

УДК 595.796:581.522

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ВОКРУГ МУРАВЕЙНИКОВ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

В.А. Зрянин, Н.А. Новоселова, Е.С. Петрушова

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603600, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

Поступила в редакцию 20.10.03 г.

Анализ растительных группировок вокруг муравейников рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). – Зрянин В.А., Новоселова Н.А., Петрушова Е.С. – Специфика группировок травянистой растительности, связанных с гнездами рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia*), определяется как влиянием муравейника, рядом с которым создаются благоприятные условия для произрастания, так и активной деятельностью муравьев по распространению семян. На основе факторного и кластерного анализа определено влияние стадии развития муравейника и расстояния от него на структуру пригнездовых растительных группировок в двух лесных биогеоценозах (смешанный лес и березняк). Изучен банк семян муравейников и проведен полевой эксперимент по изъятию семян 8 видов растений-мирмекохоров, что позволило оценить роль фуражировочной активности муравьев в распределении этих видов. Обсуждаются экологическое разнообразие, состояние и предпочтения растений в кольцевых зонах пригнездовой растительности.

Ключевые слова: муравьи и растения, пригнездовые растительные группировки, мирмекохория.

An analysis of vegetative groups around red wood anthills (Hymenoptera, Formicidae). – Zryanin V.A., Novoselova N.A., Petrushova E.S. – The specific features of herbal groups near red wood anthills (*Formica aquilonia*) are determined by the vigorous activity of these ants to distribute seeds as well as by the influence of the anthill which creates favourable conditions for growing. On the basis of factor and cluster analyses the influence of each development stage of the anthill and the distance from it on the structure of neighbouring plant groups was studied in two forest biogeocenoses (a mixed forest and a birch forest). The seed bank of some anthills was examined and a field experiment with withdrawal of the seeds of 8 myrmecochoric plant species was carried out, which has allowed the role of the foraging activity of ants in the distribution of these species to be estimated. The ecological diversity, state and preference of plants in near-anthill ring zones are discussed.

Key words: ants and plants, near-anthill vegetative groups, myrmecochory.

ВВЕДЕНИЕ

Эдификаторная роль муравьев давно привлекает внимание исследователей (Forel, 1874 (цит. по: Длусский, 1967); Куркин, 1976; Виноградов, 1988 и др.). Изменяя физико-химические свойства почвы в процессе гнездостроения и активно распространяя диаспоры растений, муравьи способствуют формированию специфических пригнездовых группировок растительности. Особое внимание уделяется рыжим лесным муравьям, имеющим высокую численность семьи с уровнем 10^5 – 10^6 рабочих особей. При достижении такого уровня численности семья муравьев начинает оказывать существенное, постоянно возрастающее влияние на почву и растительность (Захаров, 1978 а). Вокруг муравейников *Formica rufa* (s. lat.) выделяются 3 кольцевые зоны растительности по биомассе и 3 группировки растений по

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ВОКРУГ МУРАВЕЙНИКОВ

преференции (Малоземова, 1970, 1985; Бугрова, Пшеницына, 2001). Своеобразие растительных группировок в непосредственной близости от муравейников исследователи объясняют в основном благоприятными эдафическими факторами. Меньше внимания уделяется активности муравьев, связанной с распространением семян (Мариковский, 1961; Горб, Горб, 1996 и др.), хотя этот фактор может быть не менее значимым. Настоящая статья посвящена анализу пригнездовых группировок травянистой растительности в связи с явлением мирмекохории. В качестве модельного вида муравьев выступает *F. aquilonia* Yagow, 1955, для которого характерны большие поселения федеративного типа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в июне – июле 2001 – 2002 гг. в окрестностях биостанции Нижегородского государственного университета в подзоне смешанных лесов Нижегородской области (Арзамасский р-н). Изучены группировки растительности у 18 муравейников *F. aquilonia* в трех модельных биотопах: смешанный лес, березняк (по 7 гн.), сосняк-беломошник (4 гн.). По активности семьи муравьев и размерам купола учитывалась возрастная стадия муравейника: молодой, развитый и старый. Для определения видового состава, количества стеблей и биомассы травянистых растений использован традиционный метод укусов в квадратах со стороной 0.25 (169 проб) и 0.5 м (160 проб), которые закладывались через каждые 0.5 м по лучам, расходящимся от вала муравейников. Для анализа растительных группировок в связи с мирмекохорией изучен семенной материал из куполов 10 развитых муравейников в смешанном лесу, сосняке (по 3 гн.) и в березняке (4 гн.). Из каждого муравейника взято по 10 проб объемом 125 см³, выбраны все семена и произведено их определение (Леньков, 1932; Доброхотов, 1961). В июне 2002 г. проведен полевой эксперимент по изъятию семян 7 видов растений-мирмекохоров из пластикового контейнера, размещенного на уровне подстилки. Пластиковый контейнер устанавливался в стороне от фуражировочных дорог и при необходимости (в случае массовой мобилизации и/или для устранения эффекта обучения) его положение изменялось. Численность семьи модельного муравейника оценена по известной методике (Захаров, 1978 б) и составила 2.1×10^5 рабочих особей. Всего проведено 5 учетов дневной активности муравьев (с 11.00 до 17.00) по изъятию семян мирмекохоров. Все количественные данные статистически обработаны с использованием программы MS Excel 97 и специализированной программы кластерного анализа *veg. 4.01 beta* (разработчик И.С. Плотников).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выявление кольцевых зон пригнездовой растительности по биомассе

