

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ВЛИЯНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (НА ПРИМЕРЕ ПУСТЫНСКОГО ЗАКАЗНИКА НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

Е. Е. Борякова, С. А. Мельник, О. А. Караулова

ФГАОУ ВПО «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Поступила в редакцию 27.09.2016 г.

Аннотация. В статье рассмотрено возможное влияние рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* Yagr. (Hymenoptera, Formicidae) на хорологическую структуру следов роющей активности мелких млекопитающих в условиях смешанного леса. Муравьи как инженерные виды, преобразующие собственную среду обитания и существенно воздействующие на пространственное распределение многих видов животных, вероятно, взаимодействуют с микромаммами, которые – в свою очередь – являются важным звеном естественных экосистем и характеризуются высокими показателями численности. Отлов мелких млекопитающих проводили с помощью стандартных ловушек Геро, описание растительных ассоциаций осуществляли по общепринятой геоботанической методике. Отловлены представители трех видов грызунов: *Apodemus uralensis* L. (малая лесная мышь), *Clethrionomys glareolus* Scheber (европейская рыжая полевка) и *Apodemus flavicolis* Melchior (желтогорлая мышь). Полевые данные переводились в электронную форму с помощью оригинального пакета EcoDat и подвергались обработке средствами программы Statistica 6.0. Для выделения сходных групп, снижения размерности и визуального представления результатов исследований применялся метод главных компонент Principal Components Analysis (PCA). Фитоиндикацию по факторам среды осуществляли с использованием шкал Г. Элленберга. Показано существование гетерогенности в распределении в пространстве нор микромаммалей, и наличие двух групп мышевидных грызунов: не избегающих фактора беспокойства (условно названные нами «бесстрашные»), и селящихся на безопасном удалении от муравейников и муравьиных дорог («осторожные»). Существование дифференциации в населении микромаммалей, вероятно, является результатом конкуренции внутри сообществ мелких млекопитающих. Гетерогенность растительности на исследованных пробных площадях, вероятно, имеет определенное значение, как для беспозвоночных, так и для мелких млекопитающих. Растительные группировки сопряжены с расстояниями от нор микромаммалей до муравьиных дорог и муравейников и представлены в основном нанофанерофитами. Связь между муравьями и мелкими млекопитающими опосредована воздействием растительного покрова. В целом для беспозвоночных передвижение под пологом растительности оказывается более значимым, чем для мелких млекопитающих.

Ключевые слова: норы микромаммалей, растительный покров, пространственная гетерогенность структуры, расстояние до муравейника, расстояние до муравьиных дорог

Пространственная неоднородность сообществ является условием их нормального функционирования. По мнению некоторых авторов, в экологическом понимании ландшафт представляет не единую мозаику составляющих его элементов, а набор мозаик местообитаний организмов, популяций, сообществ, флор и фаун, каждой из которых соответствует свой рисунок [1-2]. Хорологическое взаимодействие как компонентов био-

ценоза, так и отдельных видов весьма интересно и заслуживает пристального внимания. Особенно это касается тех видов, которые могут оказывать влияние на облик сообщества.

Мелкие млекопитающие, как наиболее значительная по биомассе и видовому разнообразию группа животных, играют важную роль в структуре не только природных, но и антропогенных ценозов, принимая активное участие в биологическом круговороте веществ и трансформации энергии биосферы [3-5]. Деятельность таких ви-

дов оказывает непропорциональное влияние на характер появления, распределения и плотности других видов в сообществе [6-7]. С другой стороны, к «инженерным» видам принадлежат рыжие лесные муравьи: они существенно преобразуют среду обитания и воздействуют на численность, пространственное распределение и характер поведения многих видов животных [8-9].

Муравьи играют ключевую роль в экосистемах, в которых они обитают, изменяя местные почвенные условия, приводят к изменениям растительных сообществ и обогащению окружающей территории [10]. Вследствие широкой распространенности они также используются как биоиндикаторы, например, для оценки последствий пастбищной депрессии [11]. Появление и активность муравьев являются важными факторами экосистемных процессов; характер их распространения и видовое богатство могут быть использованы в качестве эффективных показателей реакции на температурные изменения и хищничество в лесных экосистемах [12].

Взаимодействие этих групп – «териологической» и «мирмекологической» компонент биоценоза – представляет существенный интерес в рамках пространственной экологии, и носит, вероятно, достаточно сложный характер.

Целью данной работы является изучение влияния рыжих лесных муравьев на пространственное распределение мелких млекопитающих в условиях смешанного леса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в летние месяцы (июнь-июль) 2013 и 2014 гг. на территории Пустынского заказника Арзамасского района Нижегородской области. Для оценки взаимодействия мелких млекопитающих с муравьями была заложена учетная площадь, на которой находились модельные муравейники, заселенные видом *Formica aquilonia* Yarrow. (Hymenoptera, Formicidae). Муравейники выбирали по максимальному числу дорог (численности семьи) и оптимальному состоянию (конический купол, активно развивающиеся гнезда). При описании муравейников измеряли следующие параметры: высота купола (h, см), общая высота с валом (H, см), диаметр купола (d, см), диаметр вала (D, см). Также нами определялась интенсивность движения на дорогах (количество особей/мин), при этом учитывались особи, идущие в одном направле-

