

РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780) НА ЛОВУШКИ С ЗАПАХОМ СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS* s.l.) (MAMMALIA: RODENTIA): ПОЛЕВОЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

И. А. Жигарев^{1,2}, В. В. Алпатов^{1,2}, В. А. Бабилов¹,
А. О. Щукин¹, Е. В. Котенкова²

¹Московский педагогический государственный университет
Россия, 129164, Москва, Кибальчича, 6

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: i.zhigarev@gmail.com

Поступила в редакцию 31.05.17 г.

Реакция рыжих полёвок (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) на ловушки с запахом синантропных домовых мышей (*Mus musculus* s.l.) (Mammalia: Rodentia): полевой эксперимент. – Жигарев И. А., Алпатов В. В., Бабилов В. А., Щукин А. О., Котенкова Е. В. – В полевых экспериментах в августе 2016 г. проверялась гипотеза избегания экзантропным лесным видом грызунов – рыжей полёвкой – запаха мочи синантропных домовых мышей. На двух площадках по 4 га каждая проведено по одному учету мелких млекопитающих продолжительностью по 12 суток методом мечения с повторными отловами зверьков в живоловки. В каждом учете одновременно экспонировали 200 трапиковых ловушек (по две в 100 точках), их проверяли дважды в сутки – утром и вечером. Одна ловушка в паре служила контролем, вторая – была опытной, на поролон которой ежедневно наносили 20 мкл мочи синантропных домовых мышей. Суммарно все рыжие полёвки чаще выбирали ловушку без запаха (60.8% против 39.2%, $\chi^2 = 3.7$, $p = 0.054$). У половозрелых особей отмечена недостоверная тенденция к избеганию ловушек с запахом. Неполовозрелые (субadultные и ювенильные) рыжие полёвки достоверно избегали ловушки с запахом (соотношение 2 : 1, $\chi^2 = 5.74$, $p = 0.017$). Построение обобщенных линейных смешанных моделей с использованием разных параметров показало значимое влияние возраста полёвок на выбор ловушки без запаха. Обсуждается возможная репеллентная роль серосодержащих соединений мочи синантропных видов домовых мышей.

Ключевые слова: *Myodes glareolus*, обонятельные сигналы, репеллент, реакция на ловушки, домовые мыши, метод повторных поимок.

Reaction of bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) to traps with the odor of synanthropic house mice (*Mus musculus* s.l.) (Mammalia: Rodentia): a field experiment. – Zhigarev I. A., Alpatov V. V., Babikov V. A., Shchukin A. O., and Kotenkova E. V. – Our hypothesis that the exoanthropic forest rodent species (e.g. bank voles) avoid the urinary odor of the synanthropic house mice was tested in field experiments in August 2016. One count of small mammals was carried out in each of two 4-ha fields by the capture-mark-recapture technique during 12 days. 200 live traps (100 points, 2 traps per point) were exposed and controlled twice a day (early in the morning and in the evening) in each count. One trap in every pair served as a reference, while the second was an experimental one whose foam rubber was applied by 20 µl of the urine of the synanthropic house mice every day. Generally, bank voles chose the odorless trap more often (60.8% vs. 39.2%, $\chi^2 = 3.7$, $p = 0.054$). Adult individuals had a non-significant tendency to avoid the odor-emitting traps. Immature (subadult and juvenile) bank voles reliably avoided the odor-emitting traps (a 2:1 ratio, $\chi^2 = 5.74$, $p = 0.017$). GLM showed an influence of vole age on the choice

of the odorless traps. The potential repellent role of sulfur-containing compounds in mouse urine is discussed.

Key words: *Myodes glareolus*, olfactory cues, repellent, response to traps, house mouse, capture-mark-recapture technique.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-346-356

