

Влияние рыжих лесных муравьёв на гнездование и питание птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764

The influence of red wood ants on the nesting and feeding of fledglings of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764

А.А. Маслов*, И.К. Яковлев*, Ж.И. Резникова*, **

A.A. Maslov*, I.K. Iakovlev*, Zh.I. Reznikova*, **

* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: a.maslov.nsc@gmail.com, ivaniakovlev@gmail.com.

* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

** Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: zhanna@reznikova.net.

** Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: *Ficedula hypoleuca*, *Formica aquilonia*, стабильные изотопы, межвидовые отношения.

Key words: *Ficedula hypoleuca*, *Formica aquilonia*, stable isotopes, interspecific relations.

Резюме. Исследовано влияние северного лесного муравья *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 на сроки гнездования мухоловок-пеструшек *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764 и особенности их питания с помощью анализа стабильных изотопов углерода и азота. Населённый муравьями участок леса оказался более привлекательным для гнездования и выведения птенцов, чем контрольный участок со сходной растительностью, но без муравьёв. Перья птенцов из гнёзд, расположенных на территории муравьёв, отличались более низким содержанием ^{15}N по сравнению с птенцами с контрольного участка. Это указывает на меньший вклад двукрылых насекомых и хищных беспозвоночных (с более высоким содержанием ^{15}N) в добычу птиц, гнездящихся на территории муравьёв, и на возможное включение в их рацион муравьёв (с менее высоким содержанием ^{15}N). Можно полагать, что привлекательность участка с муравьями для гнездования мухоловки-пеструшки связана с обилием и доступностью муравьёв как источника пищи.

Abstract. The influence of northern wood ant *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 on periods of nesting and peculiarities of the diet of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764 has been studied applying the stable isotope analysis. The territory inhabited by red wood ants appeared to be more attractive for pied flycatchers while nesting and chick hatching than the control territory with similar vegetation, but lacking ants. Feathers of chicks from the nests situated on the ant territory contained less ^{15}N in comparison with chicks from the control territory. This indicates less contribution of dipterans and predatory arthropods (with higher content of ^{15}N) to the diet of pied flycatchers inhabiting the ant territory and possibly the presence of ants (with less content of ^{15}N) in the birds' diet. We suggest that the ant territories are more attractive for nesting of pied flycatchers because of abundance and availability of ants as a food source.

Введение

В лесных сообществах умеренных широт рыжие лесные муравьи группы *Formica rufa* принадлежат к «видам-инженерам», преобразующим среду обитания для многих видов животных и растений [Jones et al., 1994; Reznikova, Dorosheva, 2004]. Муравьи этой группы доминируют в многовидовых сообществах муравьёв; комплексы муравейников могут занимать сотни гектаров, биомасса достигать 10 кг на 1 га [Dlussky, 1967; Zakharov, 1980; Konoplyova, 2010]. Муравейники представляют собой особую среду обитания как для растений [Bugrova, Pshenitsyna, 2003, 2009; Zryanin et al., 2004], так и для беспозвоночных [Sleptsova, Reznikova, 2006]. Виды этой группы действуют во всех ярусах лесного биоценоза — от подстилки до крон деревьев — и активны круглогодично в течение всего вегетационного сезона. Они связаны с различными группами беспозвоночных отношениями мутуализма [Novgorodova, Reznikova, 1996; Novgorodova, 2008], интерференционной конкуренции [Reznikova, Dorosheva, 2004, 2013] и хищничества [Dlussky, 1967; Wardle et al., 2011]. Семья муравьёв собирает за сезон в среднем 6 млн. беспозвоночных в качестве добычи [Skinner, 1987].

По отношению к позвоночным животным муравьи исследованы, главным образом, как их потенциальная добыча. Муравьи являются кормом для многих видов дятлов [Strokov, 1966] и важным компонентом питания бурого медведя [Loskutov, Radchenko, 1991]. Недавно было выяснено, что отношения рыжих лесных муравьёв с мышевидными грызунами включают отношения конкуренции, синойки и хищничества [Vygoniyailova, 2013; Panteleeva et al., 2013, 2016].