нии в течение 5 мин. через поперечное сечение дороги. Геоботаническое описание проводили по стандартной методике с использованием шкалы обилия Браун-Бланке. В качестве контроля был выбран участок, занятый такой же растительной ассоциацией, но отличающийся отсутствием муравейников. Оба участка представлены одной растительной ассоциацией: *Tilietum asaroso-lamiosum* (Липняк копытнево-яснотковый) и сходны по степени антропогенной нагрузки (оценку осуществляли по проективному покрытию). Для детализации геоботанических описаний закладывали серии раункиеровских площадок в пределах каждой пробной площади (1x1 м). Отлов мелких млекопитающих осуществлялся с помощью стандартных давилок конструкции Геро. Давилки располагались по пробным площадям размером 20x20 метров методом случайных чисел. Демографические параметры населения мелких млекопитающих на всех исследованных участках не показали существенных различий (использован метод ловчих линий, отработано в 2013 г. 450 лов./сут., в 2014 г. – 600 лов./сут. соответственно). Отловлено 162 зверька, относящихся к 3 видам: европейская рыжая полевка *Cletrionomys glareolus* Scheber., желтогорлая мышь *Apodemus flavicollis* Melchior., малая лесная мышь *Apodemus uralensis* L. На всех участках были закартированы мелкие норы.

Полевые данные переводились в электронную форму с помощью оригинального программного обеспечения EcoDat [13] и подвергались обработке с использованием пакета Statistica 6.0. Для выделения сходных групп, снижения размерности и визуального представления результатов исследований применялся метод Principal Components Analysis (PCA).

Фитоиндикацию по факторам среды осуществляли с использованием шкал Г. Элленберга [14]. Получены величины значения четырех факторов, наиболее варьирующих в мезомасштабе – освещенности L, влажности F, реакции почвы R, обеспеченности азотом N.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая численность особей в муравейнике А составила приблизительно 1 млн. особей, в муравейнике В – 1.2 млн. особей (табл. 1).

При сравнении населения мелких млекопитающих исследованных участков были использованы следующие индексы альфа-разнообразия (табл. 2).

Анализ индексов разнообразия не показывает существенных различий населения мелких млекопитающих на исследованных участках.

Количество нор является важным показателем роющей деятельности микромаммилий [15], поэтому нами было подсчитано количество нор на обоих участках. На опытном участке обнаружено 25 нор, а на участке без муравейников – 42 норы. Различие в количестве нор свидетельствует о степени роющей активности мелких млекопитающих на исследованных участках. Так как наличие муравьев – единственное существенное отличие контрольного участка от учетного, мы вправе предположить, что именно этот фактор и является причиной, определяющей существование различающегося количества нор.

В работе О.Б. Выгоняйловой [16] показано, что норки зверьков располагаются между дорогами и муравейниками, поэтому часть территории млекопитающими не задействуется. Таким образом, возможно, разница в количестве нор связана с наличием достаточного свободного места, которое грызуны могут использовать. Сходным образом ведут себя беспозвоночные животные, они актуализируют пространство между дорогами и муравейниками [8].

Для оценки взаимодействия мелких млекопитающих с муравьями было проанализировано расстояние от норы до ближайшей муравьиной дороги и от норы до муравейника (рис. 1). Необходимо отметить, что мелкие млекопитающие избегают, по возможности, муравьиных дорог и муравейников. Наименьшее расстояние от нор до дороги составляет 2 м. Анализ расстояния от нор до муравейников показал, что наименьшее из них – около 5 м, а основная масса жилищ концентрируется вблизи муравейника на относительно безопасном для зверьков удалении.

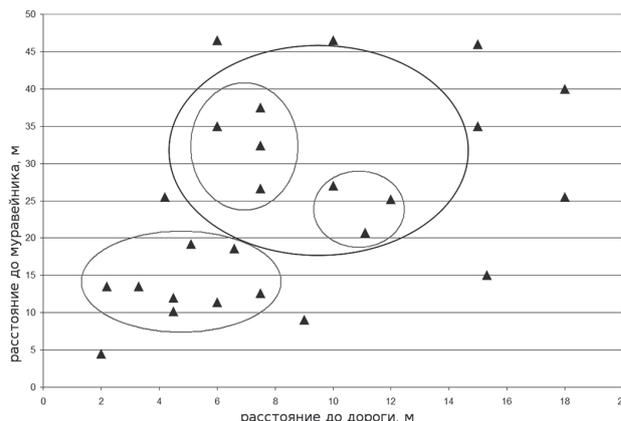


Рис. 1. Распределение нор мелких млекопитающих в зависимости от расстояния (м) до муравейника и до дороги (2013 г.)

Тем не менее, распределение следов роющей активности микромаммилий в пространстве в целом явно гетерогенно. Мы можем выделить как минимум 2 группы. Часть мелких млекопитающих устраивает норы на достаточно близком расстоянии к фактору беспокойства, не отходя от муравейников далее, чем на 20 м, и от дорог – на 8 м соответственно (условно обозначим их как «бесстрашные»). Возможно, это – следствие конкуренции на ограниченных пространствах, когда более молодые животные оттесняются в менее выгодные условия. Еще одна группа – «умеренно осторожные», их норы расположены на расстоянии 25-40 м от муравейников и 6-12 м – от дорог (рис. 1).

В 2014 году нами также было проанализировано расстояние от нор микромаммилий до муравьиных дорог и от нор до муравейника. Было подтверждено, что мелкие млекопитающие избегают дорог, но в определенной степени. Наименьшим

Таблица 1.

Параметры модельных муравейников

| № | Число дорог | Численность колонн (семьи), тыс. особей | D/d, см | H/h, см |
|---|-------------|---|---------|---------|
| A | 6 | 162 - 238 (981) | 200/140 | 100/75 |
| B | 8 | 144 - 228 (1174) | 190/140 | 110/85 |

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

Таблица 2.

