



© Е. Е. Борякова, С. А. Мельник

DOI: [10.15293/2226-3365.1703.11](https://doi.org/10.15293/2226-3365.1703.11)

УДК 574.472 + 595.796

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЛИЯНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) И РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В УСЛОВИЯХ НИЖЕГОРОДСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ

Е. Е. Борякова, С. А. Мельник (Нижний Новгород, Россия)

Проблема и цель. В статье представлены результаты исследования, посвященные изучению пространственного взаимодействия мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев как видов с перекрывающимися экологическими нишами. Цель: изучение влияния муравьев *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) на пространственное размещение микромаммалий в условиях смешанного леса.

Методология. Отлов млекопитающих осуществлялся при помощи ловушек Геро, геоботанические описания проведены по стандартной методике на площадях 20×20 м, для обработки результатов использован пакет Statistica 6.0.

Результаты. Выявлено, что мышевидные грызуны не избегают муравьиных дорог, несмотря на то, что муравьи – фактор беспокойства. Предположительно это связано с растительностью в непосредственной близости от муравейников и с микроклиматом и условиями, создаваемыми растениями. Полученные результаты по распределению норок микромаммалий в пространстве позволяют говорить о наличии двух групп мелких млекопитающих, характеризующихся различной этологической стратегией: «тяготеющие», или «влекомые» – вблизи муравьиных дорог и муравейников, но при оптимальном значении динамической плотности, и «осторожные», или «избегающие» – селятся на удалении. «Ядро» группировок составляют, вероятно, особи видов-доминантов: рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* и малая лесная мышь *Apodemus uralensis*. Следует подчеркнуть, что «тяготение» грызунов к муравейникам нельзя объяснить трофической привлекательностью для них особей *Formica aquilonia*, поскольку не было получено доказательств использования муравьев в качестве пищевого ресурса.

Заключение. Делаются выводы о том, что взаимодействие мелких млекопитающих и муравьев в условиях смешанных лесов Нижегородского Предволжья опосредовано, по-видимому, влиянием растительного покрова.

Ключевые слова: норы мелких млекопитающих; растительный покров; расстояние до муравейника; муравьиные дороги; гетерогенность пространственной структуры.

Борякова Елена Евгеньевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии, Институт биологии и биомедицины, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского.

E-mail: boryakova@mail.ru

Мельник Светлана Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии, Институт биологии и биомедицины, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского.

E-mail: s_melnic72@mail.ru



Постановка проблемы

Мелкие млекопитающие, являясь важным звеном естественных экосистем и агроценозов, широко используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях, в том числе и тех, которые затрагивают проблемы антропогенных трансформаций среды. Особое внимание уделяется многочисленной группе мышевидных грызунов. Пространственная структура их популяций обусловлена рядом факторов, в числе которых неоднородность ландшафта и межвидовые взаимодействия. Исследования сосуществования микромаммалий с представителями других видов, сопровождающиеся перекрыванием экологических ниш, до настоящего времени являются относительно немногочисленными. Тогда как «инженерные» виды, преобразующие собственную среду обитания и существенно воздействующие на хорологическую структуру сообществ, являются в этом плане ключевыми.

Концепция «инженеров экосистем» определена Jones с соавторами как существование организмов, прямо или косвенно модулирующих доступность ресурсов другим видам (кроме себя) – в отличие от «ключевых видов» (в основном, высокого трофического статуса), чья деятельность оказывает непропорциональное влияние на характер появления, распределения и плотности видов в сообществе [18, с. 3303]. Экосистемные «инженеры» модифицируют, поддерживают и создают среду обитания. Автогенные – изменяют среду через свои собственные физические структуры (живые и мертвые ткани); аллогенные инженеры – путем преобразования живых или неживых материалов из одного физического состояния в другое с помощью механических или других средств. В то же время многие

(возможно, большинство) воздействий ключевых видов включают не только трофические эффекты, но также инженерные [11, с. 376].

Общий эффект инженерных видов на разнообразие экосистем является положительным и соответствует 25%-му увеличению видового богатства. Инженерные эффекты значимее в тропиках, чем на более высоких широтах. В наземных экосистемах «инженеры» проявляли более сильные положительные эффекты в засушливых условиях (например, в пустынях). Виды, создающие новые места обитания, имеют более сильные эффекты, чем те, которые изменяют среду обитания. Особенно чувствительно к инженерным воздействиям богатство видов беспозвоночных. Экологическая гетерогенность рассматривается как один из наиболее важных факторов, определяющих градиенты видового богатства. Считается, что расширение доступного нишевого пространства, предоставление убежищ и возможности изоляции и дивергентной адаптации способствуют сосуществованию, постоянству и диверсификации видов. Растительность и топографическая гетерогенность проявляют особенно значимую сопряженность с видовым богатством [14, с. 868].

Один из основных компонентов большинства наземных экосистем – муравьи. В лесных биоценозах Голарктики самыми заметными из муравьев являются виды рода *Formica*. Это объясняется сравнительно крупными размерами этих насекомых, многочисленностью их семей и тем, что многие виды строят хорошо заметные купола из растительных остатков. В лесных сообществах *Formica* играют роль важного фактора, регулирующего, в частности, численность вредителей¹. Кроме того, в условиях полустественных

¹ Длусский Г. М. Муравьи рода *Formica*. – М.: Наука, 1967. – С. 45.



пастбищ Центральной Европы гнезда муравьев рода *Lasius* выступают в качестве местообитаний личинок некоторых видов беспозвоночных, например, пестрянки пурпурной *Zygaena purpuralis*, в то время, когда общие условия на лугах неблагоприятны из-за прохладного климата, обеспечивая оптимальный микроклимат и достаточное количество пищи. Таким образом, *L. flavus* как инженерный вид экосистемы необходим для поддержания гетерогенности местообитаний и биоразнообразия в полуприродных лугах [16, с. 45].

При этом мелкие млекопитающие также выступают в роли важного фактора функционирования биоценозов, нередко являясь инженерными видами. Кроты и грызуны, ведущие подземный образ жизни, могут изменять физические и химические свойства почвы и таким образом влиять на продуктивность, структуру и динамику растительных сообществ. Исследования фоссильных млекопитающих выполнены преимущественно на подземных грызунах в Северной и Южной Америке, Европе и Азии. Изучение землекоповых Африки показало, что почвы, «пораженные» зверьками, имеют более высокие уровни питательных веществ и меньшую компактность по сравнению с ненарушенными почвами. Курганы имели более тонкий профиль размера частиц, а роющая деятельность землекоповых снижала общую надземную биомассу растений одновременно с увеличением видового богатства растительных видов [6, с. 22].