Средние значения воздушно-сухого веса травянистых растений, определенные по результатам укусов в квадратах со стороной 50 см на разном удалении от муравейников, приведены в табл. 1. Контрольные значения ($n = 35$) в смешанном лесу и в березняке составили соответственно 12.8 ± 1.47 и 17.7 ± 1.75 г/25 дм². Сравнивая табличные и контрольные значения, можно констатировать наличие кольцевых зон растительности вокруг муравейников, что уже отмечалось в литературе

(Малоземова, 1970). Первая кольцевая зона (0 – 1 м от вала муравейника) отличается более высокой биомассой, которая в случае с развитыми муравейниками заметно превосходит контрольные значения. Далее (1 – 3 м) идет зона с низкой биомассой травянистых растений, для всех модельных гнезд значения биомассы здесь в 2 – 3 раза меньше, чем в первой кольцевой зоне. В третьей зоне (3 – 5 м) биомасса травянистых растений растет, достигая контрольных значений. Таким образом, биомасса травянистых растений в пригнездовых группировках изменяется в зависимости от стадии развития гнезда и расстояния от него.

Таблица 1

Биомасса травянистых растений (г/25 дм²)
на разном удалении от муравейников *Formica aquilonia* (воздушно-сухой вес)

Расстояние от муравейника, м	Смешанный лес			Березняк		
	I*	II	III	I	II	III
0 – 1	8.4	22.2	15.8	8.8	23.0	12.8
1 – 2	4.0	6.9	5.1	4.8	10.8	5.9
2 – 3	4.8	11.1	6.9	5.7	10.3	5.3
3 – 4	7.1	9.8	8.2	6.1	13.4	8.2
4 – 5	7.3	11.6	9.2	8.5	17.7	8.4
n	3	5	3	3	5	3
Контроль (n = 35)	12.8±1.47			17.7±1.75		

* Возрастные стадии развития муравейников: I – молодые, II – развитые, III – старые.

Для определения силы влияния каждого из этих факторов и их совокупности был проведен дисперсионный анализ (Лакин, 1973), результаты которого представлены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние расстояния от муравейника (фактор А) и стадии развития (фактор В) на биомассу травянистых растений

Источники вариации	Степени свободы	Смешанный лес		Березняк		F_{st} ($P = 0.01$)
		σ^2	F_{ϕ}	σ^2	F_{ϕ}	
По градациям факторов	14	85.9	16.1	107.3	10.6	2.6
По фактору А	4	169.3	31.6	135.5	13.4	3.8
По фактору В	2	190.5	35.6	404.3	40.0	5.2
Совместная АВ	8	18.2	3.4	19.0	1.9	3.0
Остаточная	40	5.4	1	10.1	1	-

Лишь в одном случае $F_{\phi} < F_{st}$, что не позволяет отвергнуть нулевую гипотезу. Следовательно, в березняке совместное влияние факторов (стадии развития муравейника и удаленности от него) на результирующий признак (средняя биомасса травянистых растений) оказывается статистически недостоверным. В смешанном лесу совместное влияние указанных факторов в высокой степени достоверно. Это свидетельствует о более сходной пространственной структуре пригнездовых группировок травянистой растительности в данном биогеоценозе. Сила влияния удаленности от муравейника на биомассу растений составила 47.8%, а сила влияния стадии развития гнезда – 26.9%. На модельных муравейниках в березняке зафиксировано обратное соотношение: по первому фактору – 28.4%, по второму – 42.4%.