Взаимодействие птиц и муравьёв в лесах умеренной зоны детально изучено на примере одного из массовых видов птиц — большой синицы. Деятельность этих активных хищных насекомых приводит к сокращению общей с синицами пищевой базы и снижает фуражировочную активность этих птиц на деревьях, посещаемых муравьями [Naemig, 1994]. Отношения рыжих лесных муравьёв с таким массовым и эвритопным видом как мухоловка-пеструшка изучены слабо, а имеющиеся данные противоречивы. С помощью учётов в искусственных гнёздах и соответствующих наблюдений было показано, что беспокойство и атаки со стороны рыжих лесных муравьёв заставляют птиц (мухоловок-пеструшек, а также несколько видов синиц) выбирать для гнездования деревья, где этих насекомых нет [Naemig, 1999]. Экспериментально показано, что мухоловки-пеструшки, в отличие от других видов птиц, предпочитали посещать ветки деревьев с муравьями, чем без них, получая от этого некие (пока невыясненные) преимущества. В этих экспериментах мухоловки охотились только на летающих насекомых, а ветки использовали лишь как присады в процессе охоты [Naemig, 1992].

Сведения о фуражировочной активности мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764 до сих пор противоречивы. Название этих птиц, по крайней мере в русском и английском языках, обманчиво: они могут добывать пищу не только в воздухе, но и на поверхности земли (до 65 %) и в кронах деревьев (до 40 %) [Lundberg, Alatalo, 1992]. Муравьи могут составлять около половины рациона взрослых мухоловок, около четверти приходится на жуков, и только оставшаяся четверть содержимого желудков может быть определена как добыча, которую можно было поймать в воздухе. Как отмечают авторы, мухоловку-пеструшку стоило бы назвать не flycatcher (мухоловка), а ant-eater («муравьедка») [Silverin, Andersson, 1984]. Птенцов мухоловки выкармливают более мягкой пищей — гусеницами, пауками и другими беспозвоночными [Lundberg, Alatalo, 1992], хотя упоминается использование рыжих лесных муравьёв и для выкармливания птенцов [Zakharov, 2015].

Таким образом, трофические и пространственные отношения таких массовых и биоценотически значимых видов, как рыжие лесные муравьи и мухоловки-пеструшки остаются во многом неизвестными. Мы впервые применили к исследованию взаимодействия этих видов сочетание классических методов исследования территориального распределения мухоловок и роста птенцов с анализом диеты птенцов по изотопному составу их перьев (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $\delta^{13}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ или $\delta^{15}\text{N}$). Изотопная подпись животного отражает диету и позволяет оценить основные источники пищи ($\delta^{13}\text{C}$) и трофический уровень животного ($\delta^{15}\text{N}$) [Tiunov, 2007]. К преимуществам данного метода изучения питания птиц перед традиционными методами (содержимое желудков, «лигатуры», фоторегистрация) можно отне-

сти ненасильственный характер воздействия на птенцов и получение информации не о сиюминутной добыче, а об интегрированной во времени диете. Полученные данные позволили сформулировать гипотезу о роли муравьёв в выборе участков гнездования мухоловками-пеструшками.

Материалы и методы

Характеристика объектов исследования. Северный лесной муравей *Formica aquilonia* Yagow, 1955 относится к рыжим лесным муравьям группы *Formica rufa*. В хвойных и смешанных лесах Сибири широко распространён. По сравнению с другими представителями группы *F. rufa* этот вид более холодолюбив, встречается в более тенистых и влажных лесах [Dlussky, 1967]. Численность семей составляет 10^5 – 10^6 особей [Zakharov, 2015]. Популяции данного вида занимают территорию от 50 до 100 км в диаметре, характеризуются однородностью фенотипического состава и наличием комплексов с высокой плотностью гнёзд (до 15–17 гнёзд/га). *F. aquilonia*, как правило, образует большие колонии, одиночные гнёзда обнаружены только на северной границе ареала [Zakharov, 2015].

Мухоловка-пеструшка обитает в сосновых, смешанных и лиственных лесах, также в лесополосах и скверах. Весной появляется в период распускания листвы на деревьях или несколько раньше. Гнездится в дуплах деревьев, полостях строений, охотно заселяет искусственные гнездовья. Максимальная гнездовая плотность (21 пара на гектар) зарегистрирована при развеске тридцати искусственных гнездовий на участке прямоугольной формы на расстоянии 12,5 метров друг от друга [Lundberg, Alatalo, 1992]. Кладка (3–11, чаще 6–8 яиц) производится в начале мая – июне. Время насиживания кладки у мухоловки-пеструшки составляет 12–13 дней. Оба родителя выкармливают птенцов, которые оперяются в июне – июле и покидают гнездо в возрасте 13–18, обычно 15–16 дней [Ryabitsev, 2008].

