

Д. В. Дайнеко, А. В. Русаков

ВЛИЯНИЕ МУРАВЕЙНИКОВ НА ЗАЛЕЖНЫЕ ПОЧВЫ (НА ПРИМЕРЕ ЯРОСЛАВСКОЙ И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТЕЙ)

Введение

В последние 15–20 лет в Нечерноземной (например, Тульская, Ленинградская, Ярославская области) и Черноземной областях России значительная часть массивов пахотных почв переведена в категорию залежных; 30 млн га переведено в залежь, что сопоставимо с пахотными площадями Европейских стран.

До настоящего времени почвоведцами изучались только не переработанные почвенной фауной залежные почвы, некоторые исследования по влиянию зооценоза на почвы проведены лишь для лесных биогеоценозов. Например, влияние лесных муравьев отражено в строении и свойствах целинных подзолов иллювиально-гумусовых зоогенно переработанных юга Ленинградской области [10]. В исследованиях В. М. Фридланда [12] было показано, что муравьи значительно изменяют исходное строение почв и структуру почвенного покрова (появляются спорадически пятнистые элементарные почвенные ареалы). Поэтому изучение свойств и строения исходных пахотных почв, выведенных из сельскохозяйственного оборота под влиянием муравейников, является актуальной задачей.

Насекомые — очень разнообразная группа, их насчитывается более 1 млн видов. Большинство из них проводят свою жизнь в почве во взрослом состоянии или в виде личинок. Влияние насекомых на почву разнообразно. Особую роль по воздействию на почву играют общественные насекомые — муравьи и термиты. Это обусловлено их высокой численностью и плотностью гнезд, нередко исчисляемой сотнями и даже тысячами на 1 га в разных зональных сообществах, глубиной рытья, частой сменой гнезд, концентрированием органических остатков внутри гнезда в качестве строительного материала. В строительстве муравейников принимает участие большинство видов этих насекомых. На одном гектаре может находиться до 7–8 тыс. муравейников, наиболее часто встречаются не менее 1 тыс. муравейников на 1 га [7].

Вопрос о почвообразующей деятельности муравьев пока изучен слабо. Имеются лишь отрывочные данные в публикациях разных авторов о влиянии муравьев на природные почвы, однако их влияние на залежные почвы отражено только в единичных работах [1–3].

Муравьи в процессе гнездостроения обрабатывают 26 м³ на 1 га. По некоторым оценкам суммарный объем гнезд муравьев видов *L. niger* L. и *L. flavus* F. может достигать 270 м³/га [9].

Почвообразующая деятельность муравьев складывается из следующих факторов: перемешивание почвы, изменение механического состава, изменение химического состава почвы [8]. В отношении первых двух сторон деятельности муравьев известно очень мало. Перемешивание почвы происходит при рытье ходов, когда муравьи под-

нимают частицы почвы из нижних горизонтов на поверхность, что производится муравьями постоянно, а не только в период сооружения гнезда, так как они все время перестраивают свое жилище [7].

Влияние муравьев на pH почвы изучено лишь в самой общей форме. Известно, что они выделяют муравьиную кислоту, которая может подкислять почву. Но выделяют ее муравьи только в случае опасности, и эти выделения приурочены к поверхности муравейника. Э. К. Гринфельд [6] обнаружил, что на кислых подзолистых лесных почвах реакция почвы в гнездах *F. rufibarbis*, *F. rufa*, *L. niger*, *L. flavus* и *L. umbratus* была более щелочной, чем реакция почвы вдали от муравейников. В центре гнезд pH приблизительно на 0,2 выше, чем в почве на глубине 10 см, что может быть связано со специфическими условиями, которые создаются в муравейнике. Э. К. Гринфельд предположил, что муравьи повышают pH почвы благодаря выделениям слюнных желез.

Сходные данные по изменению pH были получены В. А. Зряниным [9], pH_{KCl} в муравейниках *L. niger* в среднем равен 6,96, в муравейниках *L. flavus* — 7,25, а в контроле — 4,71 в подзолистой почве.

Муравьи также влияют на содержание органического вещества в почвах. Например, в Центральной Финляндии в еловых лесах значительно возрастает содержание органического вещества в гнезде, предполагается, что большинство энергии, проходящей через муравейник, направляется через трофическую сеть бактерий [15, 17]. Еще муравьи могут влиять на структуру трофических цепей, уменьшая численность хищных насекомых на своей территории. Причем при удалении муравьев с исследуемых участков микробиологические сообщества в почве не изменяются, хотя наблюдается уменьшение выделений дождевых червей [16].