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ВОКРУГ МУРАВЕЙНИКОВ

Сравнение экологического разнообразия кольцевых зон между собой и с окружающей растительностью

Расчет индекса Шеннона показал, что разнообразие травянистых растений в кольцевых зонах обычно ниже, чем в окружающем растительном покрове. В смешанном лесу контрольные значения этого индекса составили от 3.1 до 4.4 (в среднем 3.6), в окружении муравейников – от 2.5 до 3.4. В березняке контрольные значения составили от 3.1 до 3.8 (в среднем 3.4), в кольцевых зонах – от 1.9 до 3.6. Из этих соотношений видно, что разнообразие пригнездовой растительности в смешанном лесу более стабильно, чем в березняке. Об этом же свидетельствуют значения выровненности: в смешанном лесу – от 1.03 до 1.26, среднее контрольное значение – 1.22; в березняке – от 0.79 до 1.25, в контроле – 1.13. Что касается отдельных кольцевых зон, то определенную закономерность на имеющемся материале выявить не удастся. Можно лишь отметить тенденцию (особенно заметную в смешанном лесу) снижения разнообразия травянистых растений во второй кольцевой зоне. Данная тенденция отражается также на кластерах сходства видового состава травянистых растений на разном удалении от муравейников (рис. 1).

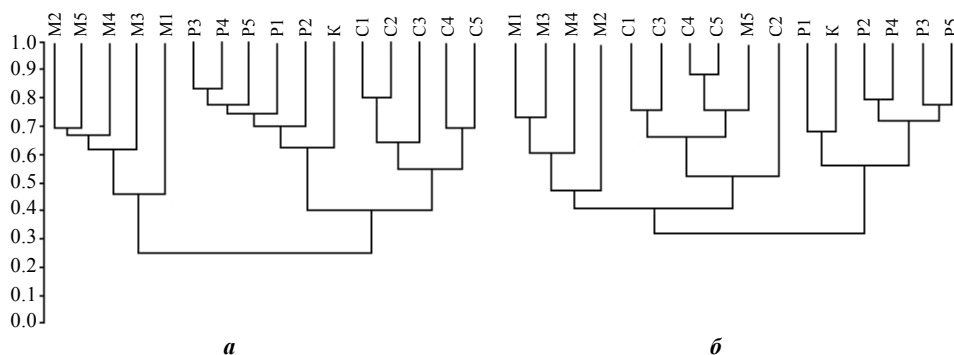


Рис. 1. Кластеры сходства пригнездовой травянистой растительности, построенные методом «по ближайшему соседу» на основе коэффициентов Сьеренсена: *а* – смешанный лес, *б* – березняк. Обозначения возрастных стадий муравейников: М – молодой, Р – развитый, С – старый; цифры рядом с буквами соответствуют расстоянию от муравейников в метрах. На шкале отмечены значения коэффициента Сьеренсена. К – контроль

Как видно, в смешанном лесу вторая кольцевая зона представляет собой раздельную полосу в пригнездовой растительности. У муравейников разного возраста растительные группировки отличаются своеобразием видового состава, коэффициент сходства Сьеренсена (K_c) имеет значения в пределах 0.3 – 0.5. Наибольшее сходство с контролем наблюдается в растительных группировках вокруг развитых муравейников ($K_c = 0.6 – 0.7$). У развитых и старых муравейников эти группировки более сходны, что, вероятно, отражает естественную смену пригнездовой растительности. В березняке также зафиксировано наибольшее сходство фоновой растительности с растительными группировками вокруг развитых муравейников. Однако этим сходство ограничивается. Для анализа отмеченных различий необходимо рассмотреть распределение отдельных видов растений в кольцевых зонах.