Оценка видового разнообразия мелких млекопитающих на исследованных участках (2013 г.)

| Участок с муравейниками | | Контрольный участок | |
|-------------------------|------|---------------------|------|
| Шеннона (ln) | 0.98 | Шеннона (ln) | 1.03 |
| Менхиника | 0.75 | Менхиника | 0.87 |
| Симпсона (1/D) | 2.79 | Симпсона (1/D) | 3.14 |
| Бергера-Паркера | 0.44 | Бергера-Паркера | 0.42 |

расстоянием от нор до дороги является 3 м. Доля нор на участке, которые находились на расстоянии 5-10 м от муравьиных дорог, составляет 70%. Тем не менее, можно предположить, что основная масса грызунов не боится подходить к муравьиным дорогам – если это необходимо. Гетерогенность в пространственном распределении следов роющей активности выявляется визуально, но не столь четко (рис. 2).

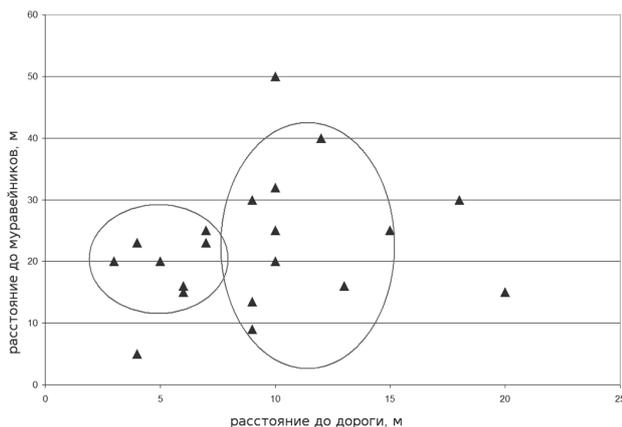


Рис. 2. Распределение нор мелких млекопитающих в зависимости от расстояния (м) до муравейника и до дороги (2014 г.)

В целом расстояние от нор микромаммалей до муравьиных дорог оказывается достоверно меньше, чем до муравейников ($p < 0.05$, тест Манна-Уитни) (рис. 3, 4).

Полученные нами результаты сопоставимы с результатами исследования Пантелеевой С.Н. с соавторами в смешанном лесу окрестностей г. Новосибирска. Ими с помощью учетов численности, подвижности и роющей активности мелких млекопитающих на участках с высокими и низкими показателями динамической плотности рыжих лесных муравьев и в самих муравейниках, впервые исследовано взаимодействие этих животных. Видовой состав и структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих сходны на территориях, контролируемых муравьями и почти свободных от них. Выявлено 10 видов грызунов и 6 насекомоядных, с доминированием в разные годы разных видов полевок. В периоды высокой сезонной активности муравьев их взаимодействие с мелкими млекопитающими носит характер топической конкуренции. Об этом говорит меньшая численность зверьков на территориях, используемых муравьями, а также соотношение мигрантов и резидентов. Фуражировочные дороги муравьев с высокой плотностью агрессивных насекомых

могут являться барьерами, затрудняющими естественную миграцию поздних выводков зверьков. Беспокоящее воздействие приводит к снижению роющей активности грызунов на кормовых участках муравьев. В то же время, в периоды сезонного покоя муравьев, которые перемещаются вглубь почвы, муравейники привлекают большое количество зверьков. Видовой состав животных, посещающих муравейники, не обладает специфичностью и отражает состав сообщества, обитающего на территории [17].

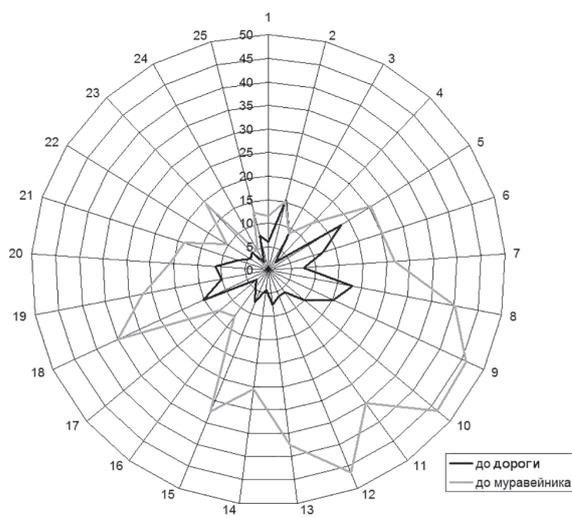


Рис. 3. Распределение расстояний от нор до муравьиных дорог и до муравейников (2013 г.)

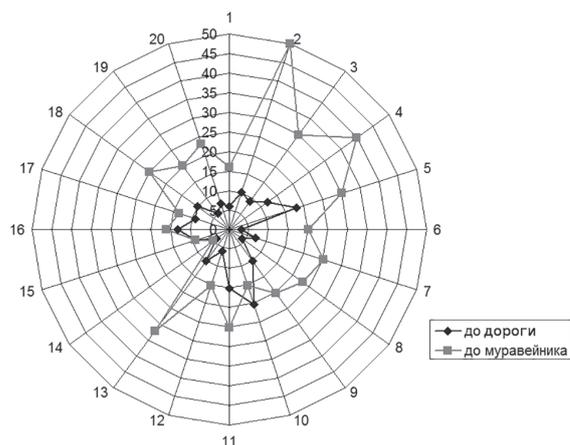


Рис. 4. Распределение расстояний от нор до муравьиных дорог и до муравейников (2014 г.)