Место проведения исследований. Исследования проводились в 2012–2014 гг. на территории Приобской лесостепной провинции в 30 км от г. Новосибирска в смешанном лесу с преобладанием берёзы, сосны и осины. На территории крупного поселения *Formica aquilonia* Yagow, 1955 был выделен экспериментальный участок (1,1 га; около 17 гнёзд/га) с высокой динамической плотностью муравьёв — 60 ± 29 экз./10дм²/мин [Vygonuyailova, 2013]. Контрольный участок (0,7 га) со сходной древесно-кустарниковой растительностью был выбран в зоне свободной от рыжих лесных муравьёв на расстоянии 1 км от границы поселения *F. aquilonia*. На этих участках проводили сезонные наблюдения за гнездованием и развитием птенцов мухоловок-пеструшек в дуплянках. Известно, что мухоловки-пеструшки в первую очередь заселяют более благоприятные участки [Lundberg, Alatalo, 1992], поэтому о привле-

кательности участков можно судить по срокам гнездования.

Сроки гнездования мухоловок-пеструшек. На экспериментальном и контрольном участках в апреле 2012 г. стационарно развесили соответственно 15 и 9 дуплянок (140x140x250 мм, диаметр летка 32 мм). Дуплянки размещали на высоте 3–7 метров. На экспериментальном участке дуплянки развесили на деревьях, посещаемых муравьями, располагая их линиями, на расстоянии около 30 м одна от другой; расстояние между соседними линиями около 50 м. В течение каждого сезона каждую дуплянку проверяли 1–2 раза в неделю для отбора проб перьев на изотопный анализ. Однократно за сезон до вылета птенцов проводился учёт всех заселённых дуплянок на обоих участках (14 июня 2012 г., 21 июня 2013 г. и 20 июня 2014 г.). В ходе учёта фиксировалась стадия развития выводка: «кладка» или «птенцы». Время заселения дуплянок на участках сравнивали, оценивая доли выводков на стадии «птенцы». На участке с большей долей выводков на стадии «птенцы» выклев начался раньше и такой участок считали заселённым раньше участка с низкой долей выводков на стадии «птенцы».

Различия в диете птенцов на экспериментальном и контрольном участках. Для изучения различий в питании птенцов мухоловок, обитающих на территории, контролируемых и не контролируемых муравьями, данные изотопного состава (соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) перьев птенцов сопоставляли с изотопным составом муравьёв и потенциальных объектов добычи. Проанализированы образцы первостепенных маховых перьев птенцов мухоловки-пеструшки в возрасте 10–15 дней. Каждый образец соответствует перу одного птенца; в гнезде собирали по одному перу у 2–5 птенцов выводка. Сборы проведены из 8 дуплянок на опытном участке ($n = 27$ образцов) и 3 дуплянок на контрольном участке ($n = 12$ образцов) в 2012 г., из 2 ($n = 7$) и 2 ($n = 9$) дуплянок в 2013 г., 10 ($n = 23$) и 2 ($n = 13$) дуплянок в 2014 г., соответственно. В качестве потенциальных объектов добычи мухоловок-пеструшек рассмотрены беспозвоночные животные, собранные в 2012–2013 гг. на экспериментальном участке: рыжие лесные муравьи *F. aquilonia* (по 4–5 особей из 11 семей; $n = 51$ образец), двукрылые насекомые (имаго и личинки мух и комаров; $n = 16$), хищные артроподы (пауки, жуки, хищные многоножки; $n = 25$), насекомые-фитофаги (гусеницы пядениц, клопы, тли; $n = 33$).

Подготовка образцов включала отмывку перьев в смеси метанола и хлороформа (2:1), сушку при 38 °C в течение нескольких суток, взвешивание (300–700 мкг). Для птиц бралась концевая часть махового пера, муравьи анализировались без брюшного отдела, другие беспозвоночные анализировались целиком. Анализ проводился на изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V Advantage в ЦКП «Геохронология кайнозоя» ИАЭТ СО РАН. Изотоп-

ный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного эталона (атмосферного N и vPDB), δ (‰): $\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}} / R_{\text{эталон}}) - 1] \times 1000$, где X — это элемент (азот или углерод), R — молярное соотношение тяжелого и лёгкого изотопов элемента. Аналитическая погрешность определения изотопного состава не превышала $\pm 0,2$ ‰.

Корректировку данных изотопного состава образцов из разных участков проводили на основе значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ листового опада берёзы повислой (по 5 образцов из 5 выбранных случайно площадок на каждом участке, $n=51$) как доминирующего древесного растения, являющегося основанием пищевых цепей сообществ. Значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ опада между участками существенно различались (t-критерий Стьюдента: $\delta^{15}\text{N}$, $t(48) = -6,77$, $p < 0,0001$; $\delta^{13}\text{C}$, $t(48) = 1,751$, $p = 0,086$). Средние значения для опада составили $\delta^{15}\text{N} -0,8$ ‰ и $\delta^{13}\text{C} -29,5$ ‰. Величины корректировки $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ составили соответственно 0,256 и $-0,175$ ‰ для образцов из контрольного участка, и $-0,267$ и 0,183 ‰ — для образцов из экспериментального участка.