Распределение растений разных группировок в кольцевых зонах

Выявлено, что вокруг муравейников концентрируются растения, которые в окружающем растительном покрове имеют низкое обилие. В лесных биогеоценозах это группировка злаковых растений (вейники наземный – *Calamagrostis epigeios* и тростниковидный – *C. arundinacea*, мятлик – *Poa pratensis*, пырей – *Agropyron repens*, тимофеевка – *Phleum pratense*, полевицы гигантская – *Agrostis gigantea* и тонкая – *A. tenuis*), нитрофил крапива (*Urtica dioica*), подмаренники душистый (*Galium odoratum*) и мягкий (*G. mollugo*), полынь горькая (*Artemisia absinthium*), щавель конский (*Rumex confertus*) и щавелек (*R. acetosella*). Перечисленные растения мы обозначили как «тяготеющие» к муравейникам. Они не являются мирмекохорами, но, случайно попадая в растительные группировки, окружающие гнезда муравьев, находят здесь благоприятные условия для произрастания. При этом для злаков благоприятным фактором, вероятно, служит сыпучий субстрат, который производят муравьи в процессе гнездостроения; а для других растений – обогащенность почвы питательными веществами. Распределение «тяготеющих» растений вокруг муравейников в смешанном лесу и в березняке сходно (рис. 2): по мере удаления от гнезда их обилие снижается. Однако в березняке «тяготеющие» виды составляют значительно большую долю в сложении пригнездовых группировок растительности и часто имеют высокую преференцию в окружающем покрове. Особенно это касается таких растений, как вейник наземный, полевицы гигантская и тонкая.

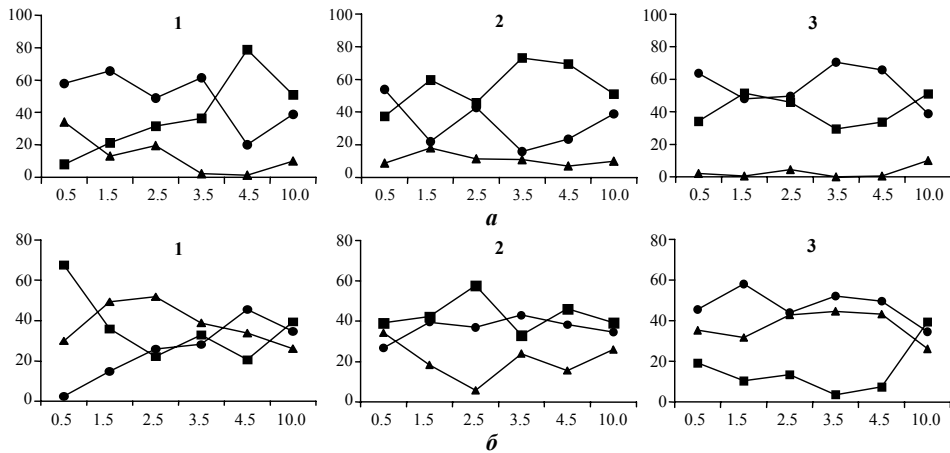


Рис. 2. Относительное обилие стеблей выделенных групп травянистых растений (%) на разном удалении от муравейников (м): а – смешанный лес, б – березняк. Возрастные стадии муравейников: 1 – молодой, 2 – развитый, 3 – старый. Выделенные группы растений: ● – мирмекохоры, ▲ – тяготеющие, ■ – индифферентные

Другую группу растений, тяготеющих к муравейникам, составляют облигатные и факультативные мирмекохоры (вероника лекарственная – *Veronica officinalis*, копытень – *Asarum europaeum*, кислица – *Oxalis acetosella*, марьянники

дубравный – *Melampyrum nemorosum* и луговой – *M. pratense*, медуница – *Pulmonaria obscura*, ожика волосистая – *Lusula pilosa*, перловник – *Melica nutans*, пролесник – *Mercurialis perennis*, фиалки опушенная – *Viola hirta* и удивительная – *V. mirabilis*, хохлатка плотная – *Corydalis solida*, чистотел – *Chelidonium majus*). Их распределение вокруг муравейников часто имеет двухвершинный характер, что особенно заметно в смешанном лесу (рис. 2, а). В березняке картина такого распределения нарушается из-за высокого обилия марьянника дубравного. Первый максимум обилия растений-мирмекохоров отмечается в непосредственной близости от муравейника, второй – на удалении 2.5 – 3.5 м. Анализ распределения отдельных видов мирмекохоров дает довольно пеструю картину. Большинство из них распределяется случайным образом. Однако выявляются тенденции в распределении некоторых видов. В лесных биогеоценозах только чистотел имеет максимальное обилие вблизи муравейников (первый максимум), во втором максимуме обилия мирмекохоров выделяются копытень и в березняке – перловник, общую тенденцию распределения мирмекохоров отражают медуница и в березняке – марьянник дубравный. Более подробно распределение некоторых видов мирмекохоров будет обсуждено ниже.