ВВЕДЕНИЕ

На частоту попадания грызунов в ловушки оказывают влияние разнообразные факторы. К ним относятся: плотность популяций, степень активности зверьков, тип приманки; тип используемых ловушек; сезон года и погода; особенности биотопа, в котором проводят отлов; специфика локального места постановки ловушки; видоспецифические, половые и возрастные особенности реакции зверьков на ловушки, которые зачастую определяются степенью выраженности неophobia; запахи и многие другие (Котенкова и др., 1992; Жигарев, 1993; Котенкова, 1995 а; Tasker, Dickman, 2002). Одним из важных факторов, определяющих частоту попаданий зверьков в ловушку, является запах (Котенкова, 1995 б; Олейниченко, 2015). Этот аспект ранее изучался в связи с тремя основными проблемами: 1) с целью использования запахов как аттрактантов (репеллентов) для привлечения (отпугивания) грызунов (Stoddart, 1982; Drickamer, 1984); 2) для оценки влияния остающегося в ловушках запаха на результаты учета численности и оценки размещения зверьков в пространстве (Stoddart, 1982; Wuensch, 1982); 3) для проверки в естественных условиях результатов лабораторных экспериментов по исследованию реакции на обонятельные сигналы (Musso et al., 2017). В качестве доноров запаха использовали: представителей своего вида; других видов млекопитающих, обычно сходных по размеру тела и симпатричных; хищников и человека. В ряде обзорных работ (Котенкова, 1995 а; Tasker, Dickman, 2002) приводятся данные конкретных исследований, показывающие, что реакция грызунов на запах, который имеется в ловушке, зависит от следующих факторов: видовой принадлежности, пола, возраста и социального статуса как донора, так и реципиента запаха. Предпочтение ловушек с запахом конспецификов может изменяться на прямо противоположное в зависимости от сезона, в частности, оно различается в период размножения и в период покоя (Daly et al., 1978, 1980). Выявлено, что запах хищника оказывает отпугивающее воздействие на ряд видов мелких млекопитающих, в том числе и при нанесении его в ловушки (Stoddart, 1976, 1982; Dickman, Doncaster, 1984); особенно хорошо реакция выражена в тех случаях, когда изучаемый вид служит жертвой для данного хищника (Dickman, 1992; Drickamer et al., 1992; Kats, Dill, 1998).

Новые перспективы этих исследований, в том числе и возможность расширения кода сигнала, открыло описание функциональной роли семейства обонятельных рецепторов (TAARs). Они специализированы на восприятии сигналов тревоги, а также запаха хищника (Liberles, Buck, 2006). Семейство рецепторов TAARs в совокупности с прямыми проекционными зонами представляет собой уникальную сенсорную субсистему млекопитающих («третья обонятельная система»), специализированную на восприятии межвидовых сигналов, которые вызы-

вают стереотипные инстинктивные реакции (Johnson et al., 2012). Наряду с вомерональной или дополнительной обонятельной системой, эта подсистема участвует в регуляции врождённых форм поведения. Открыт «универсальный сигнал хищника» – 2-фенилэтиламин, обнаруженный в моче 38 видов хищных и являющийся продуктом переваривания мясной пищи (Ferreiro et al., 2011; Apfelbach et al., 2015). Его наличие хорошо объясняет, почему грызуны избегают запаха аллопатрических хищников, с которыми они никогда не встречались и не связаны эволюционно, но не дает ответа на вопрос, почему грызуны демонстрируют полный комплекс вторичных оборонительных реакций только по отношению к симпатрическим специализированным хищникам (Вознесенская, Маланьина, 2013). Этот факт указывает на способность идентифицировать видовую принадлежность хищника жертвой только на основе химических сигналов (Apfelbach et al., 2005; Osada et al., 2013; Voznessenskaya, 2014). Таким образом, сигнал хищника состоит из нескольких компонентов. Помимо универсальных составляющих, провоцирующих стереотипные реакции, он включает соединения, которые несут информацию о видовой и половой принадлежности хищника, а также его статусе (физиологическом и метаболическом). Из экскретов хищников выделены и химически идентифицированы биологически активные соединения, оказывающие репеллентное воздействие или вызывающие реакцию страха у грызунов. Например, 2,3,5-триметил-3-тиазолин (TMT) – компонент, содержащийся в экскрементах лисицы (Fendt, Endres, 2008) и подавляющий размножение грызунов, а также уникальная аминокислота кошачьих L-фелинин (Вознесенская, Маланьина, 2013).