Различия по расстояниям от нор мелких млекопитающих до муравьиных дорог и до муравейников по годам не выявлены ($p > 0.05$ по критерию Манна-Уитни) – вероятно, в силу разброса дисперсий. Таким образом, для факторного анализа

мы использовали объединенные данные. Цель PCA-анализа – выявить факторы, характеризующие влияние на распределение в пространстве нор микромаммий растительного покрова. Гетерогенность растительности на исследованных пробных площадях, вероятно, имеет определенное значение, как для беспозвоночных, так и для мелких млекопитающих.

Согласно результатам факторного анализа, приведенным на рис. 5, фактор 1 характеризует взаимоотношения растений, не относящихся к доминантам: *Carex pilosa* Scop. (осока волосистая), *Aegopodium podagraria* L. (сныть), *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (щитовник мужской). Растительные группировки сопряжены с расстояниями от нор микромаммий до муравьиных дорог и муравейников. Эта группа представлена в основном нанофанерофитами. Располагаются выше среднего уровня травяно-кустарничкового яруса, слагают в нем верхний подъярус. Группировка образована по пространственному признаку. Им «противопоставлены» *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница) и *Carex digitata* L. (осока пальчатая). 2-й фактор характеризует в целом взаимоотношения растений, слагающих растительный покров. Этот фактор имеет слабое воздействие на распределения норок микромаммий. Видимо, его влияние опосредовано. В целом для насекомых передвижение под пологом растительности оказывается более значимым, чем для мелких млекопитающих.

Результаты корреляционного анализа по Спирмену подтверждают наличие зависимости между расстоянием от нор микромаммий до муравейников и до дорог с *Carex pilosa*: 0.52 и 0.41 соответственно ($p < 0.05$).

| Переменные | Фактор 1 | Фактор 2 |
|------------------------------------|----------|----------|
| <i>Aegopodium podagraria</i> L. | -0.653 | -0.227 |
| <i>Asarum europaeum</i> L. | 0.092 | 0.171 |
| <i>Lathyrus vernus</i> L. | -0.705 | 0.372 |
| <i>Maianthemum bifolium</i> L. | 0.072 | -0.200 |
| <i>Carex pilosa</i> Scop. | -0.489 | -0.232 |
| <i>Galium odoratum</i> L. | 0.169 | -0.550 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> Schott | -0.653 | 0.278 |
| <i>Mercurialis perennis</i> L. | -0.175 | 0.040 |
| <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort. | 0.479 | 0.383 |
| <i>Stellaria holostea</i> L. | -0.009 | 0.728 |
| <i>Carex digitata</i> L. | 0.463 | -0.005 |
| <i>Lamium maculatum</i> L. | -0.122 | -0.219 |
| <i>Glechoma hederacea</i> L. | 0.101 | 0.383 |
| <i>Viola hirta</i> L. | 0.203 | 0.208 |
| расстояние до муравьиных дорог | -0.378 | 0.140 |
| расстояние до муравейника | -0.413 | 0.074 |

Рис. 5. Результаты факторного анализа методом PCA

Таким образом, для распределения в пространстве нор мелких млекопитающих, и – вероятно – муравьиных дорог и муравейников имеет значение микроклимат, создаваемый под пологом растительного покрова.

Полученные нами данные совпадают с результатами более ранних исследований [18-20], подтверждающими существование связи между характером растительного покрова и пространственной структурой популяций мелких млекопитающих. PCA-анализ показал неоднородность растительного покрова на исследованных пробных площадях (рис. 6). Одну выраженную группу слагают лесопушечные виды *Equisetum pratense* Ehrh. (хвощ луговой) и *Glechoma hederacea* L. (будра плющевидная). В верхней части диаграммы находятся нанофанерофиты, составляющие верхний подъярус травяно-кустарничкового яруса: *Dryopteris filix-mas*, *Carex pilosa* и др. Ниже – группа типично неморальных видов (*Mercurialis perennis* L. (пролесник), *Pulmonaria obscura*, *Aegopodium podagraria* и др.). Обособленно находится вид из бореальной свиты – *Oxalis acetosella* L. (кислица).

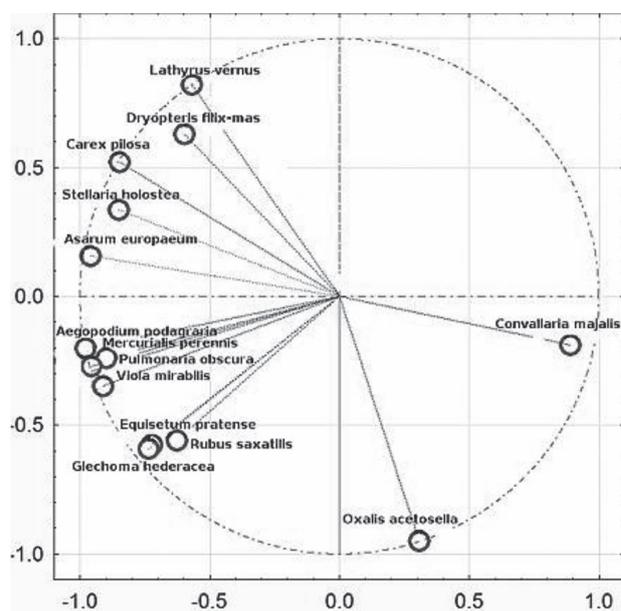


Рис. 6. Пространственная неоднородность растительного покрова на исследованных пробных площадях (Борякова, Лямина, 2013)

Связь пространственной структуры популяций мелких млекопитающих с растительным покровом была отмечена и зарубежными исследователями. Так, южноамериканские длиннохвостые рисовые хомячки *Oligoryzomys longicaudatus* на юге Аргентины демонстрируют приуроченность

к строго определенной структуре растительности и ее флористическому составу. *O. longicaudatus* предпочитает влажные участки с обильным покрытием, зверьки выбирают микросайты с высокой сомкнутостью и хорошо выраженным подлеском, что позволяет обеспечить защиту от хищников [21]. Вариации в структуре популяции хозяина могут играть важную роль в передаче вируса [22-23].

