, рождённые и выращенные в лаборатории, которые никогда не встречались с насекомыми (таких животных в этологии называют «наивными»). Испытанию подверглись 5 самок (1 «дикая» и 4 «наивных») и 8 самцов (3 «диких» и 5 «наивных»). В округлый контейнер (диаметром 40 см, высотой 20 см) помещали группу муравьёв *Formica polyctena* Förster (4–9 особей), затем через две минуты мышь. Этого времени было достаточно для того, чтобы насекомые заканчивали обследование ёмкости и в дальнейшем вели себя спокойно, до появления грызуна. Муравьёв брали из базовой семьи (около 1 тыс. особей, взятых из муравейника в смешанном лесу Новосибирского Академгородка); семья содержалась на лабораторной арене (60×50 см), с расплодом и самкой, без ограничения получая углеводную и белковую пищу. Ранее [Дорошева, Резникова, 2006б] было показано, что при перемещениях в отдельные ёмкости члены лабораторных семей рыжих лесных муравьёв проявляют согласованные реакции даже в небольших (от трёх особей) группах. Грызунов содержали в пластиковых террариумах (20×30×40 см) на подстилке из древесных опилок. Животных кормили готовой зерновой смесью, предназначенной для грызунов. В качестве дополнения к основному корму грызунам предлагали творог, сыр, сухих гаммарусов, овощи (морковь, капуста, свёкла, огурцы) и фрукты (яблоки). Корм и воду животным предоставляли в изобилии.

После ссаживания муравьёв и мышей в течение 10 минут проводили видеосъёмку взаимодействия животных с помощью закреплённой над контейнером видеокамеры Sony Handycam DCRDVD408. Каждую мышь тестировали трижды, с интервалами между тестами по 2 дня. Всего проведено 39 ссаживаний. Общее время наблюдения составило 6 часов. Проводили посекундную обработку видеоматериала при пятикратно замедленном воспроизведении, с фиксацией отдельных поз животных с помощью программы The Observer XT 7.0 (version: 7.0.214, У Noldus Information Technology).

Результаты

На основе видеозаписей опытов были выделены следующие формы поведения грызунов по отношению к муравьям: «*Опознавательные контакты*»: мышь поворачивает голову к муравью, иногда соприкасаясь с насекомым и обнюхивая его (поворот головы к муравью, без соприкосновения с ним также считался «опознавательным контактом»); «*Повреждающие атаки*»: мышь калечит или убивает муравья; «*Безрезультатные атаки*»: попытки схватить муравья, которые не приводят к повреждению насекомого; «*Поедание муравья*» (обычно сразу после повреждающих атак).

При анализе результатов учитывались следующие параметры:

«*Латентный период*»: время с начала сеанса до первой повреждающей атаки; число опознавательных контактов в единицу времени; число повреждающих атак в единицу времени; число съеденных муравьёв в единицу времени, начиная с первой повреждающей атаки; результативность охоты, как отношение числа повреждающих атак к общему числу контактов мыши с муравьями за 10 минут.

Охотничья активность мышей по отношению к муравьям проявилась в подавляющем большинстве сеансов наблюдения (84,63 %, n= 39). Из 13 особей только одна наивная самка не охотилась на муравьёв ни в одном из тестов; другая наивная самка проявляла охотничье поведение только в одном из трёх тестов. Один из наивных самцов охотился в двух тестах из трёх. При анализе показателей, непосредственно связанных с охотничьей деятельностью грызунов, исключались те тесты, в которых отсутствовали случаи повреждения или гибели муравьёв. Следующие показатели учитывались только для тех тестов, в которых грызуны проявляли охотничью активность: количество убитых муравьёв в минуту, продолжительность латентного периода, количество опознавательных контактов и продолжительность ауто-груминга в течение латентного и пост-латентного периодов, а также результативность охотничьей деятельности. Для всех животных, независимо от проявления охот-

ничьей активности, учитывалось общее количество опознавательных контактов, повреждающих и безрезультатных атак в единицу времени.