По всей видимости, такие воздействия могут оказывать не только соединения, содержащиеся в экскретах хищника. В экспериментальных условиях было показано, что при экспозиции запаха синантропного вида домового мыши (*Mus musculus* L., 1758) фертильность впервые спарившихся с самцами самок гемисинантропного вида – восточноевропейской полёвки (*Microtus levis* Miller, 1908) снижается (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009). Представители этого склонного к факультативной синантропии вида полёвок и экзоантропного вида (рыжая полёвка *Myodes glareolus*) избегали запах синантропных домовых мышей *M. musculus* в большей степени, чем запах экзоантропной курганчиковой мыши (*M. spicilegus* Petenyi, 1882) или кролика (*Oryctolagus cuniculus* L., 1758). При предъявлении в одном рукаве Y-образного лабиринта запаха *M. spicilegus*, а в другом – воды, наблюдалась тенденция к избеганию этого запаха у полёвок, но выраженная слабее, чем по отношению в запаху *M. musculus* в аналогичном варианте опыта (Баженов и др., 2013).

Сильный запах выдает присутствие домовых мышей не только людям, но и хищникам, по этой причине не должен поддерживаться отбором. Вполне возможно, что резкий запах мочи синантропных домовых мышей может быть адаптацией, направленной на удержание и защиту территории от других видов грызунов в условиях искусственных построек, созданных человеком, и является предупреждающим (апосематическим) запахом по отношению к конкурентам (Баженов и др., 2013). Кроме того, резкий запах мог закрепиться в ходе эволюции и как способ подавления размножения других видов грызунов (Котенкова, 2006). В таком слу-

чае возможность монополизировать ресурс оказывается выгоднее «трат», связанных с усилением пресса хищников. Поскольку домовые мыши обитают не только в постройках человека, возникает вопрос о репеллентом действию их запаха на другие виды в естественных условиях.

Цель данного исследования – определить, вызывает ли запах мочи синантропных домовых мышей реакцию избегания у экзоантропного лесного вида грызунов – рыжей полёвки (*Myodes glareolus*) в естественных условиях при его нанесении в ловушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые эксперименты по оценке реакции рыжих полёвок на запах мочи синантропных домовых мышей были проведены в сосново-еловых лесах окрестностей г. Черноголовка Ногинского района Московской области в августе 2016 г.

На двух стационарных площадках размером по 4 га каждая, проведено по одному учету мелких млекопитающих в течение 12 суток методом мечения с повторными отловами зверьков в живоловки. Обе площадки были разбиты на квадраты со стороной 10 м. Ловушки выставляли в шахматном порядке с интервалом в 20 м. Для уменьшения привыкания зверьков к живоловкам каждые трое суток меняли их местоположение, переставляя на 10 м по прямой или в сторону (Жигарев, 2004, 2006). Таким образом, на площадке ловушки одновременно стояли в 100 точках, равномерно облавливая площадь 4 га.

В каждой точке выставляли по две конструктивно одинаковые трапиковые живоловки, расположенные параллельно и рядом, входом в одну сторону. Каждая содержала стандартную приманку и подкормку (черный хлеб с нерафинированным подсолнечным маслом, который меняли ежедневно) и кусок поролона (7×7×7 мм), закрепленного на внутренней стенке. Одна ловушка в паре служила контролем, вторая – была опытной, на поролон которой ежедневно наносили дозатором BIONIT Proline (Biohit, Финляндия) 20 мкл мочи синантропного вида домовых мышей.

Все ловушки были чистыми, обработанные парогенератором Karcher SC1.020 (Kärcher Futuretech GmbH, Германия), использовалась вода без моющих средств. В случае обнаружения в ловушке зверька, насекомых или слизней, ее изымали и тщательно промывали в стационарных условиях. На ее место выставляли чистую.

Таким образом, в каждом учете одновременно экспонировалось 200 трапиковых ловушек (по две в 100 точках), их проверяли дважды в сутки – утром и вечером.

У отловленных животных определяли вид, пол, возрастное состояние (adultные, subadultные, ювенильные), участие самок в размножении (беременные, кормящие, яловые). Зверьков метили путем ампутации пальцев в разных комбинациях.

Мочу белых лабораторных домовых мышей собирали у половозрелых зверьков в чашки Петри при взятии животных-доноров в руки или при высаживании их в специальные клетки из сетки (12×6×6 см), под которые ставили чашки Петри. Мочу от пяти животных (трех самцов и двух самок) сливали в одну пробирку, имитируя запах семейной группы. Свежесобранную мочу замораживали порцион-

но в пробирках Эппендорф при температуре -18°C , а размораживали лишь перед началом эксперимента. Ранее было показано, что химический состав мочи лабораторных мышей и мышей из естественных популяций сходен, что позволяет использовать в опытах мочу первых (Soini et al., 2009; Mucignat-Caretta et al., 2010).