Установлено, что муравьи вида *L. niger* накапливают органическое вещество под холмиками, где содержание углерода практически всегда больше, чем в самом муравейнике или контроле. Повышенное содержание органического вещества наблюдается в местах скопления подземных камер, в старых гнездах — под центром холмиков. Под холмиками *L. flavus* содержание общего углерода в почве значительно меньше, чем в холмиках и (или) в контроле, что объясняется их специфической структурой. Глубже 10 см различия по содержанию в почве общего углерода в гнездах муравьев и в контроле практически не выражены. На песчаной почве воздействие муравьев на аккумуляцию органических веществ значительно меньше [9].

При исследовании разложения опада ели, микробиологической активности и химических свойств почв под влиянием муравьев *F. polyctena* было обнаружено, что муравьи активно участвуют в переработке еловой хвои [18]. В опаде, используемом муравьями, наблюдается увеличение содержания водорастворимых форм углерода, азота, нитратных и аммонийных форм азота и калия, состав органических соединений изменялся в сторону более ароматических и сложных соединений, полученных из лигнина. Деятельность муравьев также приводит к более быстрому разложению опада. Предположительно, это связано как с прямым физическим воздействием муравьев на опад, так и с косвенным — через трофическое взаимодействие с тлями и микроорганизмами. Исследования ферментативной активности почв показали, что в почве под действием муравьев ферментативная активность увеличивалась в 1,5–2 раза по сравнению с контролем [18].

По содержанию общего азота видовые различия на суглинистой почве не выявляются. Аккумуляция этого органогена в основании холмиков выше, чем в центре и на

поверхности. Для выросших гнезд характерны локальные повышения содержания общего азота в слое 0–10 см под холмиками. Это может быть следствием увеличения общей биологической активности в больших гнездах в местах скопления подземных ходов и камер. В результате обогащенность гумуса азотом, как правило, выше в гнездах более старшего возраста, а в гнездах *L. flavus* выше, чем в гнездах *L. niger*. Это может свидетельствовать о более полном разложении органических остатков в гнездах *L. flavus* [9].

Некоторые исследования показали [6], что при раскопке небольшого гнезда *F. truncorum* в Воронежском заповеднике на песчаной почве наблюдается утолщение гумусного горизонта под муравейником. Но при раскопке гнезд *F. cunicularia glauca*, *F. cinerea*, *F. sanguinea* и *F. pressilabris* этого не обнаруживается. На песчаных почвах вокруг постоянно используемых ходов (на глубине до 70 см) у *F. sanguinea* и *F. cunicularia glauca* на срезе хорошо видны кольца гумуса диаметром около 3 см. Возможно, накопление гумуса отчасти объясняется тем, что *F. cunicularia* часто не выбрасывают отбросы пищи из гнезда, а складывают их в специальные камеры. Как правило, это овальные камеры длиной до 10 см и высотой 3–5 см, расположенные горизонтально. В том же гнезде в одной камере, с того края, где открывался вход, помещались личинки, а дальняя ее часть была заполнена пищевыми отбросами. После того, как камера заполняется, муравьи перестают ее посещать. В заброшенных камерах заметно густое переплетение корней растений. Другие виды рода, например, все виды *Formica* s. str. и *F. exsecta* таких камер не делают, а уносят отбросы на границы территории. *F. cinerea* выбрасывает остатки хитина добычи, мертвых муравьев и шкурки коконов вместе с землей поблизости от входов [6].

Благодаря тому что муравейники возвышаются под травой, почва в них суше (меньше теплопроводность почвы) и наклонные скаты холмика лучше прогреваются солнцем, поэтому температура холмиков обычно выше, чем температура почвы [6].

Муравьи используют различные механизмы для поддержания внутренней температуры муравейника в ночное время. Результаты исследований [14] выявили два механизма. Первый, используемый в сухих муравейниках, основан на сочетании метаболического тепла муравьев и изоляционных свойствах сухого муравейника. Второй, который используется во влажных муравейниках, базируется на метаболическом тепле, представленном муравьями и микроорганизмами в материале муравейника. Эти две стратегии отличаются друг от друга по структуре ежедневного колебания температуры.

Муравейники влияют на структуру почвенного покрова. Выделяются спорадически пятнистые элементарные почвенные ареалы [12]. Они характеризуются наличием на гомогенном почвенном фоне пятен предельных структурных элементов, которые могут быть пятнами зоогенно переработанных почв, особых почв муравейников и термитников.

Материал и методы исследования

В качестве объектов исследований были выбраны залежные почвы Ростовской низины в пределах второй древнеозерной террасы (котловина оз. Неро). В недалеком прошлом (15–20 лет назад) в пределах значительной части изученной территории Ростовской низины велось интенсивное земледелие, в настоящее время многие пахотные массивы переведены в залежные.