Третья группа растений представлена наибольшим числом видов (в смешанном лесу – 29, в березняке – 24), которые в окружающем растительном покрове имеют примерно такое же или большее обилие, чем рядом с муравейниками. Эту группу мы обозначили как «индифферентные» растения. По нашим данным, распределение «индифферентных» растений в кольцевых зонах противоположно таковому растений-мирмекохоров (см. рис. 2). Мы склонны объяснять такое распределение следующим образом. Среди растений данной группы есть доминанты травяно-кустарничкового яруса (ландыш – *Convallaria majalis*, майник – *Maianthemum bifolium*, орляк – *Pteridium aquilinum*, земляника – *Fragaria vesca*), произрастающие во всех подходящих местах в пределах биогеоценоза, в том числе рядом с муравейниками. Но здесь высока плотность тяготеющих видов, которые занимают подходящие для произрастания места.

Иными словами, растительные группировки вокруг муравейников слагаются из видов, которые первыми занимают свободное место. В этой связи деятельность муравьев следует рассматривать в двух аспектах: с одной стороны, они активно распространяют семена, способствуя их депонированию рядом с муравейниками, а с другой – препятствуют зарастанию гнезда и пригнездовой территории, разреживая проростки. Этим, вероятно, объясняется резкое снижение биомассы растений во второй кольцевой зоне вокруг развитых муравейников (см. табл. 1). В этой зоне повышается обилие «индифферентных» видов как следствие слабой конкуренции. Однако состояние растений здесь хуже, чем в первой кольцевой зоне, отношение числа стеблей к их биомассе в 1.5 – 3 раза ниже. Следовательно, благоприятные эдафические условия для травянистой растительности, связанные с деятельностью муравьев, ограничиваются в среднем расстоянием 0.5 м от муравейника. Аналогичные данные получены в лесах Подмосковья (Захаров, 1975) и Северного Казахстана (Малоземова, 1970). В последнее время установлено, что поселения рыжих лесных муравьев связаны с геопатогенными зонами (Голосова, 2002). Эти зоны могут быть достаточно узкими, что лимитирует расселение муравьев за счет от-

водков. Нам представляется вполне вероятным, что геопатогенные зоны накладывают заметный отпечаток на структуру пригнездовых растительных группировок. Во всяком случае резкое снижение биомассы растений во второй кольцевой зоне трудно объяснить только за счет деятельности самих муравьев или уменьшения концентрации питательных веществ в почве. Однако это предположение требует специального исследования.

*Распределение растений-мирмекохоров
в связи с фуражировочной деятельностью муравьев*

Собирая семена растений-мирмекохоров, муравьи переносят их на значительное расстояние (подробнее о распределении семян на территории рыжих лесных муравьев см. в статье Е.В. Горб и С.Н. Горб (1998)). Большая часть семян рассеивается, не попадая в муравейник, но и в материале муравейников обнаруживается довольно много семян. Особенно много (>75%) в модельных гнездах обнаружено семян ели и сосны, которые попадают в муравейник со строительным материалом, собираемым муравьями (табл. 3). Общая доля семян мирмекохоров по результатам учета на 10 гнездах составила всего 3.1%, хотя их изъятие рыжими лесными муравьями происходит очень активно. Следовательно, если муравьи доносят эти семена до муравейника, то в дальнейшем они «выбрасывают» их из гнезда. Подобная вторичная дисперсия семян мирмекохоров уже давно отмечалась в литературе (см., например, Мариковский, 1961). Известно, что наиболее привлекательной для муравьев частью семян мирмекохоров является элайосома, содержащая маслянистое вещество. Элайосома быстро подсыхает, и поэтому семена быстро теряют привлекательность для муравьев. В соответствии с особенностями биологии рыжих лесных муравьев семена мирмекохоров при вторичной дисперсии должны транспортироваться к границам охраняемых территорий (Е. Горб, С. Горб, 1998). Но, учитывая высокий процент потерь как при первичной, так и при вторичной дисперсии, следует ожидать концентрацию мирмекохоров в пригнездовой растительности.