В сообществах песчаных дюн Монголии наибольшее видовое богатство и перекрывание экологических ниш мелких млекопитающих обнаружено для кустарниковой среды обитания северных склонов – как более продуктивной, в отличие от менее продуктивных травянистых и пустынных местообитаний [25].

Существование неоднородности растительного покрова вблизи муравейников отмечалось рядом исследователей. Так, вокруг муравейников *Formica rufa* (s. lat.) выделяются 3 кольцевые зоны растительности по биомассе и 3 группировки растений по преференции [26]. Исследование Карлсона и Уитфорд (1991) показало, что состав растительности, расположенной рядом с гнездами, в значительной степени зависит от мирмекохории [26].

Зряниным В.А. и Новоселовой Н.А. было выявлено, что вокруг муравейников концентрируются растения, которые в окружающем растительном покрове имеют низкое обилие. В лесных биогеоценозах это: группировка злаковых растений, нитрофил – крапива, подмаренники душистый и мягкий, полынь горькая, щавель конский и щавелек. Перечисленные растения обозначены как «тяготеющие» к муравейникам. Они не являются мирмекохорами, но, случайно попадая в растительные группировки, окружающие гнезда муравьев, находят здесь благоприятные условия для произрастания, в частности, обогащенность почвы питательными веществами.

Другую группу растений, тяготеющих к муравейникам, составляют облигатные и факультативные мирмекохоры (вероника лекарственная, копытень, кислица, марьяники дубравный и луговой, медуница, ожика волосистая, перловник, пролесник, фиалки опушенная и удивительная, хохлатка плотная, чистотел). Их распределение вокруг муравейников часто имеет двухвершинный характер, что особенно заметно в смешанном лесу. Первый максимум обилия растений-мирмекохоров отмечается в непосредственной близости от муравейника, второй – на удалении 2.5-3.5 м. Преобладают факультативные мирмекохоры. Об-

лигатные (фиалки удивительная и опушенная, хохлатка плотная) в пригнездовых группировках растений встречаются редко, по их периферии, что объясняется вторичной дисперсией семян. Третья группа растений представлена наибольшим числом видов, которые в окружающем растительном покрове имеют примерно такое же или большее обилие, чем рядом с муравейниками. Эту группу обозначили как «индифферентные» растения. По данным авторов, распределение «индифферентных» растений в кольцевых зонах противоположно таковому растений-мирмекохоров [27].

Согласно этим представлениям, мелкие млекопитающие как раз и попадают во вторую и третью зоны. Мышевидные грызуны не избегают муравьиных дорог, несмотря на то, что муравьи – фактор беспокойства. Относительно муравейников норы микромаллий находятся в 3-й кольцевой зоне (3-5 м). Предположительно это связано с растительностью в непосредственной близости от муравейников, и микроклиматом и условиями, которые создаются растениями вблизи муравейника.

Следует отметить, что нами не были обнаружены следы трофической активности микромаллий в отношении рыжих муравьев. Исследование содержимого желудков отловленных зверьков не выявило наличие каких-либо хитиновых остатков. Тогда как в работах О.Б. Выгоняйловой была показана пищевая привлекательность субстрата муравейников для грызунов по сравнению с контрольными образцами почвы в лабораторных экспериментах [16]. При этом зверьки выбирали и поедали «живой» материал купола и вала муравейника, уделяя меньше внимания контрольным образцам почвы и почти не трогая термически обработанные пробы из муравейника. Результаты лабораторных экспериментов позволяют достаточно обоснованно предположить, что полевые мыши могут эффективно охотиться на рыжих лесных муравьев. Количество убиваемых и тут же поедаемых насекомых и сноровка охоты на них дают основания рассматривать муравьев как возможную массовую добычу полевых мышей. Важно, что наивные (выращенные в лаборатории) зверьки проявляли охотничье поведение с первых же встреч с муравьями, демонстрировали полностью все его детали, и эффективно ловили и поедали насекомых. Всё это даёт основания предположить, что грызуны данного вида обладают врожденным стереотипом охотничьего поведения по отношению к насекомым, в частности, рыжим лесным муравьям [28].

Аналогичным образом объясняют привлекательность муравейников для мелких млекопитающих и некоторые другие авторы. Так, существенным фактором, привлекающим зверьков в муравейники, может быть возможность поедать субстрат вместе с оставшимися в нем муравьями [17]. Ранее Н.В. Башениной [29] 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 марганца.