Проверку соответствия выборок нормальному закону распределения проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Сравнение различных показателей между участками проводили с помощью критерия Манна-Уитни. Медиану (Me) с 25 и 75 % перцентиллями использовали как меру центральной тенденции и разброса (Me [25; 75]). Доли дуплянок, заселённых на экспериментальном и контрольном участках, сравнивали с помощью точного теста Фишера.

Результаты

Сроки гнездования мухоловок-пеструшек. Дуплянки на экспериментальном и контрольном участке оказались заселёнными исключительно мухоловкой-пеструшкой. Сравнение привлекательности для гнездования мухоловки-пеструшки участков леса на территории поселения рыжих лесных муравьёв и вне его показало, что в 2012 году было заселено 8 и 5, в 2013 — 14 и 8, в 2014 — 10 и 6 из 15 дуплянок на экспериментальном и 9 дуплянок на контрольном участке, соответственно. Значимых различий в доле дуплянок, заселённых на экспериментальном и контрольном участках, не обнаружено (точный тест Фишера, $p > 0,05$).

По результатам однократных учётов 2012–2014 гг. на экспериментальном участке обнаружилось значимо больше выводков на стадии «птенцы» по сравнению с контрольным участком (рис. 1), что означает более раннее начало выклева птенцов на экспериментальном участке по сравнению с контрольным. Соответственно, мухоловки-пеструшки заселяли экспериментальный участок раньше контрольного.

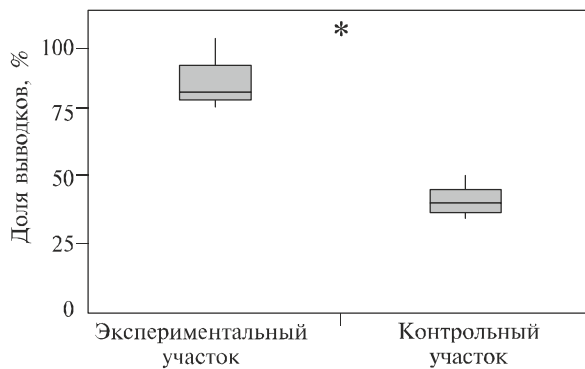


Рис. 1. Доля дуплянок, находящихся на стадии «птенцы» после начала выклева, на экспериментальном и контрольном участках в 2012–2014 гг. На диаграмме обозначены медианы (горизонтальные линии), 25 % и 75 % перцентили (границы прямоугольников), минимальные и максимальные значения (вертикальные линии). Значимые различия обозначены звездочкой (критерий Манна-Уитни, $p < 0,05$).

Fig. 1. Percentage of artificial nests found at the «fledglings» stage after starting of hatching on the experimental and the control plots in 2012–2014. The box plot includes medians (horizontal lines), 25th and 75th percentiles (the upper and lower boundaries of the rectangles) and extreme values (whiskers). Significant differences are indicated by asterisk (Mann-Whitney test, $p < 0.05$).

Диета птенцов по данным изотопного анализа. Установлено, что $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ перьев птенцов имеют значения $-23,9$ [$-24,3$; $-23,2$] и $7,0$ [$6,0$; $7,4$] ‰, соответственно (рис. 2). Наиболее сходные с птенцами значения $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у рыжих лесных муравьёв ($-24,5$ ‰), тогда как двукрылые насекомые ($-26,6$ ‰) и хищные артроподы ($-26,7$ ‰) имели на 2–3 ‰ более низкие значения. Наиболее удалены от птенцов по содержанию ^{13}C оказались насекомые-фитофаги ($-29,5$ ‰). Беспозвоночные животные различались по величине $\delta^{15}\text{N}$: с низкими значениями у насекомых-фитофагов (1,8 ‰) и более высокими у рыжих лесных муравьёв (4,1 ‰), хищных артропод (4,6 ‰) и двукрылых насекомых (5,6 ‰).