Латентный период у протестированных грызунов длился от 14 с. до 8 мин. Для этого, начального, периода пребывания грызуна в контейнере, характерна повышенная исследовательская активность: ориентировочные стойки, обнюхивание и исследование вибриссами стен и пола, а также проявление заметного интереса к муравьям. Интерес выражается в высокой частоте опознавательных контактов, которая составляет в среднем 7,27±4,33 (n=33) контактов в минуту и существенно снижается после первой атаки мыши на муравья: 1,89±1,41 контактов в мин. (p<0,001, Wilcoxon). Первая атака и является окончанием латентного периода. Примечательно, что в трёх последовательных сериях тестов для каждой особи продолжительность латентного периода остаётся практически неизменной (p>0,05, Wilcoxon).

Уменьшение количества опознавательных контактов по завершению латентного периода связано с тем, что мышь начинает активно охотиться (рис. 1). В опытах грызуны убивали в среднем 0,36±0,19 муравьёв в минуту. Отметим, что в 94 % (n=33) случаев число повреждающих атак, соответствовало числу убитых муравьёв, а в оставшихся (единичных) случаях такие атаки заканчивались для муравьёв серьёзными повреждениями. Поэтому можно считать, что в опытах число повреждающих атак и число убитых муравьёв — это один и тот же показатель. В большинстве случаев грызуны поедали свою жертву целиком сразу после умерщвления (71 %, n=33), а в остальных случаях, спустя 1–2 минуты. Мыши полностью съедали муравьёв, подбирая все упавшие части, в том числе и конечности (рис. 2). Отметим, что в трёх последовательных сериях тестов для каждой особи число повреждающих атак и количество убитых муравьёв в единицу времени оставались сходными (p>0,05, Wilcoxon) (табл. 1).

Для грызунов в среднем было зарегистрировано 3,48±0,95 (n=39) контактов с муравьями в минуту. Среди них большинство составляют опознавательные контакты (2,69±0,83), реже отмечены безрезультатные (0,5±0,39) и повреждающие атаки (0,31±0,22). Это означает, что грызуны, прежде чем убить муравья, около 20 раз в той или иной форме соприкасаются с ним или обращают на него внимание. При этом муравьи ведут себя весьма активно по отношению к мышам: принимают агрессивные позы (рис. 3), нападают и брызгают кислотой (рис. 4). Из расчёта на одного муравья, число атак насекомых на грызунов составляет в среднем 1,65±0,7. Попадание кислоты на мордочку и тело