Взаимодействие двух компонентов биоценоза («териологического» и «мирмекологического») представляет существенный интерес в рамках пространственной экологии и носит, по-видимому, достаточно сложный характер.

Исходя из этого целью нашей работы стало изучение влияния муравьев *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) на пространственное размещение мелких млекопитающих в условиях смешанного леса. Рыжие лесные муравьи выступают в роли потенциального фактора беспокойства для мышевидных грызунов и должны воздействовать на расселение, роющую активность и пространственную структуру популяций последних.

Материалы и методы

Исследования проводили в летний период 2015 г. на территории Пустынского заказника Арзамасского района Нижегородской области. Для оценки взаимодействия мелких млекопитающих с муравьями было заложено два участка: контрольный (без муравейников) и учетный, на котором находились модельные муравейники в числе двух, заселенные видом *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae). Муравейники выбирали по максимальному числу дорог (численности семьи) и оптимальному состоянию (конический купол, активно развивающиеся гнезда). С муравейников снимались следующие параметры: динамическая плотность (определение осуществляли с помощью рамок в виде проволочных квадратов), высота купола (h , см), общая высота с валом (H , см), диаметр купола (d , см), диаметр вала (D , см). На модельных муравейниках измерялась интенсивность движения на дорогах (количество особей/мин), при этом учитывались особи, идущие в одном направлении в течение 5 минут через поперечное сечение дороги.

На учетной площадке и контрольном участке проведено геоботаническое описание по стандартной методике с использованием

шкалы обилия Браун-Бланке². На учетной площадке заложены две стандартные пробные площади 20 × 20 м вокруг модельных муравейников. Для детализации геоботанических описаний закладывали серии метровых раункиеровских площадок в пределах каждой пробной площади, всего 40. Оба участка представлены одной растительной ассоциацией: *Tilietum asaroso-lamiosum* (Липняк копытнево-яснотковый) и сходны по степени антропогенной нагрузки.

Отлов мелких млекопитающих осуществляли с помощью стандартных давилок конструкции Геро. Отработано 1 200 лов./сут. и отловлено 122 зверька: 60 особей на контрольном участке и 62 особи на учетной площадке. Определяли вид и пол пойманных экземпляров, снимали стандартные промеры и изымали желудки с последующим анализом их содержимого. Расположение нор микромамманий относительно муравейников и дорог муравьев проанализировано и закартировано.

Полевые данные переводились в электронную форму с помощью оригинального программного обеспечения EcoDat [3, с. 101] и подвергались обработке с использованием пакета Statistica 6.0. При сравнении выборок и расчете корреляционной связи использовались непараметрические показатели, что является более корректным для выборок небольшого объема, чем использование параметрических критериев³. Для выделения сходных групп применялся метод Principal Components Analysis (PCA), являющийся весьма эффективным при обработке экологических данных⁴

Результаты и обсуждение

Вид *Formica aquilonia* является хорошо изученным, распространенным в нашей области, и для него характерны большие поселения федеративного типа [25, с. 409]. Показатели модельных муравейников приведены в таблице.

Таблица

Параметры модельных муравейников

Table

The parameters of model anthills

№ / пп	Число дорог/число колонн	Численность колонн (семьи), тыс. особей	D/d, см	H/h, см
M1	7	400 (2 800)	160/110	120/100
M2	8	475 (3 800)	180/140	200/85

Примечание. D – диаметр вала, d – диаметр купола, H – высота муравейника, h – высота купола.

Note. D – Diameter of the shaft, d – diameter of the dome, H – height of the anthill, h – height of the dome

² Ellenberg H., Weber H., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. – Scr. Geobot. 1992. – Vol. 18. – P. 35.

³ Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М.: Практика, 1999. – С. 323.

⁴ Трухачева Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением

пакета Statistica. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. – С. 286; Борякова Е. Е., Кочетков И. Б. Применение метода главных компонент для анализа зоологических данных // Актуальные вопросы современной науки: сборник научных трудов. – Новосибирск, 2009. – Вып. 7-1. – С. 13.

Муравейники характеризуются наличием в подстилке сухой листвы и еловой хвои, тип гнезда – капсульное с внешним валом и зарастанием вала и купола (0,1–0,3, будра и бересклет соответственно).

Измерение динамической плотности муравьев на участках с модельными муравейниками М1 и М2 показало, что муравейники достоверно отличаются друг от друга по количеству муравьев в трех зонах удаления от муравейников ($p < 0,05$) (рис. 1), что обусловлено различиями в размерах. Этот критерий, вероятно, должен иметь значение для мелких млекопитающих и найти отражение в их распределении в пространстве.

Растительный покров на учетной площадке проанализирован на принадлежность к

определенной зоне по отношению к муравейнику. Основное количество мирмекохоров приходится на кольцевые зоны 2 и 3. Обнаружены факультативные мирмекохоры пролесник *Mercurialis perennis* L., медуница *Pulmonaria obscura* Dumort. и копытень *Asarum europaeum* L., что совпадает с данными наших коллег В. А. Зрянина и Н. А. Новоселовой⁵, а также «тяготеющие» к муравейникам крапива двудомная *Urtica dioica* L. и подмаренник душистый *Galium odoratum* (L.) Scop., которые находят вблизи муравейников благоприятные условия для произрастания. Также встречены ландыш *Convallaria majalis* L., майник двулистный *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, сныть *Aegopodium podagraria* L. – индифферентные растения по отношению к муравейникам [24, с. 50].