За время проведения эксперимента на двух площадках отработано 4800 ловушко-суток. Отловлено 119 особей европейской рыжей полёвки и 179 особей других видов мелких млекопитающих. Общее количество поимок рыжих полёвок составило 174. Случаи, когда в обе ловушки (контрольную и с запахом) попадались сразу два зверька (одного или разных видов) из расчетов исключали.

Для анализа оценки влияния запаха на выбор ловушки использовали метод хи-квадрат. Расчеты проводили в среде STATISTICA 6.0.

Влияние различных характеристик (совместных и отдельных) на выбор ловушки оценивали с помощью обобщенных линейных смешанных моделей. В качестве биномиальной зависимой переменной использовали тип ловушки (1 – контроль, 0 – опыт). В качестве независимых переменных рассматривали пол, возраст зверьков (половозрелые/неполовозрелые), опыт зверька при контакте с ловушкой (первая поимка/вторая и последующие поимки), время поимки в течение суток (утро/вечер) и взаимодействие этих факторов в разных комбинациях. Индивидуальный номер зверька использовали в качестве случайного фактора во избежание псевдореplikаций. Модели ранжировали по информационному критерию Акаике, скорректированному для малых выборок (AICc). Модели, обладающие значениями $\Delta\text{AICc} < 2$ единиц критерия, считали адекватно описывающими данные (Шитиков и др., 2016; Anderson et al., 1994). Значимость влияния факторов оценивали с помощью β -коэффициентов и их ошибок. Модели строили с помощью программного модуля lme4 (Bates et al., 2016) и ранжировали в программном модуле MuMIn (Barton, 2016) в среде R (R Core Team, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведение полевого эксперимента основывалось на предположении, что в естественной лесной среде экзонотропный вид мышевидных грызунов – рыжая полёвка, встречает запах синантропного вида домовых мышей впервые. Поэтому реакция должна быть врожденной, а не приобретенной.

Суммарно все рыжие полёвки чаще выбирали ловушку без запаха (60.8 против 39.2%) (табл. 1). Важно отметить, что частота выбора рыжими полёвками, принадлежащих к разным половозрастным группам, ловушек «без запаха» всегда смещена в большую сторону, по сравнению с долей выбора «с запахом» (см. табл. 1). Статистическую оценку различия частот выбора ловушки проводили критерием хи-квадрат. Нулевая гипотеза строилась на предположении, что выбор должен быть равновероятным. Сравнительная оценка распределения частот у взрослых, половозрелых особей рыжих полёвок показывает практически равновероятный выбор ловушки и не дает оснований отвергать нулевую гипотезу и утверждать о наличии реакции этих зверьков на запах домовых мышей. Также нет достоверной реакции на запах у разных полов. В то же время реакция неполовозрелых (субadultных и ювенильных) рыжих полёвок имеет выраженную тенденцию избега-

РЕАКЦИЯ РЫЖИХ ПОЛЁВОК (*MYODES GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)

ния ловушек с запахом (соотношение фактически 2 : 1, см. табл. 1), а статистическая значимость выбора высока ($\chi^2 = 5.74$, при достоверных отличиях $p = 0.017$).

Таблица 1

Сравнение выбора рыжими полёвками ловушки с запахом или без запаха мочи домовой мыши в условиях полевого эксперимента

Половозрастные группы рыжих полёвок	Всего случаев	Выбор ловушки (доля):		Сравнение долей с равновероятным распределением	
		без запаха	с запахом	χ^2	p
Все особи	158	0.608	0.392	3.7	0.054
Половозрелые	64	0.516	0.484	0.03	0.86
Субadultные	78	0.667	0.333	4.46	0.035
Ювенильные	14	0.714	0.286	1.35	0.246
Неполовозрелые (суммарно)	92	0.674	0.326	5.74	0.017
Самцы	82	0.598	0.402	1.58	0.21
Самки	76	0.618	0.382	2.16	0.14

Примечание. Полукурным выделены достоверные отличия.

Для выявления совместного и раздельного влияния половозрастных и других переменных характеристик (таких как время поимки и опыт «общения» зверька с ловушкой) на выбор зверьками ловушек была проведена оценка с использованием обобщенных линейных смешанных моделей. Было построено 20 моделей, из которых только 4 имели значение информационного критерия Акаике (AICc) меньше двух единиц (табл. 2).