Таблица 3

Семенной материал муравейников *Formica aquilonia*

Растения	Относительное обилие семян в куполе, %			
	Смешанный лес (n = 30)	Березняк (n = 40)	Сосняк (n = 30)	Σ (n = 100)
<i>Picea abies</i> (Linnaeus) Karsten 1881	47.1	58.9	55.2	54.4
<i>Pinus sylvestris</i> Linnaeus 1753	19.6	18.2	31.0	21.5
Polygonaceae (3 вида)	22.0	16.0	3.3	15.0
Brassicaceae (1 вид)	3.8	3.1	10.0	4.9
<i>Asarum europaeum</i> Linnaeus 1753	3.8	0.7	0.0	1.5
<i>Mercurialis perennis</i> Linnaeus 1753	0.0	1.3	0.0	0.6
<i>Oxalis acetosella</i> Linnaeus 1753	1.0	0.2	0.0	0.4
<i>Viola</i> sp.	0.0	0.7	0.0	0.3
Прочие	2.7	0.9	0.5	1.4

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ВОКРУГ МУРАВЕЙНИКОВ

Выше уже отмечался двухвершинный характер распределения мирмекохоров в кольцевых зонах. Мы попытались с помощью полевого эксперимента сопоставить интенсивность изъятия семян отдельных видов мирмекохоров с их положением в пригнездовых растительных группировках. Все учетные дни дают одинаковую картину, поэтому для иллюстрации эксперимента приведены графики за один день (рис. 3). Наиболее активно и полно изымаются семена копытня, затем пролесника, в меньшей степени – семена фиалки удивительной и медуницы, слабо – семена кислицы, ожики волосистой и осоки пальчатой (*Carex digitata*).

Ранее было показано, что семена чистотела изымаются муравьями так же активно, как и семена копытня (Зрянин, Петрушова, 2002). Именно эти два вида имеют наибольшее обилие среди мирмекохоров в пригнездовой растительности, причем чистотел явно тяготеет к муравейникам. Однако в куполах муравейников семена чистотела практически отсутствуют. Однозначно объяснить этот факт затруднительно. Можно предположить, что дисперсия семян этого растения происходит в основном из-за потерь при транспортировке, а высокая преференция около муравейников связана с экологическими особенностями чистотела. Вторичная дисперсия семян копытня и ее преимущества уже обсуждались в литературе (Е. Горб, С. Горб, 1995). Наши данные подтверждают сделанные ранее выводы.

У пролесника вторичной дисперсии, видимо, не происходит. Об этом косвенно свидетельствует низкое обилие данного вида как в пригнездовых растительных группировках, так и в контроле. В березняке, где в куполе муравейников доля пролесника составила 1.3%, в радиусе 5 м от муравейников он вообще не обнаружен.

Распределение медуницы в кольцевых зонах, как уже отмечалось, обычно имеет двухвершинный характер. Однако плотность стеблей этого вида на периферии и в контроле часто больше, чем в непосредственной близости от муравейника, что может свидетельствовать в пользу вторичной дисперсии семян медуницы муравьями.

Фиалка удивительная в модельных биотопах встречалась единично и в составе пригнездовых группировок выявлялась только на периферии. Однако близкий вид фиалка опушенная в березняке встречалась и в непосредственной близости от муравейников.

Кислица – обычный вид в модельном биогеоценозе смешанного леса – имеет большую преференцию рядом с муравейниками, чем в контроле. Следовательно, муравьи активно распространяют семена этого растения, хотя, судя по скорости изъятия, не отдают им предпочтения.

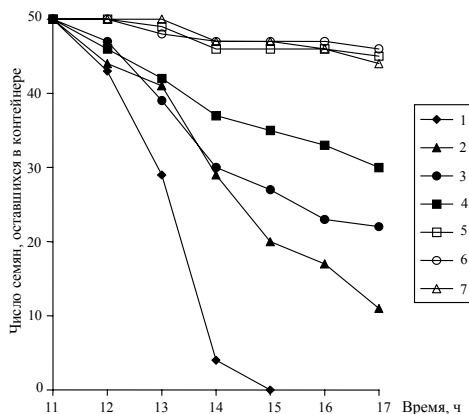


Рис. 3. Результаты полевого эксперимента по изъятию семян мирмекохоров, размещенных на уровне подстилки в березняке (16.06.02): 1 – *Asarum europaeum*, 2 – *Mercurialis perennis*, 3 – *Viola mirabilis*, 4 – *Pulmonaria obscura*, 5 – *Oxalis acetosella*, 6 – *Lusula pilosa*, 7 – *Carex digitata*

Наконец, семена ожики волосистой и осоки пальчатой меньше всех остальных изымались муравьями. Этому соответствует распределение данных видов в пригнездовых растительных группировках: встречаемость такая же, как в контрольных пробах или даже ниже. Лишь в сосняке-беломошнике, где видовой состав травянистых растений очень бедный, ожика концентрировалась у муравейников.