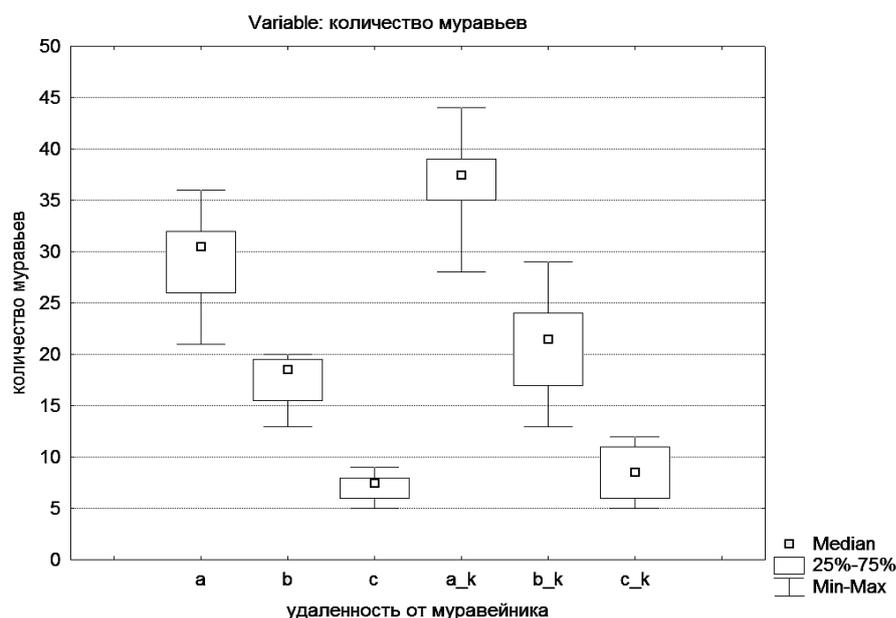


Рис. 1. Динамическая плотность муравьев (экз./625 см² × 5 мин) в трех зонах удаления от муравейников М1 (а – с) и М2 (а_к – с_к): зона 1 – 0-1 м, зона 2 – 1-3 м, зона 3 – 3-5 м

Fig. 1. Dynamic density of ants (num/625 cm² × 5 min.) in three zones away from anthills M1 (a – c) and M2 (a_k – c_k): zone 1 – 0-1 m, zone 2 – 1-3 m, zone 3 – 3.5 m

⁵ Зрянин В. А., Новоселова Н. А. Пригнездовые группировки растительности, складывающиеся под влиянием рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Біорізноманіття та роль зооценозу в

природних і антропогенних екосистемах: Матеріали II Міжнародної наукової конференції. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2003. – С. 112.



Население мелких млекопитающих представлено четырьмя видами: европейская рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Scheber., желтогорлая мышь *Apodemus flavicollis* Melchior., малая лесная мышь *Apodemus uralensis* L., бурозубка обыкновенная *Sorex araneus* L. В ходе исследования выявлено, что население микромаммалей на контрольном участке и учетной площадке отличается характером доминирования. На контрольном участке доминирующим является вид *Apodemus uralensis*, а на учетной площадке – *Clethrionomys glareolus*. На обоих участках преобладают самцы. По тесту Краскела–Уоллиса достоверных различий в численности зверьков на контрольном и экспериментальном участках не обнаружено ($p > 0,05$).

По данным некоторых авторов в лабораторных и природных условиях грызуны способны питаться рыжими лесными муравьями⁶. Н. В. Башениной (1977) было высказано предположение о связи между склонностью грызунов к поеданию рыжих лесных муравьев с большим числом (17) микроэлементов в их химическом составе, и особенно с высоким содержанием марганца⁷. Результаты лабораторных экспериментов позволяют предположить, что полевые мыши могут эффективно охотиться на рыжих лесных муравьев. Количество убиваемых и тут же поедаемых насекомых, приемы охоты на них дают основания рассматривать муравьев как возможную массовую добычу полевых мышей. Выращенные в лаборатории зверьки проявляли охотничье поведение с первых же встреч с муравьями,

демонстрируя полностью все его детали, и эффективно ловили и поедали насекомых. Вероятно, полевые мыши обладают врожденным стереотипом охотничьего поведения по отношению к насекомым, в частности, рыжим лесным муравьям⁸.

Нами также было проанализировано содержимое желудков пойманных зверьков на наличие хитиновых остатков насекомых, но результат оказался отрицательным, что не дает возможности говорить о том, что мелкие млекопитающие используют муравьев как пищевой ресурс.

Для оценки роющей деятельности микромаммалей нами было подсчитано количество нор на контрольном участке и учетной площадке. На учетной площадке обнаружено 26, а на участке без модельных муравейников – 37 нор соответственно. Анализ по Краскеллу–Уоллису расстояний от нор микромаммалей до муравейников и от нор до муравьиных дорог не показал достоверных различий ($p > 0,05$). Тем не менее наличие муравейников является решающим фактором для расположения нор мелких млекопитающих, т. к. контрольный участок по промеренным расстояниям от нор до тропы достоверно отличается от учетной площадки ($p < 0,05$).

Подсчитаны средние расстояния от нор микромаммалей до муравьиных дорог и до самих модельных муравейников М1 и М2. Для М1 они составляют 4,4 и 7,1 м, для М2 – 5,3 и 9,5 м соответственно. Полученные данные свидетельствуют, что в среднем на участке с муравейником М1 норы располагаются ближе к муравейнику и муравьиным дорогам, чем на

⁶ Panteleeva S., Vygoniyailova O., Reznikova Zh. Red wood ants as a perilous temptation for small rodents. 4th Central European Workshop of Myrmecology. – Cluj-Napoca, Romania. 2011. – P. 61.

⁷ Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. – М: Наука, 1977. – С. 257.

⁸ Vorobyeva N., Vygoniyailova O., Reznikova Zh., Panteleeva S. First count, then hunt: cognitive aspects of ant-hunting in the field striped mouse *Apodemus agrarius* Pallas. ECBB VI. European Conference on Behavioural Biology. – Essen, Germany. 2012. – P. 122.

участке с муравейником М2. Возможно, это связано с меньшей динамикой численности муравьев модельного муравейника М1. Расчет корреляционной связи по Спирмену показал наличие достоверной отрицательной корреляции между динамической плотностью муравьев и количеством следов роющей активности мелких млекопитающих (коэффициент – 0,5). По зонам значимой зависимости не выявляется – видимо, они слишком узкие для зверьков (имеет значение только собственно наличие муравейников). Норы мелких млекопитающих обнаруживаются в 3-й кольцевой зоне относительно муравейника. Часть норок мышевидных грызунов находится на незначительном расстоянии от самих муравейников, что, скорее всего, связано с растительностью, преобладающей вокруг муравейников.

Общая диаграмма рассеяния распределения следов жизнедеятельности микромаммилий в пространстве демонстрирует нам существование двух групп зверьков (рис. 2). Одна группа селится на относительно небольшом удалении от муравейников, но при оптимальном значении динамической плотности муравьев – «осторожные», или «избегающие». Вторая группа – в непосредственной близости от муравейника (условно обозначаемые нами как «камикадзе», или «тяготеющие»). Возможно, существование норок вблизи муравейников является результатом конкурентных взаимоотношений между мелкими млекопитающими. Муравьи – фактор беспокойства, и появление части нор рядом с муравейниками является результатом конкуренции видов микромаммилий, живущих на одной территории и занимающих сходные экологические ниши.