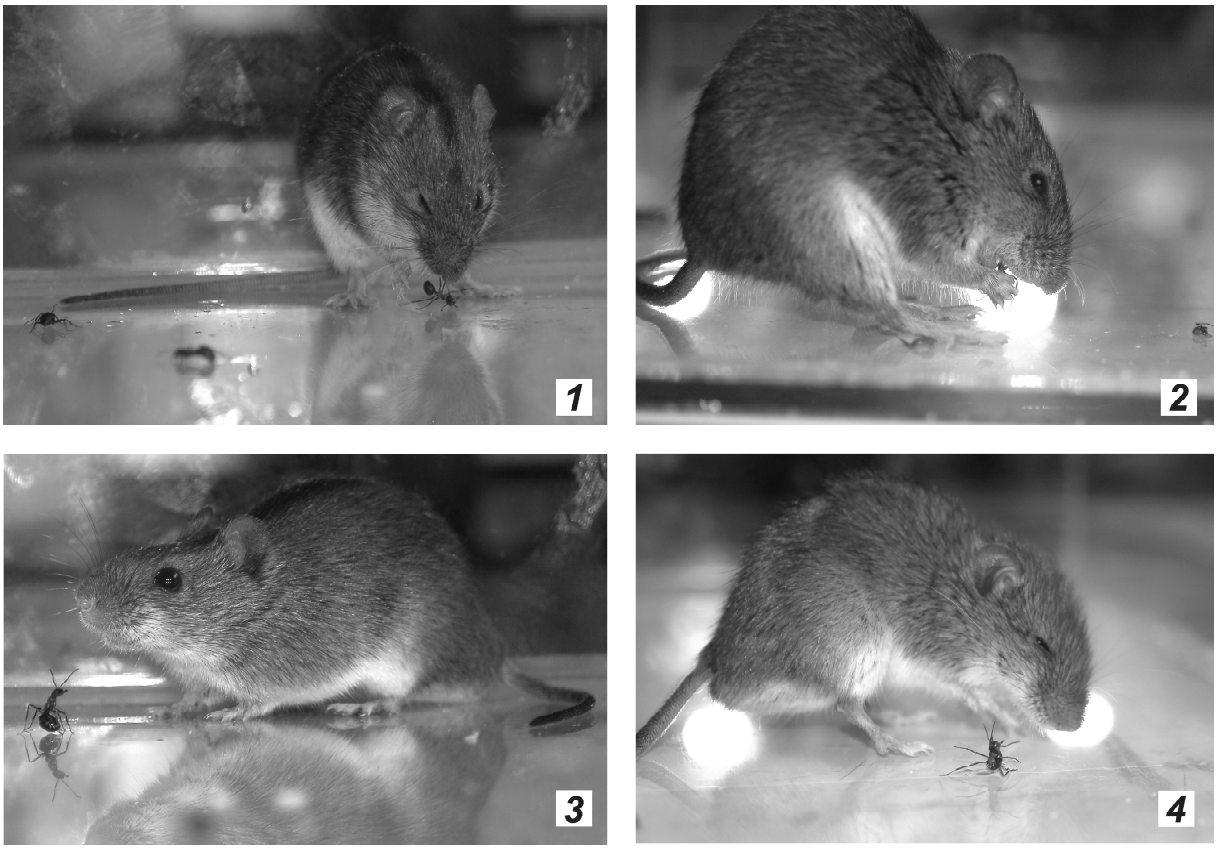

Рис. 1–4. Взаимодействие мыши и муравья: 1 — мышь атакует муравья, 2 — мышь поедает муравья, 3 — муравей в агрессивной позе, 4 — муравей брызгает кислотой на мышь. Фото Ю.Н. Данилова.

Figs 1–4. Interactions between mouse and ant: 1 — a mouse attacks an ant, 2 — mouse eating an ant, 3 — an ant standing in aggressive posture, 4 — an ant splashes with formic acid towards a mouse. Photo by Yu.N. Danilov.

Таблица 1. Количество убитых муравьёв в минуту в трёх последовательных сериях тестов для каждой мыши

Table 1. The number of killed ants per minute in three consecutive series of tests for each mouse

№	I серия	II серия	III серия
1	0,6	0,5	0,4
2	0	0	0
3	0,3	0,5	0,1
4	0,3	0,5	0,5
5	0,1	0,1	0,1
6	0,5	0,6	0,5
7	0,4	0	0,7
8	0	0	0,1
9	0,6	0,4	0,2
10	0,1	0,3	0,4
11	0,3	0,2	0,2
12	0,3	0,2	0,1
13	0,5	0,6	0,6
Среднее значение	0,36±0,17	0,39±0,18	0,33±0,22

Между сериями различия не достоверны (p> 0,05, Wilcoxon).

There are no significantly differences between the series (p>0.05, Wilcoxon)

грызунов вызывает у них реакции ауто-груминга. Продолжительность ауто-груминга в латентный период составляет 0,12±0,13 мин. (n=33), а после первых атак, то есть, в пост-латентный период, этот показатель достоверно увеличивается до 0,18±0,13 мин. (p<0,01, Wilcoxon). Следует отметить, что грызуны чаще всего совершают атаки на муравьёв первыми, то есть, их поведение по отношению к насекомым расценивается не как защитное (переходящее в пищевое), а как целенаправленная охота.

Приведённые выше усреднённые показатели охотничьей активности грызунов по отношению к муравьям характеризуются большим разбросом. Это объясняется, прежде всего, разнородностью выборки, в которой существенно различаются значения для самцов и самок. Охотничья активность по отношению к муравьям оказалась достоверно выше у самцов. При этом различия в пользу самцов наблюдались при сопоставлении показателей, имеющих непосредственное отношение к активной охоте. Самцы в течение одного сеанса взаимодействия поедали до 7 муравьёв, а самки не более 5. Результативность охотничьей деятельности составляет у самцов, в среднем, 13,54±8,04 % (n=23), а у самок 6,62±3,02 % (n=10) (p<0,01, Mann-Whitney). Частота повреждающих атак в минуту (что практически соответствует числу убитых муравьёв) для самцов (n=24) составляет 0,39±0,18. У самок (n=15) этот показатель составляет 0,13±0,12, что достоверно ниже (p<0,001, Mann-Whitney). Стоит отметить, что среднее количество опознавательных контактов с муравьями у самок выше, чем у самцов: 3,08±0,73 в минуту и 2,44±0,79 в минуту, соответственно (p<0,05, Mann-Whitney) (рис. 5). Продолжительность латентного периода у самцов достоверно меньше, чем у самок (1,94±1,71 мин. и 4,19±2,72 мин.; p<0,05, Mann-Whitney).