Расхождение в результатах исследований, осуществленных нами и другими авторами, возможно, объясняется тем, что в наших сборах полевая мышь отсутствует. Видовой состав сообществ различается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенного исследования мы предполагаем, что связь между муравьями и мелкими млекопитающими присутствует и является опосредованной, осуществляясь на уровне растительного покрова. Полученные результаты позволяют говорить о гетерогенности пространственного распределения следов роющей активности микромалей и наличии групп мелких млекопитающих, характеризующихся различной стратегией. «Бесстрашные» не избегают фактора беспокойства в виде муравейников и муравьиных дорог, но при этом селятся на оптимальном расстоянии (возможно, такое поведение обусловлено конкурентными отношениями внутри сообществ мелких млекопитающих), и «осторожные» – образуют норы на удалении от муравьиных дорог и муравейников.

Авторы статьи выражают искреннюю благодарность доц. кафедры ботаники и зоологии ННГУ Зрянину В.А. за консультации и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рогова Т.В., Савельев А.А., Шайхутдинова Г.А. Методологические основы пространственно-экологического анализа и моделирования биоразнообразия // Ученые записки Казанского государственного университета, 2008. Т. 150. Кн. 4. С. 167-191.
2. Turner M., Cardille J. Spatial heterogeneity and ecosystem processes // Key topics in Landscape Ecology, 2007. Cambridge University Press. Pp.

62-73. Режим доступа: https://lter.limnology.wisc.edu/sites/default/files/Ch%204_Spatial%20Heterogeneity%20and%20ecosystem%20processes%20by%20Turner%20M_Cardille%20J.pdf (дата обращения: 29.01.2018)

3. Макаров А.В. Характеристика населения мелких млекопитающих в антропогенных ландшафтах окрестностей Бийска (Алтайский край) // Молодой ученый. 2011. Т.1, №3. С. 110-120.

4. Hagenah N., Bennett N.C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos // Journal of Zoology, 2013. Vol. 289, Iss. 1. Pp. 19-26. doi:10.1111/j.1469-7998.2012.00958.x (дата обращения: 27.01.2018)

5. 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.018> (дата обращения: 29.01.2018)

6. 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, Iss. 3. Pp. 877-890. DOI: 10.1111/brv.12138 (дата обращения: 22.01.2018)

7. Zhong W., Wang G., Zhou Q. et al. Spatial niche partitioning of coexisting small mammals in sand dunes // Italian Journal of Zoology. Vol. 83, No. 2. 2016. Pp. 248-254. DOI: 10.1080/11250003.2016.1139636 (дата обращения: 29.01.2018)

8. Резникова Ж.И., Дорошева Е.А. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // Доклады академии наук, 2000. Т. 375. №4. С. 571-573.

9. Reznikova Zh., Dorosheva E. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // Pedobiologia, 2004. V. 48. P. 15-21.

10. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos, 1994. Vol. 69, No. 3. Pp. 373-386. DOI: 10.2307/3545850 (дата обращения: 27.01.2018)

11. Chan D. Geospatial distribution of ants across land-use types: Practicum in field biology. 2010, 18 p. Режим доступа: http://underc.nd.edu/assets/174567/fullsize/chan_2010.pdf (дата обращения: 29.01.2018)

12. Tiede Y., Schlautmann J., Donoso D. et al. Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes // Ecological Indicators, 2017.

Vol. 83, Pp. 527-537. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.029> (дата обращения: 24.01.2018)

13. Boryakov I.V., Vorotnikov V.P., Boryakova E.E. Using information technologies for phytosociological data storage and processing // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 1. С. 95-104.

14. Ellenberg H. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. Scr. Geobot. 1992. Vol. 18. Pp. 1-258.

15. Кривоногов Д.М. Экология и внутривидовая структура мелких млекопитающих лесной и лесостепной зон. Автореф. дисс. ... канд. биолог. наук. Арзамас. 2007. 25 с.

16. Выгоняйлова О.Б. Экологические и этологические аспекты взаимодействия мышевидных грызунов и рыжих лесных муравьев. Автореф. дисс. ... канд. биолог. наук. Новосибирск. 2013. 23 с.

17. Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., Синькова О.Б. Пространственно-этологические аспекты взаимодействия мелких млекопитающих с рыжими лесными муравьями // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77, № 5. С. 329-341.

18. 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.

19. Boryakova E.E., Melynik S.A., Sizova O.N. Vegetazione e distribuzione di piccolo mammiferi in Nizhny Novgorod Prima il fiume Volga (Predvolzhye) // Italian Akademik and Scientific Journal. № 3(12), 2014. P. 251-255.

20. Boryakova E.E., Vorotnikov V.P., Melynik 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 // The 3d the International Conference on Recent Trends in Science and Technology Management. London: Berforts Information Press Ltd, UK, 2015. Pp. 38-48.

21. Polop F., Levis S. Pini N. et al. Factors associated with hantavirus infection in a wild host

rodent from Cholila, Chubut Province, Argentina // Mammalian Biology, 2018. Vol. 88, Pp. 107-113. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.10.007> (дата обращения: 26.01.2018)

22. Adler F., Pearce-Duvel J., Dearing M. How host population dynamics translate into time-lagged prevalence: an investigation of Sin Nombre virus in deer mice // Bull. Math. Biol., 2008, Vol. 70, Pp. 236-252. doi:10.1007/s11538-007-9251-8 (doi:10.1007/s11538-007-9251-8) (дата обращения: 29.01.2018)

23. Rista E., Pilaca A., Akshija I. et al. Hemorrhagic fever with renal syndrome in Albania. Focus on predictors of acute kidney injury in HFRS // Journal of Clinical Virology, 2017. Vol. 91, pp. 25-30. <https://doi.org/10.1016/j.jcv.2017.03.021> (дата обращения: 27.01.2018)

24. Zhan J., Cheng J., Hu B. Pathogens and epidemiologic feature of severe fever with thrombocytopenia syndrome in Hubei province, China // Virus Research, 2017. Vol. 232, pp. 63-68. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.01.009> (дата обращения: 29.01.2018)

25. Малоземова Л.А. О взаимоотношении муравьев с растениями // Экология. 1970. №2. С. 101-103.