Таблица 2

Результаты моделирования влияния половозрастных характеристик и других переменных на выбор ловушки рыжими полёвками (приведены модели со значениями $\Delta AICc \leq 2$)

Модель	Число параметров в модели	AICc	$\Delta AICc$	Вес модели
Возраст	3	213.763	0.000	0.24
Возраст+опыт зверька	4	215.469	1.705	0.10
Возраст+пол	4	215.716	1.953	0.09
Константная модель	2	215.738	1.975	0.09

Примечание. + обозначает наличие нескольких параметров модели.

Согласно лучшей модели на выбор ловушки значимо влиял только возраст рыжих полёвок: неполовозрелые зверьки выбирали ловушки без запаха достоверно чаще, чем половозрелые ($\beta = 1.002 \pm 0.416$, $p = 0.01$, 95% конфиденциальные интервалы 0.193, 1.841). Пол зверьков значимого эффекта на выбор ловушки не оказывал ($\beta = 0.144 \pm 0.337$, $p = 0.67$, 95% конфиденциальные интервалы 0.515, 0.829); так же как и опыт «общения» зверьков с ловушкой ($\beta = 0.655 \pm 0.508$, $p = 0.20$, 95% конфиденциальные интервалы 0.331, 1.684). Незначимым оказалось и время поимки зверьков.

Таким образом можно утверждать, что у молодых (неполовозрелых) рыжих полёвок в естественной обстановке имеется статистически значимая отрицательная реакция на запах синантропных домовых мышей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Химическая коммуникация является ведущей формой передачи и получения информации для большинства видов мелких млекопитающих, при этом реакция на обонятельные сигналы может носить врожденный характер или формироваться и модифицироваться в результате раннего опыта (Котенкова и др., 2017; Суров, Мальцев, 2016; Doty, 2010; Wyatt, 2014; Kotenkova et al., 2017). Одним из наиболее перспективных направлений исследований в области изучения обоняния на сегодняшний день является межвидовая химическая коммуникация. Усилия ведущих лабораторий мира сосредоточены на расшифровке сигналов, несущих информацию об опасности («alarm pheromones») и, в частности, сигналов хищника. Наши исследования показали, что похожее воздействие на грызунов могут оказывать химические сигналы других видов мелких млекопитающих, не являющихся хищниками, в частности синантропных домовых мышей. Согласно полученным нами результатам неполовозрелые особи (субадультные и ювенильные) рыжих полёвок достоверно чаще выбирают ловушки без запаха, т. е. запах мочи домовых мышей является для них в определенной степени репеллентным. В опытах, проведенных в лаборатории ранее, мы показали, что половозрелые рыжие полёвки избегают запах синантропных домовых мышей в Y-образном лабиринте (Баженов и др., 2013). В естественных условиях статистически значимого избегания этого запаха нами не обнаружено. Это может быть связано с более низкой концентрацией тех веществ мочи мышей, которые отпугивают полёвок, при работе в полевых условиях по сравнению с экспериментальными. Тем не менее, у молодых зверьков такая реакция имеется и в естественных условиях, что указывает на более высокую степень репеллентности запаха мочи мышей для молодых особей и врожденный характер ответа. Наша гипотеза состоит в том, что резкий запах направлен на отпугивание других видов грызунов от хорошо освоенного домовыми мышами пространства – построек человека. Выраженное избегание этого запаха у молодых особей рыжих полёвок вызывает особый интерес, поскольку именно они в большей степени склонны к расселению и могут занимать освободившиеся участки территорий (Жигарев, 1997, 2005).

Резкий запах мочи синантропных видов мышей, ощущаемый человеком, в значительной степени определяется наличием серосодержащих соединений (Mucignat-Caretta et al., 2010) и, в частности, 2-сек-бутил-4.5-дигидротиазолом (СБТ) (Kwak et al., 2016). Это соединение является феромоном, стимулирующим агрессивность самцов (Novotny et al., 1985). Имеются данные, подтверждающие, что СБТ является феромоном тревоги домовых мышей. При испуге его выделяют также и самки (Brechtbühl et al., 2013). В отличие от других серосодержащих феромонов мочи мышей, это соединение не содержится в пищевых продуктах и специфично именно для синантропных видов мышей (Kwak et al., 2016). Не исключено, что именно СБТ, возможно в комплексе с другими серосодержащими компонентами мочи домовых мышей, и оказывает репеллентное воздействие на другие виды грызунов.