Сравнение поведения наивных и диких полевых мышей не выявило достоверных отличий по основным параметрам их взаимодействия с муравьями. Эти данные носят предварительный характер, ввиду малых выборок. Важно отметить, что активное, и по всем параметрам сходное, охотничье поведение по отношению к муравьям проявляли как мыши, родившиеся в лаборатории, так и пойманные на территории муравьёв.

Обсуждение

Результаты лабораторных экспериментов позволяют достаточно обоснованно предположить, что полевые мыши могут эффективно охотиться на рыжих лесных муравьёв. Количество убиваемых и тут же поедаемых насекомых и сноровка охоты на них дают основания рассматривать муравьёв как возможную массовую добычу полевых мышей.

Полученные данные, особенно для самцов полевых мышей, соответствуют высоким показателям эффективности охоты, отмеченным для различных специализированных хищников — от жуков-плавунцов до хорьков и гепардов [Резникова, 2000]. Примечательно, что в трёх последовательных сериях тестов для каждой особи число повреждающих атак в единицу времени оставались сходными, а продолжительность латентного времени, предшествующего активной охоте — практически постоянной. Это означает, что мыши не изменяли своих основных охотничьих показателей с приобретаемым опытом. Важно, что наивные (выращенные в лаборатории) зверьки проявляли охотничье поведение с первых же встреч с муравьями, демонстрировали полностью все его детали, и эффективно ловили и поедали насекомых. Всё это даёт основания предположить, что грызуны данного вида обладают врождённым стереотипом охотничьего поведения по отношению к насекомым, в частности, рыжим лесным муравьям.

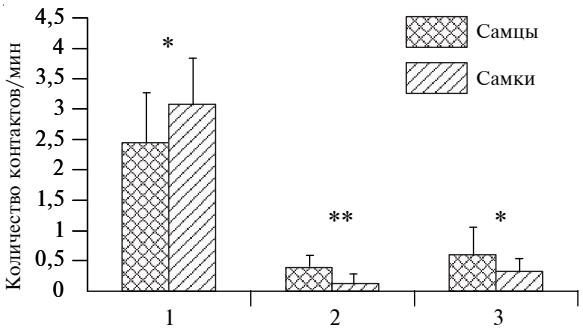

Рис. 5. Среднее количество «опознавательных контактов» (1), «повреждающих» (2) и «безрезультатных атак» (3) при взаимодействии самок и самцов *Apodemus agrarius* с муравьями *Formica polyctena*. Различия достоверны * — p<0,05; ** — p<0,001.

Fig. 5. The average number of «identifying contacts» (1) «damaging» (2) and «unsuccessful» (3) attacks during interaction of males and females *Apodemus agrarius* with ants *Formica polyctena*. Significantly differences * — p<0,05; ** — p<0,001.

Интересно отметить индивидуальную изменчивость исследованных грызунов в проявлении охотничьего поведения, которая, видимо, отражает внутрипопуляционную изменчивость. При исследовании охотничьего поведения муравьёв рода *Myrmica* по отношению к подвижной добыче также обнаружились «охотники-специалисты» и «равнодушные» [Резникова, Пантелеева, 2003]. Можно полагать, что существенная изменчивость характерна для факультативного охотничьего поведения. На фоне общей изменчивости по наличию/отсутствию охотничьего поведения полевых мышей по отношению к муравьям, были установлены достоверные различия в охотничьей активности самцов и самок. Среди самцов «равнодушных» по отношению к муравьям не было, а все показатели, связанные с охотничьим поведением у них были достоверно выше, чем у самок. Это может отражать не только большую подвижность и предприимчивость самцов грызунов по сравнению с самками, но и большую их потребность в определённых веществах, в частности, микроэлементах, содержащихся в этой добыче. Так, Н.В. Башениной [1977] было высказано предположение о связи между склонностью грызунов к поеданию рыжих лесных муравьёв с большим числом (17) микроэлементов в их химическом составе, и особенно с высоким содержанием марганца.