26. Carlson S.R., Whitford W.G. Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid mountain ecosystem // American Midland Naturalist, 1991. 126(1). Pp.125-139.

27. 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. 48-57.

28. Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразийский энтомологический журнал. 2011. 10 (1). С. 99-103.

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

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород

Борякова Е. Е., доцент кафедры ботаники и зоологии, к.б.н.

Тел.: +79036061721

E-mail: boryakova@mail.ru

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
Boryakova E. E. – Ph.D. (biology), associate
prof., department of botany and zoology

Ph.: +79036061721

E-mail: boryakova@mail.ru

Мельник С. А., доцент кафедры ботаники и зоологии
E-mail: s_melnik72@mail.ru

Melnik S. A. – Ph.D. (biology), associate prof., department of botany and zoology
E-mail: s_melnik72@mail.ru

Караулова О. А., аспирант кафедры ботаники и зоологии
E-mail: olya0593@mail.ru

Karaulova O. A., postgraduate student, botany and zoology
E-mail: olya0593@mail.ru

THE SPATIAL DISTRIBUTION OF SMALL MAMMALS DEPENDING ON THE VEGETATION STRUCTURE AND THE INFLUENCE OF RED WOOD ANTS (VOLGA UPLAND, PUSTYNSKY PROTECTED AREA)

E. E. Boryakova, S. A. Melnik, O. A. Karaulova

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod (UNN)

Abstract. The influence of red wood ants on the burrowing activity's structure of the small mammals in the conifer-deciduous forest are discussed. Purpose: studying the ants *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae) influence on the spatial structure of Micromammalia populations in the conifer-deciduous forest.

Methods and methodology: trapping of mammals was carried out with traps Gero, geobotanical descriptions were made according to standard methods using areas 20 × 20 m. Types of plant communities were described using the dominant approach. Three rodent species, *Apodemus uralensis* L. (Pygmy field mouse), *Clethrionomys glareolus* Scheber (red-backed vole) and *Apodemus flavicolis* Melchior (yellow-necked mouse) were trapped. The package Statistica 6.0 was used for processing of results. The method Principal Components Analysis (PCA) is detected as effective for such kind of investigations. PCA was used to for detection of groups of similar objects, to reduce the number of dimensions and for visualization of the results. Field records were stored using Ecodat scientific program.

Results. The existence of heterogeneity in the spatial distribution of small mammal's holes is shown. There are two groups of mouse-like rodents: not avoiding the anthills and antroads, and disturbance, and taking up one's residence at a safe distance from them. The first group is probably the result of an intraspecific competition of small mammals leading to the eviction of young animals into less favorable areas of space. The indirect effects of vegetation cover mediate relationship between ants and small mammals. Plant groupings are associated with distances from burrowing micromammals to ant roads and anthills. This group is represented mainly by nanofanerophytes.

Conclusions: the interaction of small mammals and ants in the conifer-deciduous forests of the Volga Upland are mediated, apparently, with the influence of vegetation.

Keywords: small mammal's holes, vegetation cover, spatial heterogeneity, the distance to the anthills, the distance to the antroads

REFERENCES

1. Rogova T.V., Savel'ev A.A., Shaikhutdinova G.A. Metodologicheskie osnovy prostranstvenno-ekologicheskogo analiza i modelirovaniya bioraznoobraziya (Methodological basis for spatial-ecological analysis and modeling of biodiversity), Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta, 2008, vol. 150, No. 4, pp. 167-191.

2. Turner M., Cardille J. Spatial heterogeneity and ecosystem processes // Key topics in Landscape Ecology, 2007. Cambridge University Press.

Pp. 62-73, available at https://lter.limnology.wisc.edu/sites/default/files/Ch%204_Spatial%20Heterogeneity%20and%20ecosystem%20processes%20by%20Turner%20M_Cardille%20J.pdf (accessed 29.01.2018)

3. Makarov A.V. Kharakteristika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh v antropogennykh landshaftakh okrestnostei Biiska (Altaiskii krai) (The characteristic of the small mammal's population in anthropogenic landscapes near Biysk (Altai)), Molodoi uchenyi, 2011, vol.1, No.3, pp. 110-120.