В 2012 и 2013 гг. по величине $\delta^{15}\text{N}$ птенцы с контрольного участка существенно превосходили птенцов с экспериментального участка на 2,1 ‰ и 1,2 ‰, соответственно (критерий Манна-Уитни: 2012 г. — $U = 20$, $p < 0,0001$; 2013 г. — $U = 6$, $p = 0,005$) при сходных значениях $\delta^{13}\text{C}$ между участками (2012 г. — $U = 117$, $p = 0,178$; 2013 г. — $U = 25$, $p = 0,536$). В 2014 г. различия между участками по содержанию $\delta^{15}\text{N}$ в перьях птенцов оказались несущественными (критерий Манна-Уитни, $U = 133$, $p = 0,60$), тогда как значение $\delta^{13}\text{C}$ птенцов из опытного участка оказалось на 0,9 ‰ более высоким по сравнению с таковым птенцов из контрольного участка (критерий Манна-Уитни, $U = 42$, $p < 0,0001$). Объединение данных за три года подтверждает существенно более низкое содержание ^{15}N в перьях птенцов, обитающих на территории, занятой муравьями, по сравнению с таковым у

птенцов из контрольного участка (6,5 [5,7; 7,1] и 7,3 [7,0; 8,3] ‰, соответственно; критерий Манна-Уитни, $U = 362$, $p < 0,0001$). По данным за 2012–2014 гг. содержание ^{13}C в перьях птенцов с опытного и контрольного участков значимо не различалось ($-23,7$ [$-24,4$; $-23,2$] и $-24,0$ [$-24,2$; $-23,1$] ‰, соответственно; критерий Манна-Уитни, $U = 965$, $p = 0,97$).

Обсуждение и заключение

Поскольку сроки развития птенцов мухоловки-пеструшки строго фиксированы [Ryabitshev, 2008], наблюдаемые различия в сроках развития птенцов на контрольном и экспериментальном участках в 2012–2014 гг. говорят о более ранних сроках заселения и, соответственно, об устойчивом в эти годы предпочтении мухоловки-пеструшки территории муравьёв для гнездования. Можно полагать, что в начале весны, когда насекомых очень мало, массовой добычей взрослых мухоловок-пеструшек могут стать муравьи-теплоносцы, в массе появляющиеся на поверхности муравейников [Kadochov, Frouz, 2013]. Это может быть причиной привлекательности территории рыжих лесных муравьёв для гнездования птиц и приводить к более раннему заселению ими территории.

Стоит отметить, что птиц может привлекать к муравьям возможность защиты от эктопаразитов. Это описано для больших синиц, в гнёздах которых иногда присутствуют муравьи рода *Crematogaster* [Lambrechts et al., 2008]. Однако за всё время нашего исследования муравьи крайне редко встречались в дуплянках.

Населяя территорию крупного поселения *F. aquilonia*, мухоловки могут испытывать и негативное влияние этих хищных и агрессивных насекомых. Известно, что рыжие лесные муравьи снижают количество доступных пищевых ресурсов и фуражировочную активность большой синицы [Haemig, 1996] и обыкновенной пищухи [Aho et al., 1997], что приводит у синиц к избеганию посещаемых муравьями деревьев [Haemig, 1996], а у пищух — к более позднему заселению участков, занятых муравьями, и снижению у птиц гнездового успеха [Aho et al., 1999].

Находясь на территории крупного поселения муравьёв, мухоловки могут вступать с ними в прямые и косвенные трофические взаимодействия. По данным разных авторов, у мухоловки-пеструшки может преобладать то один, то другой способ фуражировки: охота на земле [von Naartman, 1954], в кронах [Alatalo, Alatalo, 1979] или в воздухе [Bibby, Green, 1980]. Состав беспозвоночных, которых взрослые птицы приносят птенцам, также разнообразен. Так, доля *Arachnida* может составлять от 1,6 % [Lifjeld, Slagsvold, 1988] до 24,2 % [Bösending, 1964] от всей добычи, а доля *Hymenoptera* варьирует от 4,8 [Bösending, 1964] до 38,6 % [Meidell, 1961]. Муравьи

могут входить в состав диеты как взрослых птиц (обнаружены в более чем 90 % желудков), так и птенцов (в 70 % желудков) [Silverin, Andersson, 1984]. Наличие потенциальной массовой добычи, которой также можно выкармливать птенцов, может быть важным фактором, определяющим привлекательность территории поселения муравьёв для гнездования мухоловок-пеструшек. Возможный вклад этого фактора мы оценили с помощью изучения изотопного состава азота и углерода животных.