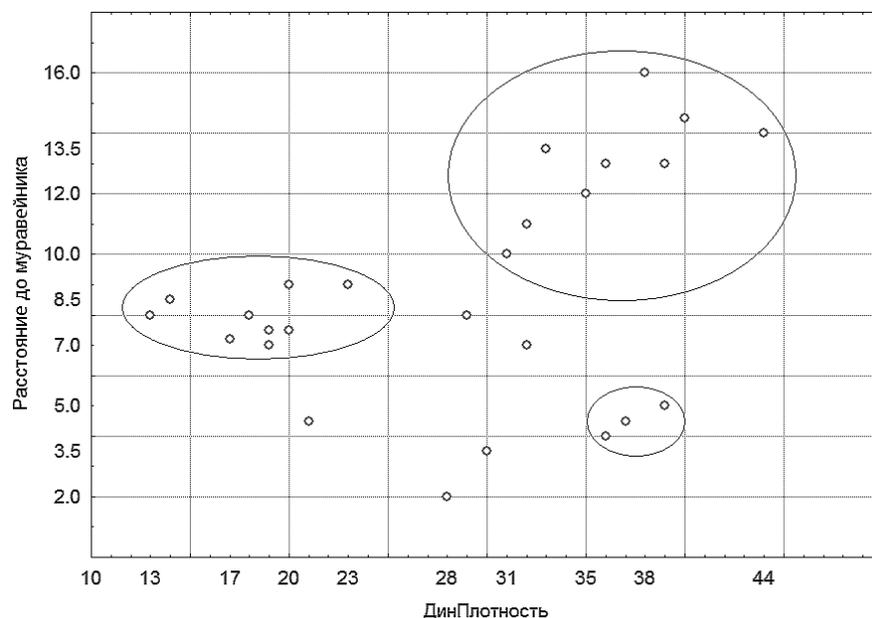


Рис. 2. Диаграмма рассеяния для нор мелких млекопитающих относительно муравейников

Fig. 2. Scatterplots for small mammal's holes in relation to anthills

Также проанализированы расстояния до норок от муравьиных дорог для обоих мура-

вейников (рис. 3). Обнаружено, что часть норок мелких млекопитающих находится в непосредственной близости от муравьиных дорог.

Можно сходным образом выделить два типа стратегии: 1-я группа – вблизи муравьиных дорог, но при оптимальном значении динамической плотности («влекомые»); 2-я группа – «осторожные», или «избегающие», которые селятся на удалении от муравьиных дорог. Такого рода гетерогенность, вероятно, обусловлена этологической стратегией микромаммаллий. Существование гетерогенной этологиче-

ской структуры популяций грызунов позволяет избегать полного перекрытия экологических ниш и дает несомненные преимущества. Относительно видового состава выделенных групп мы вправе предположить, что это – виды-доминанты и содоминанты: рыжая полевка и лесная мышь. «Ядро» группировки «камикадзе», по-видимому, составляют молодые особи, активно расселяющиеся и вытесняемые в более невыгодные условия.

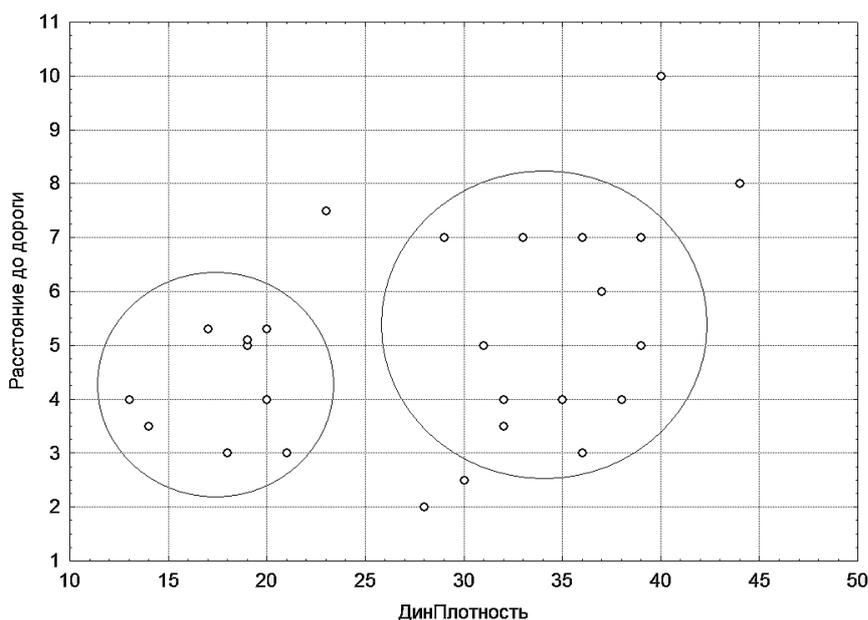


Рис. 3. Диаграмма рассеяния для нор мелких млекопитающих относительно муравьиных дорог

Fig. 3. Scatterplots for small mammal's holes in relation to anttrails

В целом, полученные данные свидетельствуют, что грызуны в основном не боятся подходить к муравьиным дорогам и муравейникам, вследствие чего их норы расположены в относительной близости от фактора беспокойства.

Сходные результаты получены нами ранее на тех же участках. Установлено, что растительный покров на участках с муравейниками более разнообразен и характеризуется увеличением количества видов растений за счет мирмекохоров. В целом характер расти-

тельного покрова таков, что для распределения в пространстве нор мелких млекопитающих, и, возможно, муравьиных дорог и муравейников, имеет значение микроклимат, создаваемый под пологом растительного покрова. Анализ расстояния от нор до муравейников показал, что наименьшее из них 5 м, однако основная масса нор концентрируется на расстоянии 10–30 м от муравейников. Муравьи являются фактором беспокойства для



мелких млекопитающих, но характер пригнетозной растительности, вероятно, нивелирует это воздействие⁹.

Исследование влияния рыжих лесных муравьев на численность и пространственное распределение микромаммалий ведется за рубежом с 1977 г. Браун и Дэвидсон предоставили результаты исследований в пустыне Сонора, предполагающие, что численность как муравьев-жнецов, так и грызунов увеличивалась в ответ на удаление другого таксона. В то же время явное увеличение числа грызунов после удаления муравьев не было статистически значимым¹⁰. Результаты сходного эксперимента, проведенного в пустыне Чиауа, также не обнаружили значительного эффекта удаления муравьев на популяцию грызунов, в то время как реакция самих муравьев на удаление грызунов была двоякой: вид *Pheidole xerophila* Wheeler демонстрировал увеличение количества муравьев-фуражиров без изменения числа колоний, тогда как *Pogonomyrtes desertorum* Wheeler, произошло заметное уменьшение числа колоний [9, с. 254].