Исследованные почвы принадлежат к следующим разновидностям:

- разрез-1: агродерновоподзол постагрогенный супесчаный иллювиально-железистый на озерных супесях: один профиль через муравейник, профиль под муравейником и два под фоновой почвой;
- разрез-2: агротемногумусовая-окисленноглеевая постагрогенная среднесуглинистая на озерных суглинках (600 м от первого разреза): три профиля через муравейник, профиль под муравейником и два под фоновой почвой.

В качестве объектов в Ленинградской области были выбраны залежные почвы краевой части третьей приморской террасы Финского залива [11].

Исследованные почвы принадлежат к следующим разновидностям:

- разрез-3: агродерново-подзолистая постагрогенная легкосуглинистая поверхностно оглеенная на моренных суглинках: один профиль через муравейник, профиль под муравейником и два под фоновой почвой.

В 2010 г. проводились подсчеты количества муравейников на исследуемом участке. На площади в 1 га было встречено 25 муравейников.

Исследуемые почвы находятся в Центральном и Северо-Западном регионах и принадлежат к трем различным отделам (альфегумусовые, ограно-аккумулятивные и текстурно-дифференцируемые почвы) и трем разным разновидностям почв (супесчаные, среднесуглинистые и легкосуглинистые почвы).

Эти муравейники построены *Lasius niger* — черными садовыми муравьями. Вид распространен от Португалии и Англии через всю Европу до Центральной Сибири и Монголии. Муравейники появились на исследуемой территории недавно, их возраст не превышает 10 лет (по данным исследований 1998 г.). Длина тела рабочих муравьев 3–5 мм, самцы достигают длины 4–6 мм, самки — 7–10 мм. Окраска у муравьев одноцветная, черно-бурая. Муравьи строят гнезда в почве в умеренно влажных стациях, у старых пней, под камнями, но чаще в насыпных земляных холмиках. Строительство происходит очень быстро, поэтому по размеру холмика трудно точно определить возраст муравейника. В поле производилось заложение микротраншеи через муравейник на глубину влияния муравьев с захватом прилегающих неизменных залежных почв; морфологическое описание, послойный отбор почвенных образцов по центру муравейника (на втором разрезе и в его краевых частях).

Результаты исследований и их обсуждение

Исследования по влиянию муравьев на залежные почвы были начаты в 2009 г., и полученные данные отражены в двух публикациях [4, 5].

В разрезе-1 происходит сильная переработка почвенного материала: сам муравейник менее плотный, чем неизменная почва, муравьи также сильно разрыхляют почву под муравейником (обилие ходов). Самое большое влияние муравьев заметно в верхней части почвы до 60 см, ниже заметны только единичные ходы. Также происходит перемешивание горизонтов — в горизонте ВF видны ходы, заполненные материалом горизонта Е.

В разрезе-2 очень заметно разрыхление почвы, большая часть ходов расположена в верхней части почвы до 60 см, здесь хорошо прослеживается перемешивание по ходам муравьев — перемещение прогумусированного материала в горизонт G. Сам

муравейник и пахотный горизонт под ним значительно светлее, чем в неизменной почве. В муравейнике встречаются отмытые зерна кварца.

В разрезе-3 происходит сильная переработка почвенного материала — сам муравейник менее плотный, чем неизменная почва, муравьи также сильно разрыхляют почву под муравейником (обилие ходов). Самое большое влияние муравьев заметно в верхней части почвы, до 60–70 см, ниже заметны только единичные ходы.

Данные полевых измерений показали, что в разрезе-1 материал муравейника имеет меньшую объемную влажность (15–20%, рис. 1) по сравнению с фоновыми почвами (25–30%), и в почве под муравейником наблюдается значительное уменьшение влажности. В разрезе-1 муравейник и почва под ним также имеет меньшую (в 2–3 раза) плотность сложения.