Известно, что в трофических цепях происходит накопление ^{15}N и в меньшей степени ^{13}C , что выражается в более высоком содержании тяжёлых изотопов в тканях животного относительно пищи [Тупов, 2007]. Для перьев птиц величины трофического обогащения (разница между изотопной подписью потребителя и пищи) в среднем составляют по ^{13}C 2,2 ‰ и по ^{15}N 3,8 ‰ [Caut et al., 2009]. Согласно этой оценке, основу питания мухоловок-пеструшек составляет добыча с приблизительными значениями около $\delta^{13}\text{C}$ -26 ‰ и $\delta^{15}\text{N}$ 3 ‰. Эти значения укладываются в интерквартильный размах изотопных подписей двукрылых насекомых и хищных беспозвоночных, отличаясь от них более низкой трофической позицией согласно содержанию ^{15}N (рис. 2). По-видимому, это отражает общие для обоих участков и характерные для данного типа смешанного леса наиболее распространённые группы добычи, собираемой мухо-

ловками-пеструшками преимущественно в воздухе (мухи и комары) и с поверхности земли (хищные беспозвоночные). По сравнению с этими группами потенциальной добычи вклад насекомых-фитофагов в питание птенцов мухоловки на обоих участках представляется нам незначительным.

Обнаруженные различия в изотопной подписи азота птенцов между участками со сходной растительностью на территории поселения муравьёв *F. aquilonia* (эксперимент) и вне его (контроль) могут отражать различия в питании птиц. Перья птенцов экспериментального участка имели на 0,8 ‰ более низкое значение $\delta^{15}\text{N}$, чем перья птенцов из контрольного участка. Это может быть следствием двух причин. Во-первых, в рационе птиц из экспериментального участка по сравнению с птицами из контрольного участка в меньшей степени могли быть представлены беспозвоночные с высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$, такие как двукрылые насекомые и хищные артроподы. На это указывает то, что для рыжих лесных муравьёв характерно включение в состав добычи личинок и имаго двукрылых и жесткокрылых насекомых и пауков [Rosengren, Sundström, 1991; Domisch et al., 2009], а также известный феномен вытеснения с территории, занятой муравьями, пауков и журилиц [Cherix, Bourne, 1980; Hawes et al., 2002; Reznikova, Dorosheva, 2004]. Можно предположить, что более низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ у птенцов свя-

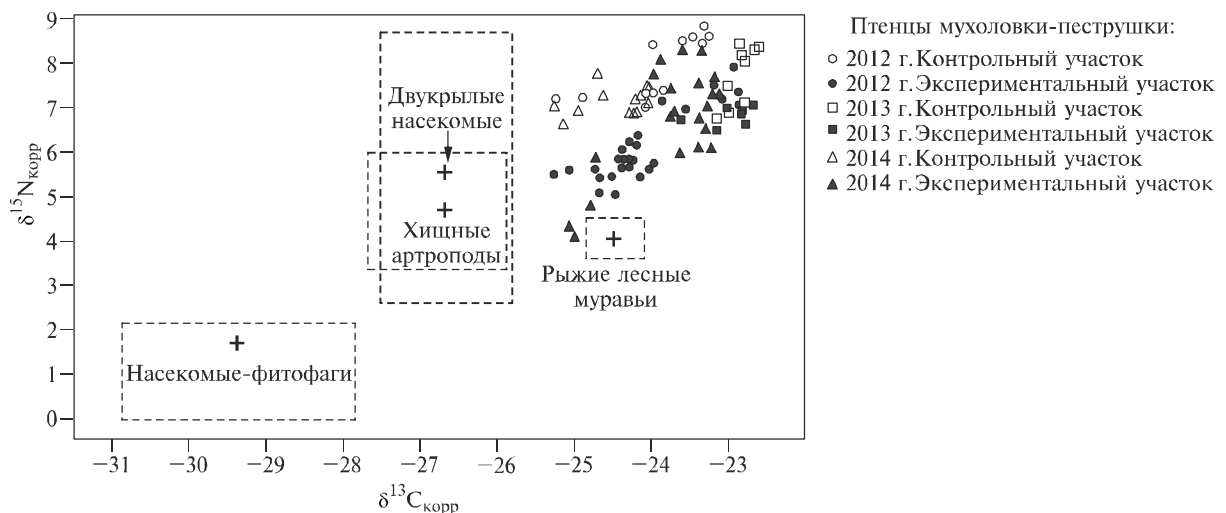


Рис. 2. Изотопный состав углерода и азота перьев птенцов мухоловки-пеструшки контрольного и экспериментального участков (в 2012–2014 гг.), и беспозвоночных животных: рыжих лесных муравьёв *F. aquilonia*, двукрылых насекомых, хищных артропод и насекомых-фитофагов. Для беспозвоночных животных пунктирными прямоугольниками изображены интерквартильные размахи (25–75 % перцентили) значений, прямыми крестами — соответствующие медианы. Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ скорректированы относительно листового опада.