В России подобные работы, направленные на подтверждение предположения, что мелкие мышевидные млекопитающие, возможно, избегают муравьиных поселений вследствие фактора беспокойства, проведены в окрестностях г. Новосибирска на участках смешанных рекреационных лесов до появления травостоя. Для учетов подбирали участки

размером 40 × 40 м на территориях рыжих лесных муравьев, и контрольные, вне муравьиных поселений в пределах тех же лесных массивов, сходные по характеру растительности, почвы, освещенности, уровню антропогенной нагрузки и особенностям микрорельефа. Учитывались норы с открытым входом и только обитаемые (остатки пищи, свежий помет, свежие выбросы). Расположение нор и открытых ходов наносили на карты, подсчитывали их общее количество и анализировали расположение относительно муравейников. Полученные предварительные данные позволили предположить, что роющая активность грызунов, отражающая их относительную численность, на территориях муравьев существенно ниже, чем на контрольных участках. При этом вне территорий, занятых муравьями, норы грызунов распределены относительно равномерно, а на территориях муравьев встречаются в основном отрезки ходов грызунов, видимые на поверхности почвы; немногочисленные норы появляются на расстоянии более 10 м от муравейников¹¹.

Результаты более поздних исследований в смешанном лесу в окрестностях г. Новосибирска позволили авторам утверждать, что рыжие лесные муравьи и мелкие млекопитающие связаны многоплановыми отношениями, включающими трофические взаимодействия, элементы топической конкуренции и синойкию. Межвидовые взаимодействия этих животных подвержены существенной сезонной

⁹ Мельник С. А., Борякова Е. Е., Караулова О. А. Взаимосвязь пространственного распределения мелких млекопитающих с компонентами биоценоза в условиях смешанного леса // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещания X Съезда Териологического общества при РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 53.

¹⁰ Brown J. H., Davidson D. W. Rodent seed-foraging strategies and competition with ants in the Sonoran Desert //

U.S. International Biological Program, Desert Biome, Utah State University, Logan, Utah. Final Progress Reports, Process Studies. – RM. 1979. – P. 52–55.

¹¹ Быкова И. В., Яковлев И. К., Дорошева Е. А., Выгоняйлова О. Б. Предварительные данные о влиянии рыжих лесных муравьев на численность и пространственное распределение мелких грызунов // Муравьи и защита леса: материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума. – Н. Новгород, 2009. – С. 50.



трансформации. В периоды своей высокой сезонной активности муравьи, выступая как фактор беспокойства, существенно снижают численность и роющую активность мелких млекопитающих на своей территории, а также создают препятствия для их расселения и изменяют показатели подвижности популяций. В периоды сезонного покоя муравьев, которые перемещаются вглубь почвы, муравейники, напротив, привлекают большое количество зверьков: с октября по май до 84 % гнезд муравьев содержат норы мышевидных грызунов и насекомоядных млекопитающих. Полученные результаты дают основания предположить наличие поведенческих коадаптаций у мелких млекопитающих и рыжих лесных муравьев¹².

Муравьи, возможно, используют обонятельные стимулы для детектирования присутствия на их территории мелких млекопитающих. Принято считать, что муравьи не вовлечены в обонятельную коммуникацию. Однако было показано, что *Cataglyphis* все еще использует одоранты для навигации. Например, муравьи распознают пищу или точно определяют неприметный вход в гнездо. Они могут использовать запахи окружающей среды в качестве обонятельных ориентиров, когда следуют привычными маршрутами. В ходе проведенных экспериментов муравьи изучали обонятельные сигналы вдоль своего пути домой и использовали эти сигналы в отсутствие другой навигационной информации [5, с. 102]. Использование способности различать запахи подтверждает тот факт, что ряд соединений стимулирует антеннальные реакции у муравьев и способен вызвать поведенческие реак-

ции. Так, муравьи, которые участвуют в опылении цветковых растений, эффективно привлекаются цветочными одорантами: 4-оксоизофореном, (E)-циннамальдегидом и (E)-циннамиловым спиртом [17, с. 34].

Так же как и мелкие млекопитающие, муравьи демонстрируют способности к гибкому применению полученного опыта. Так, их поведение уникально адаптировано к экологической нише, проявление ассоциативного обучения специфично для разных видов, включая использование различных стратегий [7, с. 10]. Муравьи-листорезы способны преодолевать проблему информационной асимметрии (одна группа обладает информацией, на которую должна реагировать другая). Это позволяет муравьям адаптивно модулировать свои усилия по расчистке трасс для перемещения [4, с. 183]. Муравьи *Formica neogagates* Emery пропускали часть ранее посещенных листьев черных берез, вероятность посещения встреченного листа составляла около 0,5, т. е. они частично избегают листьев, которые ранее посещали [19]. В условиях пустынь колонии разрабатывают стратегию кормодобывания для различных маршрутов, в то время как большинство муравьев, собирающих семена, могут кормиться как отдельные особи [2, с. 22]. Таким образом, избегание перекрывания экологических ниш муравьев и мышевидных грызунов облегчается с «обеих сторон». В то же время при переходе от гнезда к источникам пищи муравьями прокладываются траектории минимальной длины между двумя точками, связанные с предпочтением муравьев двигаться по прямым линиям [20, с. 19], что делает их доминантами в плане освоения

¹² Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И., Выгоняйлова О. Б. Полевые исследования пространственно-этологического взаимодействия мелких млекопитающих с рыжими лесными муравьями // Териофауна России и со-

предельных территорий: материалы междунаrod. совещания X Съезда Териологического общества при РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 316.



участка. Мелкие млекопитающие «подстраиваются» под маршруты, проложенные муравьями.

При исследовании взаимосвязей компонентов биоценоза необходимо максимально стремиться к приданию исследованию комплексного характера. Следовательно, изучение влияния растительного покрова на хронологическую структуру зооценозов определяется в качестве приоритетной задачи. Связь растительного покрова и сообществ млекопитающих в настоящее время является одним из ключевых моментов пространственной экологии, особенно в условиях возрастающего антропогенного пресса и рекреационной нагрузки. Зооценоз зачастую выступает в роли средообразующего фактора, его функционирование способствует сохранению структуры фитоценоза, а некоторые виды – элементы зооценоза – могут являться обязательным условием распространения некоторых фитоценозов. В то же время зооценоз не существует отдельно, но «вписан» в рамки фитоценоза. Изучение состава сообществ млекопитающих, в частности, микромаммалий, как удобного и пластичного компонента, в зависимости от характера фитоценозов, весьма перспективно и позволяет внести существенный вклад в исследование биоценозов в целом.