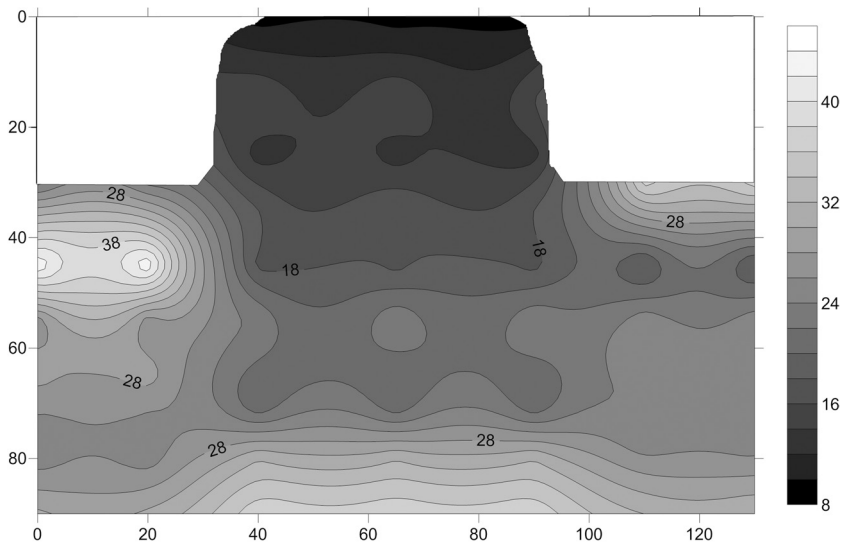


Рис. 1. Разрез-1, почва — агродерновоподзол постагрогенный супесчаный иллювиально-железистый на озерных супесях
Объемная влажность, % (то же для рис. 2, 3).

Уменьшение плотности сложения может быть вызвано разрыхлением почвенной толщи, обилием ходов муравьев в муравейнике и почве под ним до глубины 50 см. А уменьшение влажности также может быть связано с разрыхлением почвенной толщи и обилием ходов муравьев.

Общая порозность максимальна в верхней части муравейника (75–80%), убывает с глубиной и становится сопоставимой с показателями фоновой почвы с глубины 30 см.

В разрезе-2 наблюдается другая картина перераспределения влажности (рис. 2). В муравейнике имеются участки как с меньшей, так и с влажностью примерно равной фону. Подобная картина наблюдается и в почве под муравейником до глубины 80 см. Это может быть связано с разной плотностью сложения муравейника, ходами муравьев и камерами, построенными муравьями. Плотность сложения муравейника меньше, чем в фоновой почве в 2–6 раз. Наибольшая разница наблюдается в правой части муравейника, что может быть связано с перестройкой муравьями своего жилища.

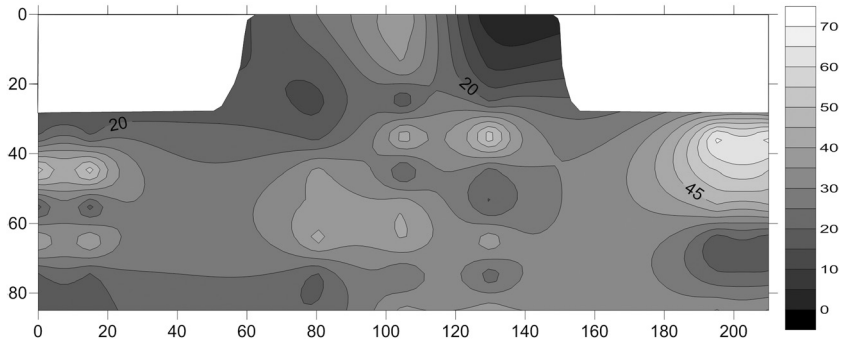


Рис. 2. Разрез-2, почва — агротемногумусовая-окисленноглеевая постагрогенная среднесуглинистая на озерных суглинках

В почве под муравейником также видны участки с меньшей плотностью сложения, чем в фоновой почве, что может быть связано с камерами и ходами муравьев.

В разрезе-3 в муравейнике также наблюдается уменьшение плотности сложения по сравнению с фоновой почвой, что наблюдается и на глубине 40–50 см. В самом муравейнике наблюдается уменьшение объемной влажности почвы, при этом под муравейником на глубине 30–40 см происходит уменьшение влажности в отличие от фоновой почвы, а на глубине 40–60 см, наоборот, увеличение влажности (рис. 3), что может быть связано с системой ходов и камер.

В муравейниках и в почвах под ними наблюдается некоторое уменьшение содержания органического углерода. В разрезе-1 содержание органического углерода на