Fig. 2. The isotope composition of carbon and nitrogen in feathers of fledglings of pied flycatchers on the experimental and control plots (in 2012–2014), and the same in invertebrates: red wood ants *F. aquilonia*, Dipterans, predatory arthropods and phytophagous insects. For invertebrates interquartile range (25th–75th percentiles) are indicated by dotted-line rectangles, and the corresponding medians are indicated by straight daggers. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are corrected relatively to leaf litter.

заны с меньшей доступностью этих групп насекомых на экспериментальном участке. Во-вторых, различия между птенцами двух участков по содержанию ^{15}N в перьях могут быть связаны с тем, что в рационе птиц с территории поселения муравьёв были больше представлены беспозвоночные с менее высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$, такие как муравьи (4,1 %) и фитофаги (1,7 %). Питание фитофагами приводило бы к снижению значений $\delta^{13}\text{C}$ у птиц, а питание муравьями — к его увеличению. Однако различия по величине $\delta^{13}\text{C}$ у птенцов обоих участков в среднем за все годы изучения оказалось не достоверным, что указывает на несущественный вклад питания фитофагами в наблюдаемый эффект. Более вероятным представляется включение мухоловками-пеструшками в добычу на экспериментальном участке рыжих лесных муравьёв. По-видимому, этим объясняется зарегистрированное в 2013 году более высокое значение $\delta^{13}\text{C}$ у птенцов на участке крупного поселения муравьёв.

В целом, выявленное нами тяготение мухоловки-пеструшки к территориям, заселённым рыжими лесными муравьями, может объясняться включением муравьёв в диету как взрослых птиц, так и птенцов. Это предположение подтверждается анализом стабильных изотопов в перьях птенцов. Для детального выявления трофических отношений между этими видами требуется экспериментальное исследование пищевых предпочтений и фуражировочного поведения птиц.

Благодарности

Авторы благодарны С.Н. Пантелеевой (ИСиЭЖ СО РАН) за помощь в работе и продуктивные обсуждения, рецензенту за ценные замечания и плодотворную дискуссию и В.С. Панову (ИАЭТ СО РАН) за проведение изотопного анализа. Исследование поддержано Российским научным фондом (грант № 14-14-00603).

Литература

- Aho T., Kuitunen M., Suhonen J., Jäntti A., Hakkarri T. 1997. Behavioural responses of Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, to competition with ants // *Animal Behaviour*. Vol.54. No.5. P.1283–1290.
- Aho T., Kuitunen M., Suhonen J., Jäntti A., Hakkarri T. 1999. Reproductive success of Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, lower in territories with wood ants // *Ecology*. Vol.80. No.3. P.998–1007.
- Alatalo R.V., Alatalo R.H. 1979. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland // *Oikos*. No.23 P.46–54.
- Bibby C.J., Green R.E. 1980. Foraging behaviour of migrant pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories // *Journal of Animal Ecology*. No.49. P.507–521.
- Bösending K. 1964. Vergleichende Feststellung zur Nestlingsnahrung von Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca* (Pall.)), Kohlmeise (*Parus major* L.) und Blaumeise (*Parus caeruleus* L.) in verschiedenen Waldbiotopen // *Beiträge zur Vogelkunde*. No.9. S.249–262.
- Bugrova N.M., Pshenitsyna L.B. 2003. [Transformation of the Grass Cover Pattern Around *Formica aquilonia* Anthills] // *Biology Bulletin Reviews*. Vol.123. No.3. P. 273–277. [In Russian].
- Bugrova N.M., Pshenitsyna L.B. 2009. Myrmecotopical transformation of grass stand structure on a plot of fragmented forest // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol.2. No.3. P.205–209.
- Caut S., Angulo E., Courchamp F. 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction // *Journal of Applied Ecology*. Vol.46. No.2. P.443–453.
- Cherix, D., Bourne, J.D. 1980. Field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropodes (spiders, harvestmen and ants) // *Revue suisse de Zoologie*. Vol.87. P.955–973.
- Dlussky G.M. 1967. [Ants of genus *Formica*]. Moscow: Nauka. 236 p. [In Russian].
- Domisch T., Finer L., Neuvonen S., Niemelä P., Risch A.C., Kilpeläinen J., Ohashi M., Jurgensen M.F. 2009. Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests // *Ecological Entomology*. Vol.34. P.369–377.
- Haemig P.D. 1992. Competition between ants and birds in a Swedish forest // *Oikos*. Vol.65. P.479–483.
- Haemig P.D. 1994. Effects of ants on foraging of birds in spruce trees // *Oecologia*. Vol.97. P.35–40.
- Haemig P.D. 1996. Interference from ants alters foraging ecology of great tits // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. Vol.38. No.1. P.25–29.
- Haemig P.D. 1999. Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest // *Ecology Letters*. Vol.2. P.178–184.
- Hawes C., Stewart A., Evans H. 2002. The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation // *Oecologia*. Vol.131. No.4. P.612–619.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. T.69. P.373–386.
- Kadochov S., Frouz J. 2013. Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group) // *F1000Research*. V.2.
- Konoplyova E.E. 2010. [Anthill structure and dynamics of northern wood ants *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) under different forest growth conditions] // *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo* No.2(2). P.407–412. [In Russian].
- Lambrechts M.M., Schatz B., Bourgault P. 2008. Interactions between ants and breeding *Paridae* in two distinct Corsican oak habitats // *Folia Zoologica*. Vol.57. No.3. P.264–268.
- Lifjeld J.T., Slagsvold T. 1988. Effects on energy costs on the optimal diet: an experiment with Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* feeding nestlings // *Ornis Scandinavica*. Vol.19. P.111–118.
- Loskutov A.V., Radchenko A.G. 1991. [Brown bear and ants] // *Bears in USSR*. Novosibirsk. P.114–119. [In Russian].
- Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. The Pied Flycatcher. London: Poiser. 280 p.
- Meidell O. 1961. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area // *Nytt Magazin for Zoologi*. Vol.10. P.5–47.
- Novgorodova T.A. 2008. [The specialization in ant working groups involved in trophobiosis with aphids] // *Zhurnal Obshchei Biologii*. Vol.69. No.4. P.293–302. [In Russian]
- Novgorodova T.A., Reznikova Zh.I. 1996. Ecological aspects of interaction between ants and aphids in the forest park zone of the Novosibirsk Scientific Center // *Siberian Journal of Ecology*. Nos 3–4. P.239–245.
- Panteleeva S., Reznikova Z., Vygoniyailova O. 2013. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first «count», then hunt // *Frontiers in Psychology*. Vol.4. P.53.
- Panteleeva S.N., Reznikova Zh.I., Sinkova O.B. 2016. [Spatio-ethological aspects of interactions between small mammals