Насколько известно, экспериментальные исследования впервые продемонстрировали процесс активной охоты мышевидных грызунов на рыжих лесных муравьёв. До сих пор взаимодействие муравьёв с позвоночными животными, постоянно обитающими на их территории, практически не изучалось. Ресурсная конкуренция между муравьями и грызунами исследована только для пустынных зерноядных видов [Brown, Davidson, 1977; Valone et al., 1994]. Остатки насекомых, в том числе и муравьёв, в желудках грызунов отмечали многие исследователи. Так, конечности муравьёв и прямокрылых были обнаружены в желудках лесных мышей *Apodemus sylvaticus* L. [Khammes, Aulagnie, 2007]. Муравьи и их куколки наряду с другими беспозвоночными отмечались в рационе как грызунов, обитающих в степях и пустынях — крапчатого и малого суслика, серого хомячка [Башенина, 1977; Громов, Ербаева, 1995], так и лесных видов — белок, мышовок [Наумов, Кузякин, 1971; Руковский, 1988]. Однако до сих пор неизвестен даже характер межвидового взаимодействия между рыжими лесными муравьями и грызунами, обитающими на их территории, не говоря уже об экологических и этологических механизмах этих отношений. Результаты экспериментов позволяют полагать, что существенный аспект этих отношений составляет хищничество, и муравьи могут выступать в роли массовой добычи. Следующим шагом исследований будет экспериментальное изучение межвидовых отношений рыжих лесных муравьёв и грызунов в естественных условиях.

Благодарности

Авторы благодарны Ю.Н. Данилову за фотографии экспериментов. Работа поддержана грантами РФФИ (08-04-00489-а), Президиума РАН по программе «Биоразнообразие» (грант 26.6), ЭП РФФИ и ЭП СО РАН, Лаврентьевским грантом для молодых учёных (2010–2011).

Литература

Башенина Н.В. 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М: Наука. 354 с.

Быкова И.В., Яковлев И.К., Дорошева Е.А., Выгоняйлова О.Б. 2009. Предварительные данные о влиянии рыжих лесных муравьёв на численность и пространственное распределение мелких грызунов // Муравьи и защита леса: Материалы XIII всероссийского мирмекологического симпозиума. Нижний Новгород. С.49–50.

Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные и грызуны). СПб.: ЗИН РАН. 522 с.

Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006а. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьёв и жужелиц // Журнал общей биологии. Т.67. Вып.3. С.190–206.

Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006б. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьёв и жужелиц // Зоологический журнал. Т.85. No.2. С.183"192.

Кулюкина Н.М. 1998. Видовые различия трофических потребностей грызунов // Соколов В.Е., Рожнов В.В., Сербенюк М.А. (ред.): Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. М: ИПЭЭ РАН. 256 с.

Наумов С.П., Кузякин А.П. (ред.) 1971. Жизнь животных. Т.6. М: Просвещение. 628 с.

Резникова Ж.И. 2000. Между драконом и яростью. Гипотезы и теории, хищники и жертвы. М.: Научный мир. 206 с.

Резникова Ж.И. 2001. Популяции и виды на весах войны и мира. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. М.: Логос. 270 с.

Резникова Ж.И., Дорошева Е.А. 2000. Влияние рыжих лесных муравьёв на поведение жужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // Доклады Академии Наук. Т.375. No.4. С.571"573.

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьёв // Успехи современной биологии. Т.123. No.3. С.234–242.

Руковский Н.Н. 1988. По следам лесных зверей. М: Агропромиздат. 175 с.

Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е. 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьёв и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.313–322.

Суворов А.А. 1987. Влияние муравьёв *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на распределение подстилочных беспозвоночных // Зоологический журнал. Т.66. No.10. С.1516–1522

Brown J.H., Davidson D.W. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems // Science. New Series. Vol.196. No.4292. P.880–882.

Gridina T.I. 1990. Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the Distribution of Predatory Arthropods in Forest Ecosystems // Memorabilia Zoologica. Bulletin of the Polish Academy of Sciences. Vol.44. P.21–36.

Khammes N., Aulagnier S. 2007. Diet of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria) // Folia Zoologica. Vol.56. No.3. P.243–252.

Valone T.J., Brown J.H., Heske E.J .1994. Interactions between rodents and ants in the Chihuahuan Desert: an update // Ecology. Vol.75. P.252–255.

Поступила в редакцию 26.05.2010