Как мы уже отмечали ранее (Баженов и др., 2013), можно провести аналогию действия СБТ и запаха хищников на поведение и размножение грызунов. В усло-

виях лаборатории показано, что у ряда видов млекопитающих запах хищника вызывает врожденную реакцию страха, что позволяет использовать синтетические аналоги компонентов выделений плотоядных в качестве репеллентов (Lindgren et al., 1995). Недавние исследования показали, что структура молекулы СБТ сходна с таковой компонентов экскретов хищников, вызывающих реакцию страха у грызунов, в частности, с гетероциклическими серосодержащими и азотосодержащими соединениями (например, с 2,3,5-триметил-3-тиазолином (ТМТ), о которых шла речь во введении (Brechbühl et al., 2013).

Показано, что одно и то же химическое соединение может быть феромоном во внутривидовой коммуникации и выступать в роли гетеротелергона (вещества, действующего на представителей других видов (Киришенблат, 1968)), или кайромона (вещества, выделяемого организмом в окружающую среду и оказывающего специфическое действие на представителей других видов (Биологический энциклопедический словарь, 1986)). Примером может служить серосодержащая аминокислота L-фелинин и ее производные, обнаруженные в моче домашней кошки, которые не только подавляют размножение крыс и мышей (Voznessenskaya, 2014), но и несут информацию о половой принадлежности хищника и его социальном статусе (Miyazaki et al., 2006, 2008).

Приведенные здесь данные дают основания для дальнейшего изучения воздействия СБТ и других соединений мочи синантропных домашних мышей на поведение экзoантропных и гемисинантропных видов мелких млекопитающих, имеющих разные потенции к освоению человеческих построек и, в том числе, для подтверждения наличия или отсутствия репеллентных свойств этих соединений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженов Ю. А., Караман Н. К., Шепелев А. А., Осипова О. В., Котенкова Е. В. Ольфакторное сигнальное поле синантропных домашних мышей как фактор, оказывающий влияние на формирование видового состава населения грызунов в постройках // Поволж. экол. журн. 2013. № 3. С. 239 – 248.
- Биологический энциклопедический словарь / под ред. М. С. Гилярова, А. А. Бабаева, Г. Г. Винберга, Г. А. Заварзина и др. 2-е изд. М. : Сов. энцикл., 1986. 864 с.
- Вознесенская В. В., Маланьина Т. В. Влияние химических сигналов хищника *Felis catus* на репродукцию домашней мыши *Mus musculus* // Докл. РАН. 2013. Т. 453, № 2. С. 227 – 229.
- Жигарев И. А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмоскoвья // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 12. С. 117 – 137.
- Жигарев И. А. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмоскoвья // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 2. С. 212 – 223.
- Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмоскoвья (популяционный аспект). М. : Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И. А. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмоскoвья // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 6. С. 719 – 727.
- Жигарев И. А. Организация и устойчивость рекреационных сообществ (на примере мелких млекопитающих) : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 455 с.

Кириенблат Я. Д. Телергоны – химические средства воздействия животных. М. : Наука, 1968. 107 с.

Котенкова Е. В. Реакция грызунов на средства истребления и факторы, ее определяющие // Рэт Инфо. 1995 а. № 2 (14). С. 3 – 5.

Котенкова Е. В. Применение феромонов с целью ограничения численности грызунов // Рэт Инфо. 1995 б. № 3 (15). С. 6 – 10.

Котенкова Е. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных : материалы междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных», посвящ. памяти акад. И. А. Шиловой. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2006. С. 304 – 305.

Котенкова Е. В., Осадчук Л. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Докл. РАН. 2009. Т. 426, № 2. С. 283 – 285.

Котенкова Е. В., Федорович Е. В., Мешкова Н. Н. Отношение домовых мышей к капканам: влияние иерархического положения особи в группе // Поведение и коммуникация млекопитающих / отв. ред. В. Е. Соколов. М. : Наука, 1992. С. 168 – 189.

Котенкова Е. В., Мальцев А. Н., Амбарян А. В. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих : эволюционные аспекты // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 4. С. 21 – 39.