Растительный покров играет весьма важную роль в плане хронологической структуры популяций микромаммалий. Так, исследования, проведенные в 2013–2015 гг. в Кемпер Каунти, штат Миссисипи, США, показали, что в монокультурных сообществах снижается биологическое разнообразие грызунов, наблюдается угнетение размножения и воз-

растание индекса доминирования для хлопковых крыс [10, с. 260; 11, с. 242]. При изучении среды обитания мелких млекопитающих в хвойно-мелколиственных комплексах северной Беларуси были выявлены ландшафты, резко отличающиеся по своей емкости для этих животных. В однотипных лесных биотопах, таких как ельники, сосняки и производные от них мелколиственные леса выявлены существенные ландшафтные различия в видовом богатстве мелких млекопитающих и в их обилии. В лесных биотопах ландшафтов «глин» выявлено 20 видов мелких млекопитающих, а на «песках» лишь 7 видов. При этом значения локального видового богатства мелких млекопитающих на «глинах» в 1,5–3 раза больше, чем на «песках»¹³.

В условиях лесов Эфиопии установлено высокое разнообразие грызунов и хорошая уловистость в кустарниковых местообитаниях, что может быть связано с плотным растительным покровом, который непосредственно обеспечивает хорошее убежище для мелких млекопитающих [1, с. 385]. Сходные результаты были получены для песчаных дюн Монголии, в сообществах которых наибольшее видовое богатство и перекрытие экологических ниш обнаружено для кустарниковой среды обитания северных склонов – как более продуктивной, в отличие от менее продуктивных травянистых и пустынных местообитаний [21, с. 250].

Растительный покров оказывает косвенное влияние на распределение возбудителей различных заболеваний человека через пространственную структуру популяций грызунов. Так, трехлетнее исследование мелких

¹³ Соловей И. А. Ландшафтные особенности структуры ассоциаций мелких млекопитающих в хвойно-мелколиственных комплексах северной Беларуси // Те-

риофауна России и сопредельных территорий: материалы междунаро. совещания VII Съезда Териологического общества при РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – С. 335.



млекопитающих в эндемичном для хантавирусного легочного синдрома районе в штате Санта-Катарина в Южной Бразилии показало, что возникновение вспышек заболеваний JABV (Jabora) было связано с полом и численностью зверьков, в то время как JUQV (Juquitiba) был связан с полом, сезоном, температурой и местностью [12, с. 7]. *Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Mus musculus* и *Myodes glareolus* являются хозяевами *Enterocytozoon bieneusi* и могут играть важную роль в распространении возбудителей в юго-западных районах Польши, проявляя широкое генетическое разнообразие в изолятах грызунного происхождения [13, с. 245].

Мы провели исследования биоценозов на примере лесов Нижегородского Предволжья, позволяющие детализировать воздействие на пространственное распределение микромамманий растительного покрова и уточняющие характер подобного рода связей¹⁴ [22, с. 141; 23, с. 78].

Проведенный РСА-анализ показал наличие трех наиболее значимых факторов, влияющих на распределение нор микромамманий и на муравейники, из которых первый является основным, т. к. определяет почти 80 % дисперсии (учитывались только те виды растений, которые встречаются закономерно). Фактор отрицательно связан с растениями (показателями проективного покрытия), норками и динамической плотностью муравьев, и положительно – с самими муравейниками. Скорее всего, это наличие растительного покрова как

такое. Это, видимо, следует интерпретировать таким образом: муравьи могут построить муравейник в любом месте, растительность как таковая не является для них лимитирующим фактором. Тем не менее растения необходимы им для нормальной жизнедеятельности. Второй фактор, вероятно, микроклимат под пологом растительного покрова, который является важным компонентом в создании оптимальных условий для муравьев, и косвенно оказывает влияние на пространственное распределение нор мелких млекопитающих.

Таким образом, мы предполагаем, что связь между муравьями и мелкими млекопитающими осуществляется на уровне растительного покрова и является опосредованной.

Заключение

Мышевидные грызуны не избегают муравьиных дорог и муравейников, несмотря на то, что муравьи – фактор беспокойства. Предположительно это связано с растительностью в непосредственной близости от муравейников, микроклиматом и условиями, которые создаются растениями. Полученные результаты по распределению нор микромамманий в пространстве позволяют говорить о наличии двух групп мелких млекопитающих, характеризующихся различной этологической стратегией: «привлекаемые» – вблизи муравейников и дорог, но при оптимальном значении динамической плотности муравьев, и «избегающие» – селятся на удалении. «Ядро» группировок со-

¹⁴ Boryakova E. E., Melnik S. A., Sizova O. N. Vegetazione e distribuzione di piccoli mammiferi in Nizhny Novgorod Prima il fiume Volga (Predvolzhje) // Italian Science Review. – 2014. – № 3 (12). – P. 254. URL: <http://www.ias-journal.org/archive/2014/march/Boryakova.pdf>;

Boryakova E. E., Vorotnikov V. P., Melnik S. A. Ecological Distribution of the Pygmy Field Mouse (*Apodemus uralensis*) and Niche Differentiation in Micromammalia Communities of Conifer-Deciduous Forests of the Volga

Upland // Вопросы трансформации образования: сб. статей. – 2015. – № 2. – P. 40; Boryakova E. E. Распределение мелких млекопитающих и растительный покров на примере широколиственных лесов Нижегородского Предволжья // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов: сб. статей V Межд. научно-практ. конференции. – М.: Планета, 2015. – С. 128.



ставляют, вероятно, молодые особи видов-доминантов. Существование гетерогенной экологической структуры популяций грызунов позволяет избегать полного перекрытия экологических ниш. «Тяготение» зверьков к муравейникам нельзя объяснить трофической привлекательностью для них особей *Formica aquilonia*, поскольку нами не было получено никаких доказательств того, что микромаммы используют муравьев как пищевой ресурс,

по крайней мере, рыжая полевка и желтогорлая и лесная мыши.

Таким образом, взаимодействие «маммиологической» и «мирмекологической» составляющих биоценозов в условиях смешанных лесов Нижегородского Предволжья, опосредовано, по-видимому, влиянием растительного покрова, носит сложный характер и требует дальнейшего изучения.