- and wood ants] // Zhurnal Obshchei Biologii. Vol.77. No.5. P.329–341. [In Russian].
- Reznikova Zh., Dorosheva H. 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae) // Pedobiologia. Vol.48. No.1. P.15–21.
- Reznikova Zh., Dorosheva E. 2013. Catalog learning: Carabid beetles learn to manipulate with innate coherent behavioral patterns // Evolutionary Psychology. Vol.11. No.3. P.513–537.
- Rosengren R., Sundström L. 1991. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines. A ghost of a mutualism past // Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, Oxford. P.80–91.
- Ryabitshev V. K. 2008. [Birds of the Urals and Western Siberia: Handbook-Guide] Ekaterinburg, 634 p. [In Russian]
- 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. Vol.43. No.3. P.517–524.
- Skinner G.J. 1987. Ants of the British Isles // Shire Publications Ltd. No.21. 24 p.
- Sleptzova E.V., Reznikova Zh.I. 2006. Formation of Springtail (Collembola) Communities during Colonization of Ant-Hills // Entomological Review. Vol.86. No.4. P.373–382.
- Strokov V.V. 1966. [Myrmecophil vertebrates and their importance to the *Formica* ant colonies] // Zoologicheskii zhurnal. Vol.45. No.12. P.1835–1842. [In Russian].
- Tiunov A.V. 2007. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies // Biology Bulletin. Vol.34. No.4. P.395–407.
- Von Haartman L. 1954. Der trauerfliegenschnäpper. die nahrungs biologie // Acta Zoologica Fennica. Vol.3. P.1–96.
- Vygoniyailova O.B. 2013 [Ecological and ethological aspects of the interaction of rodents and red wood ants]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Novosibirsk: NSU. 23 p. [In Russian].
- Wardle D.A., Hyodo F., Bardgett R.D., Yeates G.W., Nilsson M.C. 2011. Long-term aboveground and belowground consequences of red wood ant exclusion in boreal forest // Ecology. Vol.92. No.3. P.645–656.
- Zakharov A.A. 1980. [Ants ecology] // Results of science and technology. Invertebrate Zoology. Vol.7. P.132–205. [In Russian].
- Zakharov A.A. 2015. [Ants of forest communities, their life and role in the forest]. M.: KMK Scientific Press. 404 p. [In Russian].
- Zryanin V.A., Novoselova N.A., Petrushova E.S. 2004. [An analysis of vegetative groups around red wood anthills (Hymenoptera, Formicidae)] // Povolzhskii ekologicheskii zhurnal. No.1. P.48–57. [In Russian].

Поступила в редакцию 23.7.2016