Олейниченко В. Ю. Реакции мелких млекопитающих на запахи предшественника при контакте с ловушками // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 8. С. 923 – 937.

Суров А. В., Мальцев А. Н. Анализ химической коммуникации млекопитающих: зоологический и экологический аспекты // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 12. С. 1449 – 1458.

Шитиков Д. А., Гагиева В. А., Большакова М. М. Возрастное соотношение и выживаемость в локальной популяции обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*, Passeriformes, Fringillidae) по данным кольцевания // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 3. С. 335 – 343.

Anderson D. R., Burnham K. P., White G. C. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data // Ecology. 1994. Vol. 75, iss. 6. P. 1780 – 1793.

Apfelbach R., Blanchard C. D., Blanchard R. J., Hayes R. A., McGregor I. S. The effects of predator odors in mammalian prey species : a review of field and laboratory studies // Neuroscience Biobehavioral Reviews. 2005. Vol. 29, iss. 8. P. 1123 – 1144.

Apfelbach R., Soini H. A., Vasilieva N. Y., Novotny M. V. Behavioral responses of predator-naïve dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*) to odor cues of the European ferret fed with different prey species // Physiology and Behavior. 2015. Vol. 146. P. 57 – 66.

Ayers L. W., Asok A., Heyward F. D., Rosen J. B. Freezing to the predator odor 2,4,5-dihydro-2,5-trimethylthiazoline (TMT) is disrupted by olfactory bulb removal but not trigeminal deafferentation // Behavioural Brain Research. 2013. Vol. 253. P. 54 – 59.

Barton K. MuMIn : Multi-Model Inference. R package version 1.15.6 // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (accessed 29 January 2017).

Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. lme4 : Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–12edn // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> (accessed 29 January 2017).

Brechbühl J., Fabian M., Klaeys M., Nenniger-Tosato M., Hurnia N., Sporkertb F., Giroudb C., Broilleta M.-C. Mouse alarm pheromone shares structural similarity with predator scents // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2013. Vol. 110, № 12. P. 4762 – 4767.

Daly M., Wilson M. I., Fauz S. F. Seasonally variable effects of conspecific odors upon capture of deer mice (*Peromyscus maniculatus gambelii*) // Behavioral Biology. 1978. Vol. 23, iss. 2. P. 254 – 259.