Благодарности. Авторы искренне благодарят своих коллег В. А. Зрянина и Н. А. Новоселову, сотрудников кафедры ботаники и зоологии ННГУ, за помощь в интерпретации полученных результатов и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Bantihun G., Bekele A.** Population structure of small mammals with different seasons and habitats in Arditsy Forest, Awi Zone, Ethiopia // International Journal of Biodiversity and Conservation. – 2015. – Vol. 7 (8). – P. 378–387. DOI: <https://doi.org/10.5897/IJBC2015.0858>
2. **Bodnar M., Okińczyk N., Vela-Pérez M.** Mathematical model for path selection by ants between nest and food source // Mathematical Biosciences. – 2017. – Vol. 285. – P. 14–24. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2016.12.002>
3. **Boryakov I. V., Vorotnikov V. P., Boryakova E. E.** Using information technologies for phytosociological data storage and processing // Botanical Journal. – 2005. – Vol. 90, № 1. – P. 95–104.
4. **Bruce A. I., Czaczkes T. J., Burd M.** Tall trails: ants resolve an asymmetry of information and capacity in collective maintenance of infrastructure // Animal Behaviour. – 2017. – Vol. 127. – P. 179–185. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.018>
5. **Buehlmann C., Grahamb P., Hansson B. S., Knadena M.** Desert ants use olfactory scenes for navigation // Animal Behaviour. – 2015. – Vol. 106. – P. 99–105. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.029>
6. **Hagenah N., Bennett N. C.** Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos // Journal of Zoology. – 2013. – Vol. 289, Issue 1. – P. 19–26. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00958.x>
7. **Hollis K. L.** Ants and antlions: The impact of ecology, coevolution and learning on an insect predator-prey relationship // Behavioural Processes. – 2017. – Vol. 139. – P. 4–11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.12.002>
8. **James H. B.** Interactions between Rodents and Ants in the Chihuahuan Desert: An Update // The Ecological Society of America. – 1994. – Vol. 75, Issue 1. – P. 252–255. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939400>
9. **Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.** Organisms as Ecosystem Engineers // Oikos. – 1994. – Vol. 69, № 3. – P. 373–386. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545850>
10. **King K. L., Homyack J. A., Wigley T. B. et al.** Response of rodent community structure and population demographics to intercropping switchgrass within loblolly pine plantations in a forest-dominated landscape // Biomass and Bioenergy. – 2014. – Vol. 69. – P. 255–264. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biombioe.2014.07.006>



11. **Larsen A. L., Homyack J. A., Wigley T. B. et al.** Effects of habitat modification on cotton rat population dynamics and rodent community structure // *Forest Ecology and Management*. – 2016. – Vol. 376. – P. 238–246. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.018>
12. **Oliveira R. C., Gentile R., Guterres A. et al.** Ecological study of hantavirus infection in wild rodents in an endemic area in Brazil // *Acta Tropica*. – 2014. – Vol. 131. – P. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.11.016>
13. **Perec-Matysiak A., Buńkowska-Gawlik K., Kváč M. et al.** Diversity of Enterocytozoon bienersi genotypes among small rodents in southwestern Poland // *Veterinary Parasitology*. – 2015. – Vol. 214, Issues 3-4. – P. 242–246. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.10.018>
14. **Romero G. Q., Gonçalves-Souza T., Vieira C., Koricheva J.** Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis // *Biological Reviews*. – 2015. – Vol. 90, Issue 3. – P. 877–890. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12138>
15. **Stein A., Gerstner K., Kreft H.** Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales // *Ecology Letters*. – 2014. – Vol. 17, Issue 7. – P. 866–880. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
16. **Streitberger M., Fartmann Th.** Vegetation and climate determine ant-mound occupancy by a declining herbivorous insect in grasslands // *Acta Oecologica*. – 2015. – Vol. 68. – P. 43–49. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.07.004>
17. **Vega C. de, Herrera C. M., Dötterl S.** Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2014. – Vol. 16, Issue 1. – P. 32–42. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2013.11.002>
18. **Visser S. de, Thébault E., Ruiter P. C. de.** Ecosystem Engineers, Keystone Species // *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. – 2012. – P. 3299–3306. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0851-3_569
19. **Warburg I., Whitford W. G., Steinberger Y.** Colony size and foraging strategies in desert seed harvester ants // *Journal of Arid Environments*. – 2017. In Press. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.04.016>
20. **Weseloh R. M.** Patterns of Foraging of the Forest Ant *Formica neogagates* Emery (Hymenoptera: Formicidae) on Tree Branches // *Biological Control*. – 2001. – Vol. 20, Issue 1. – P. 16–22. DOI: <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0880>
21. **Zhong W., Wang G., Zhou Q. et al.** Spatial niche partitioning of coexisting small mammals in sand dunes // *Italian Journal of Zoology*. – 2016. – Vol. 83, Issue 2. – P. 248–254. DOI: <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1139636>
22. **Борякова Е. Е., Лямина Н. С.** Пространственная структура сообществ мелких млекопитающих и ее связь с фитоценозом // *Вестник Оренбургского государственного университета*. – 2013. – № 6 (155). – С. 138–142.
23. **Борякова Е. Е.** Связь пространственной структуры сообществ мелких млекопитающих и растительного покрова как компонентов биоценоза // *Динамика систем, механизмов и машин*. – 2014. – № 6. – С. 77–79.
24. **Зрянин В. А., Новоселова Н. А., Петрушова Е. С.** Анализ растительных группировок вокруг муравейников рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // *Поволжский экологический журнал*. – 2004. – № 1. – С. 48–51.
25. **Коноплева Е. Е.** Структура и динамика комплекса муравейников северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) в разных лесорастительных условиях // *Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского*. – 2010. – № 2 (2). – С. 407–412.



DOI: [10.15293/2226-3365.1703.11](https://doi.org/10.15293/2226-3365.1703.11)

Elena Evgenievna Boryakova, Candidate of Biological Sciences, Associate professor, Botany and Zoology Department, Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhniy Novgorod, Russian Federation.

ORCID ID: <http://orcid.org/0000-0002-0096-3216>

E-mail: boryakova@mail.ru

Svetlana Anatolievna Melnik, Candidate of Biological Sciences, Associate professor, Botany and Zoology Department, Institute of Biology and Biomedicine, Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhniy Novgorod, Russian Federation.

ORCID ID: <http://orcid.org/0000-0003-3391-5058>

E-mail: s_melnik72@mail.ru

Spatial distribution of small mammals depending on the influence of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) and vegetation cover in conditions of the Volga Upland

Abstract

Introduction. The article presents the results of research devoted to the study of the spatial interaction of small mammals and red wood ants as species with overlapping ecological niches.