4. Hagenah N., Bennett N.C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos // *Journal of Zoology*, 2013. Vol. 289, Iss. 1. Pp. 19-26, available at doi:10.1111/j.1469-7998.2012.00958.x (accessed 27.01.2018)
5. 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, available at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.018> (accessed 29.01.2018)
6. 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, Iss. 3. Pp. 877-890, available at doi: 10.1111/brv.12138 (accessed 22.01.2018)
7. Zhong W., Wang G., Zhou Q. et al. Spatial niche partitioning of coexisting small mammals in sand dunes // *Italian Journal of Zoology*. Vol. 83, No. 2. 2016. Pp. 248-254, available at doi: 10.1080/11250003.2016.1139636 (accessed 29.01.2018)
8. Reznikova Zh.I., Dorosheva E.A. Vliyaniye ryzhikh lesnykh murav'ev na povedenie zhuzhelits: eksperimental'nye issledovaniya na individual'nom urovne (Influence of red forest ants on the behavior of ground beetles: experimental studies at the individual level), *Doklady akademii nauk*, 2000, vol. 375, No. 4, pp. 571-573.
9. Reznikova Zh., Dorosheva E. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // *Pedobiologia*, 2004. V. 48. P. 15-21.
10. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*, 1994. Vol. 69, No. 3. Pp. 373-386, available at: DOI: 10.2307/3545850 (accessed 27.01.2018)
11. Chan D. Geospatial distribution of ants across land-use types: Practicum in field biology. 2010, 18 p, available at http://underc.nd.edu/assets/174567/fullsize/chan_2010.pdf (accessed: 29.01.2018)
12. Tiede Y., Schlautmann J., Donoso D. et al. Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes // *Ecological Indicators*, 2017. Vol. 83, Pp. 527-537, available at <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.01.029> (accessed 24.01.2018)
13. Boryakov I.V., Vorotnikov V.P., Boryakova E.E. Using information technologies for phytosociological data storage and processing // *Botanicheskii zhurnal*, 2005, vol. 90, No. 1, pp. 95-104.
14. Ellenberg H. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. *Scr. Geobot.* 1992. Vol. 18. Pp. 1-258.
15. Krivonogov D.M. Ekologiya i vnutrividovaya struktura melkikh mlekopitayushchikh lesnoi i lesostepnoi zon (Ecology and intraspecific structure of small mammals in forest and forest-steppe zones), *Avtoref. diss. kand. biolog. Nauk, Arzamas*, 2007. 25 p.
16. Vygoniyailova O.B. Ekologicheskie i etologicheskie aspekty vzaimodeistviya myshevidnykh gryzunov i ryzhikh lesnykh murav'ev (Ecological and ethological aspects of interaction between mouse-like rodents and red forest ants), *Avtoref. diss. ... kand. biolog. Nauk, Novosibirsk*, 2013, 23 p.
17. Panteleeva S.N., Reznikova Zh.I., Sin'kova O.B. Prostranstvenno-etologicheskie aspekty vzaimodeistviya melkikh mlekopitayushchikh s ryzhimi lesnymi murav'yami (Spatio-ethological interactions of small mammals with red wood ants), *Zhurnal obshchei biologii*, 2016, vol. 77, No. 5, pp. 329-341.
18. Boryakova E.E., Lyamina N.S. Prostranstvennaya struktura soobshchestv melkikh mlekopitayushchikh i ee svyaz' s fitotsenozom (Spatial structure of small mammal's communities and it's communication with phytocenosis), *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2013, No. 6 (155), pp. 138-142.
19. Boryakova E.E., Melynik S.A., Sizova O.N. Vegetazione e distribuzione di piccolo mammiferi in Nizhny Novgorod Prima il fiume Volga (Predvolzhye) // *Italian Academic and Scientific Journal*. № 3(12), 2014. P. 251-255.
20. Boryakova E.E., Vorotnikov V.P., Melynik 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 // *The 3d the International Conference on Recent Trends in Science and Technology Management*. London: Berforts Information Press Ltd, UK, 2015. Pp. 38-48.
21. Polop F., Levis S. Pini N. et al. Factors associated with hantavirus infection in a wild host rodent from Cholila, Chubut Province, Argentina // *Mammalian Biology*, 2018. Vol. 88, Pp. 107-113, available at <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.10.007> (accessed 26.01.2018)
22. Adler F., Pearce-Duvel J., Dearing M. How host population dynamics translate into time-lagged prevalence: an investigation of Sin Nombre virus in deer mice // *Bull. Math. Biol.*, 2008, Vol. 70, Pp. 236-

252, available at doi:10.1007/s11538-007-9251-8 (accessed 29.01.2018)

23. Rista E., Pilaca A., Akshija I. et al. Hemorrhagic fever with renal syndrome in Albania. Focus on predictors of acute kidney injury in HFRS // *Journal of Clinical Virology*, 2017. Vol. 91, pp. 25-30, available at: <https://doi.org/10.1016/j.jcv.2017.03.021> (accessed 27.01.2018)

24. Zhan J., Cheng J., Hu B. Pathogens and epidemiologic feature of severe fever with thrombocytopenia syndrome in Hubei province, China // *Virus Research*, 2017. Vol. 232, pp. 63-68, available at: <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.01.009> (accessed 29.01.2018)

25. Malozemova L.A. О взаимотношении мурав'ев с растениями (Relationship between ants and plants), *Ekologiya*, 1970, No.2, pp. 101-103.

26. Carlson S.R., Whitford W.G. Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid

mountain ecosystem // *American Midland Naturalist*, 1991. 126(1). Pp.125-139.

27. Zryanin V.A., Novoselova N.A., Petrushova E.S. Analiz rastitel'nykh gruppировок vokrug muraveinikov ryzhikh lesnykh murav'ev (Hymenoptera, Formicidae) (An analysis of vegetative groups around red wood anthills (Hymenoptera, Formicidae)), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2004, No. 1, pp. 48-57.

28. Panteleeva S.N., Vygoniyailova O.B., Reznikova Zh.I. Ryzhie lesnye murav'i kak potentsial'naya massovaya dobycha polevykh myshei: rezul'taty laboratornykh eksperimentov (Red wood ants as a perilous temptation for small rodents), *Evraziatskii entomol. Zhurnal*, 2011, vol.10 (1), pp. 99-103.

29. Bashenina N.V. Puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov (Adaptational ways of rodents), Moscow, Nauka Publ., 1977, 354 p.