Таким образом, наши данные подтверждают активное участие рыжих лесных муравьев, распространяющих семена мирмекохоров, в сложении пригнездовых группировок растительности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Вокруг муравейников рыжих лесных муравьев складываются специфические группировки травянистой растительности, состав и структура которых в пределах одного лесного биогеоценоза определяются главным образом стадией развития муравейника и удаленностью от него. Экологическое разнообразие этих группировок ниже по сравнению с окружающим растительным покровом.

2. В непосредственной близости от муравейника (до 0.5 м), где создаются благоприятные эдафические условия, биомасса травянистых растений значительно выше, чем во второй кольцевой зоне и в контроле. Высокая биомасса создается не за счет увеличения количества, а благодаря лучшему состоянию растений (более высокие и толстые стебли, более крупные листья).

3. Обилие растений-мирмекохоров в пригнездовых растительных группировках соответствует скорости изъятия их семян муравьями, но распределение разных видов отличается. Это можно объяснить вторичной дисперсией и потерями семян.

Авторы признательны В.Л. Никифорову и Г.А. Сергаевой за помощь в определении семенного материала из муравейников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугрова Н.М., Пшеницына Л.Б. Особенности растительных группировок травостоя в зависимости от состояния гнезд *Formica aquilonia* // Муравьи и защита леса: Материалы XI Всерос. мирмекол. симп. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2001. С. 41 – 45.

Виноградов Б.В. Муравьи как фактор формирования структуры растительности аридных зон // Биологические основы использования полезных насекомых. М.: Наука, 1988. С. 47 – 50.

Голосова М.А. Связь поселений муравьев с геопатогенными зонами в лесных биотопах (Hymenoptera, Formicidae) // XII съезд Рус. энтомол. о-ва: Тез. докл. / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002. С. 80, 81.

Горб Е.В., Горб С.Н. Влияние мирмекохории на пространственное размещение и смертность проростков у *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56, №4. С. 470 – 476.

Горб Е.В., Горб С.Н. Гнезда муравьев как места произрастания мирмекохоров: дают ли микроместообитания на муравейниках *Formica polyctena* Foerst. преимущества для особей фиалки *Viola odorata* L.? // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, № 4. С. 452 – 456.

Горб Е.В., Горб С.Н. Мирмекохория в широколиственном лесу: влияние муравьев на изъятие семян // Муравьи и защита леса: Материалы X Всерос. мирмекол. симп. М., 1998. С. 91 – 94.

Длусский Г.М. Муравьи рода Формика. М.: Наука, 1967. 236 с.

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ВОКРУГ МУРАВЕЙНИКОВ

- Доброхотов В.Н. Семена сорных растений. М.: Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов, 1961. 414 с.
- Захаров А.А. К оценке почвообразующей роли *Formica* s. str. в лесу // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. V Всесоюз. совещ. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1975. С. 156, 157.
- Захаров А.А. Оценка роли рыжих лесных муравьев как почвообразователей // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. Минск: Наука и техника, 1978 а. С. 92, 93.
- Захаров А.А. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоол. журн. 1978 б. Т. 57, №11. С. 1656 – 1662.
- Зрянин В.А., Петрушова Е.С. О специфике растительных группировок в связи с фуражировочной деятельностью *Formica rufa* (Hymenoptera, Formicidae) // XII съезд Рус. энтомол. о-ва: Тез. докл. / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2002. С. 131.
- Куркин К.А. Жизнедеятельность землероющих муравьев и ее влияние на луговые почвы и ценозы // Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. С. 71 – 77.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 342 с.
- Леньков П.В. Семена полевых и сорных растений Европейской части СССР. М.: Сельколхозгиз, 1932. 328 с.
- Малоземова Л.А. О взаимоотношении муравьев с растениями // Экология. 1970. №2. С. 101 – 103.
- Малоземова Л.А. Связь муравьев с растениями. М., 1985. 17 с. Деп. в ВИНТИ 8.07.85, № 4922 – 85.
- Мариковский П.И. К вопросу о мирмекофильных растениях // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1961. Т. 66, №5. С. 98 – 101.