The aim of the research is to study the influence of ants *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) on the spatial structure of *Micromammalia* populations in mixed forest.

Materials and Methods. The research involved trapping of mammals, which was carried out by means of Gero traps. Geobotanical descriptions were made according to standard methods using areas 20 × 20 m; the package Statistica 6.0 was used for processing of results.

Results. It is revealed that mouse-like rodents follow ant-trails despite the disturbance factor caused by ants. It is presumably due to vegetation in the immediate vicinity of anthills, and the conditions created by the plants. The obtained results enable the authors to conclude that there are two groups of small mammals with different ecological strategies: mammals inhabiting areas near ant-trails and ant-hills, and so-called "careful" ones, which settle over a distance. The "core" of the both groups probably includes dominant species, such as the bank vole *Cletrionomys glareolus* and the Pygmy field mouse *Apodemus uralensis*. The results of the study did not show that mammals, inhabiting areas near ant-trails and anthills, were attracted by species *Formica aquilonia* on trophic level. The study did not find the evidence of using ants as a food resource.

Conclusions. The interaction of small mammals and ants in the mixed forests of the Volga Upland is, apparently, mediated by the influence of vegetation.

Keywords

Small mammals; Burrow; Vegetation cover; Distance; Ant hills; Ant trails; Spatial heterogeneity.



REFERENCES

1. Bantihun G., Bekele A. Population structure of small mammals with different seasons and habitats in Arditsy Forest, Awi Zone, Ethiopia. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 2015, vol. 7 (8), pp. 378–387. DOI: <https://doi.org/10.5897/IJBC2015.0858>
2. Bodnar M., Okińczyc N., Vela-Pérez M. Mathematical model for path selection by ants between nest and food source. *Mathematical Biosciences*, 2017, vol. 285, pp. 14–24. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2016.12.002>
3. Boryakov I. V., Vorotnikov V. P., Boryakova E. E. Using information technologies for phytosociological data storage and processing. *Botanical Journal*, 2005, vol. 90, no. 1, pp. 95–104. (In Russian) URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=9131161>
4. Bruce A. I., Czaczkes T. J., Burd M. Tall trails: ants resolve an asymmetry of information and capacity in collective maintenance of infrastructure. *Animal Behaviour*, 2017, vol. 127, pp. 179–185. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.018>
5. Buehlmann C., Grahamb P., Hansson B. S., Knadena M. Desert ants use olfactory scenes for navigation. *Animal Behaviour*, 2015, vol. 106, pp. 99–105. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.029>
6. Hagenah N., Bennett N. C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos. *Journal of Zoology*, 2013, vol. 289, no. 1, pp. 19–26. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00958.x>
7. Hollis K. L. Ants and antlions: The impact of ecology, coevolution and learning on an insect predator-prey relationship. *Behavioural Processes*, 2017, vol. 139, pp. 4–11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.12.002>
8. James H. B. Interactions between Rodents and Ants in the Chihuahuan Desert: An Update. *The Ecological Society of America*, 1994, vol. 75, no. 1, pp. 252–255. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939400>
9. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, 1994, vol. 69, no. 3, pp. 373–386. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545850>
10. King K. L., Homyack J. A., Wigley T. B. et al. Response of rodent community structure and population demographics to intercropping switchgrass within loblolly pine plantations in a forest-dominated landscape. *Biomass and Bioenergy*, 2014, vol. 69, pp. 255–264. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biombioe.2014.07.006>
11. Larsen A. L., Homyack J. A., Wigley T. B. et al. Effects of habitat modification on cotton rat population dynamics and rodent community structure. *Forest Ecology and Management*, 2016, vol. 376, pp. 238–246. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.018>
12. Oliveira R. C., Gentile R., Guterres A. et al. Ecological study of hantavirus infection in wild rodents in an endemic area in Brazil. *Acta Tropica*, 2014, vol. 131, pp. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.11.016>
13. Perek-Matysiak A., Buńkowska-Gawlik K., Kvač M. et al. Diversity of Enterocytozoon bienersi genotypes among small rodents in southwestern Poland. *Veterinary Parasitology*, 2015, vol. 214, no. 3-4, pp. 242–246. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.10.018>
14. Romero G. Q., Gonçalves-Souza T., Vieira C., Koricheva J. Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 2015, vol. 90, no. 3, pp. 877–890. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12138>



15. Stein A., Gerstner K., Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, vol. 17, no. 7, pp. 866–880. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
16. Streitberger M., Fartmann Th. Vegetation and climate determine ant-mound occupancy by a declining herbivorous insect in grasslands. *Acta Oecologica*, 2015, vol. 68, pp. 43–49. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.07.004>
17. Vega C. de, Herrera C. M., Dötterl S. Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2014, vol. 16, no. 1, pp. 32–42. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2013.11.00>
18. Visser S. de, Thébault E., de Ruiter P. C. Ecosystem Engineers, Keystone Species. *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*, 2012, pp. 3299–3306. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0851-3_569
19. Warburg I., Whitford W. G., Steinberger Y. Colony size and foraging strategies in desert seed harvester ants. *Journal of Arid Environments*, 2017. In Press. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.04.016>
20. Weseloh R. M. Patterns of Foraging of the Forest Ant *Formica neogagates* Emery (Hymenoptera: Formicidae) on Tree Branches. *Biological Control*, 2001, vol. 20, no. 1, pp. 16–22. DOI: <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0880>
21. Zhong W., Wang G., Zhou Q. et al. Spatial niche partitioning of coexisting small mammals in sand dunes. *Italian Journal of Zoology*, 2016, vol. 83, no. 2, pp. 248–254. DOI: <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1139636>
22. Boryakova E. E., Lyamina N. S. Spatial structure of small mammalian communities and its relation to phytocenosis. *Bulletin of the Orenburg State University*, 2013, no. 6, pp. 138–142. (In Russian) URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=20227484>
23. Boryakova E. E. Communication between spatial structure of micromammals communities and vegetation cover as the biocenosis components. *Dynamics of Systems, Mechanisms and Machines*, 2014, no. 6, pp. 77–79. (In Russian) URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=22538439>
24. Zryanin V. A., Novoselova N. A., Petrushova E. S. An analysis of vegetative groups around red wood anthills (Hymenoptera, Formicidae). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2004, no. 1, pp. 48–51. (In Russian) URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=9166723>
25. Konopleva E. E. Anthill structure and dynamics of northern wood ants *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) under different forest growth conditions. *Bulletin of the Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, 2010, no. 2–2, pp. 407–412. (In Russian) URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=15529280>



This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited. (CC BY 4.0).