- Daly M., Wilson M. I., Behrends P. Factors affecting rodents' responses to odours of strangers encountered in the field: experiments with odour-baited traps // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1980. Vol. 6, № 4. P. 323 – 329.
- Dickman C. R. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus* // Ecology. 1992. Vol. 73, № 1. P. 313 – 322.
- Dickman C. R., Doncaster C. P. Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odour // J. of Zoology. 1984. Vol. 204, iss. 4. P. 521 – 531.
- Drickamer L. C. Captures of two species of *Peromyscus* at live traps baited with male and female odors // J. of Mammalogy. 1984. Vol. 65, iss. 4. P. 699 – 702.
- Drickamer L. C., Mikesic D. G., Shaffer K. S. Use of odor baits in traps to test reactions to intra- and interspecific chemical cues in house mice living in outdoor enclosures // J. of Chemical Ecology. 1992. Vol. 18. P. 2223 – 2250.
- Doty R. L. The great pheromone myth. Baltimore : The Johns Hopkins University Press, 2010. 278 p.
- Fendt M., Endres T. 2,3,5-Trimethyl-3-thiazoline (TMT), a component of fox odor - just repugnant or really fear-inducing? // Neuroscience Biobehavioral Reviews. 2008. Vol. 32, iss. 7. P. 1259 – 1266.
- Ferrero D. M., Lemon J. K., Fluegge D., Pashkovski S. L., Korzan W. J., Datta S. R., Spehr M., Fendt M., Liberles S. D. Detection and avoidance of a carnivore odor by prey // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2011. Vol. 108, № 27. P. 11235 – 11240.
- Jonson M. A., Tsai L., Roy S. D. S., Valenzuela D. H., Mosley C., Magklara A., Lomvardas S., Liberles S. D., Barnea G. Neurons expressing trace amine-associated receptors project to discrete glomeruli and constitute an olfactory subsystem // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 2012. Vol. 109, № 33. P. 13410 – 13415.
- Kats L. B., Dill L. M. The scent of death : Chemosensory assessment of predation risk by prey animals // Ecoscience. 1998. Vol. 5, iss. 3. P. 361 – 394.
- Kotenkova E., Ambaryan A., Maltsev A. Cross-fostering of *Mus musculus* and *M. spicilegus* : Effect on response to conspecific odors // Chemical Senses. 2017. Vol. 42, iss. 1. P. 37 – 38.
- Kwak J., Jackson M., Adam Faranda A., Osada K., Tashiro T., Mori K., Quan Y., Voznessenskaya V. V., Preti G. On the persistence of mouse urine odour to human observers : a review // Flavour and Fragrance J. 2016. Vol. 31, iss. 4. P. 267 – 282.
- Liberles S. D., Buck L. B. A second class of chemosensory receptors in olfactory epithelium // Nature. 2006. Vol. 442, № 7103. P. 645 – 650.
- Lindgren P. M. F., Sullivan T. P., Crump D. R. Review of synthetic predator odor semiochemicals as repellents for wildlife management in the Pacific Northwest // National Wildlife Research Center Repellents Conference. Lincoln : Univ. of Nebraska, 1995. P. 217 – 320.
- Miyazaki M., Yamashita T., Hosokawa M., Taira H., Suzuki A. Species-, sex-, and age-dependent urinary excretion of cauxin, a mammalian carboxyl esterase family // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B : Biochemistry and Molecular Biology. 2006. Vol. 145, iss. 3. P. 270 – 277.
- Miyazaki M., Yamashita T., Taira H. A., Suzuki A. The biological function of cauxin, a major urinary protein of the domestic cat (*Felis catus*) // Chemical Signals in Vertebrates 11 / eds. J. L. Hurst, R. J. Beynon, S.C. Roberts, T. D. Wyatt. New York : Springer, 2008. P. 51 – 60.
- Mucignat-Caretta C., Redaelli M., Orsetti A., Perriat-Sanguinet M., Zagotto G., Ganem G. Urinary volatile molecules vary in males of the two European subspecies of the house mouse and their hybrids // Chemical Senses. 2010. Vol. 35, iss. 8. P. 647 – 654.
- Musso A. E., Gries R., Zhai H., Takács S., Gries G. Effect of male house mouse pheromone components on behavioral responses of mice in laboratory and field experiments // J. of Chemical Ecology. 2017. Vol. 43, iss. 3. P. 215 – 224.

Novotny M. V., Harvey S., Jemiolo B., Alberts J. Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice // Proc. of the National Academy of Sciences of USA. 1985. Vol. 82, № 7. P. 2059 – 2061.

Osada K., Kurihara K., Izumi H., Kashiwayanagi M. Pyrazine analogs are active components of wolf urine that induce avoidance and freezing behaviors in mice // PLoS One. 2013. Vol. 8, iss. 4. P. e61753.

R Core Team. R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <http://www.cran.r-project.org/> (accessed 29 January 2017).

Soini H. A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M. V. Comparison of urinary scents of two related mouse species, *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // J. of Chemical Ecology. 2009. Vol. 35. P. 580 – 589.

Stoddart D. M. Effect of odour of weasels (*Mustela nivalis* L.) on trapped samples of their prey // Oecologia. 1976. Vol. 22, iss. 4. P. 439 – 441.

Stoddart D. M. Does trap odour influence estimation of population size of the short-tailed vole, *Microtus agrestis* // J. of Animal Ecology. 1982. Vol. 51, iss. 2. P. 375 – 386.

Tasker E. M., Dickman C. R. A review of Elliott trapping methods for small mammals in Australia // Australian Mammalogy. 2002. Vol. 23, № 1. P. 77 – 87.

Voznessenskaya V. V. Influence of cat odor on reproductive behavior and physiology in the house mouse: (*Mus musculus*) // Neurobiology of Chemical Communication / ed. C. Mucignat-Caretta. Boca Raton : CRC Press and Taylor and Francis, 2014. P. 389 – 405.

Wuensch K. L. Effect of scented traps on captures of *Mus musculus* and *Peromyscus maniculatus* // J. of Mammalogy. 1982. Vol. 63, iss. 2. P. 312 – 315.

Wyatt T. D. Pheromones and Animal Behaviour : Communication by Smell and Taste. 2nd ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2014. 419 p.