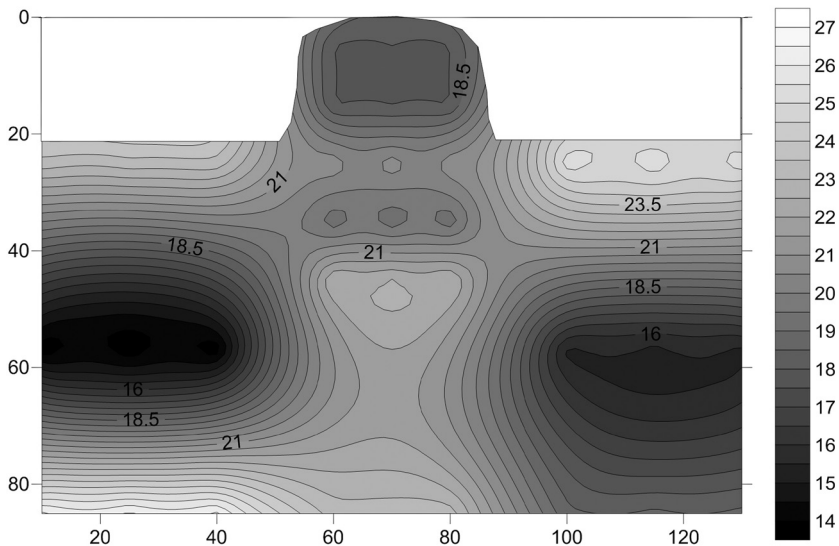


Рис. 3. Разрез-3, почва — агродерново-подзолистая постагрогенная легкосуглинистая поверхностно оглеенная на моренных суглинках

0,1–0,2% меньше, чем в фоновой почве, но существенных различий между содержанием органического углерода под муравейником и в фоновой почве не обнаружено.

В разрезе-2 содержание органического углерода в муравейнике меньше на 3–4%, под муравейником наблюдается накопление органического углерода на глубине 30–40 см (рис. 4), что тоже может быть обусловлено разрыхлением почвенной толщи и прямыми ходами муравьев, которые заполнены прогумусированным материалом. Аналогичные результаты были получены В. А. Зряниным [9].

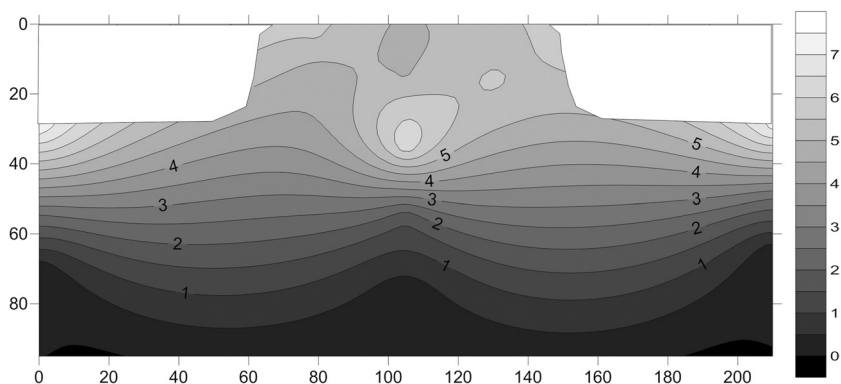


Рис. 4. Разрез-2, почва — агротемногумусовая-окисленноглеявая постагрогенная среднесуглинистая на озерных суглинках

Содержание органического углерода, %. $F_{\text{факт.}} = 122,4$, $F_{\text{теор.}} = 3,58$, $\text{НСР}_{0,5} = 0,06$

В разрезе-3 в нижней части муравейника, примерно на уровне поверхности почвы, увеличивается содержание органического углерода по сравнению с фоновой почвой, также происходит увеличение содержания органического углерода и в почве под муравейником, хотя и в меньшей степени (рис. 5), что согласуется с результатами полученными В. А. Зряниным [9].

Исследования показали, что муравьи влияют на рН почв. Наблюдается увеличение величины $\text{pH}_{\text{вод.}}$ в муравейнике в разрезе-1 на 0,2–0,3.

В разрезе-2 наблюдается тенденция к подщелачиванию, хотя есть и некоторое перераспределение рН. Подобная тенденция уменьшения рН на 0,1–0,2 единицы была показана ранее [6] для щелочных почв.

В разрезе-3 в муравейнике также наблюдается увеличение значения рН на 0,3–0,4 ед. и небольшое увеличение значения рН в профиле почвы под муравейником (на глубине 45–55 см) на 0,2–0,3 ед., аналогичные результаты были получены для луговых почв В. А. Зряниным [9]. Это может быть связано со специфическими условиями, которые создаются в муравейнике. Предполагается, что муравьи повышают рН почвы благодаря выделениям слюнных желез [6].

В муравейниках и в почвах под ними (в гумусовом горизонте) происходит заметное увеличение содержания подвижных форм фосфора и калия. Во всех почвах без исключения наблюдается увеличение содержания подвижного калия в муравейнике и профиле почвы под муравейником. При этом наибольшее накопление наблюдается в 1-м и 3-м разрезах. В муравейнике и почве под муравейником содержится в 4–6 раз больше подвижного калия, чем в фоновой почве, тогда как в разрезе-2 в профиле

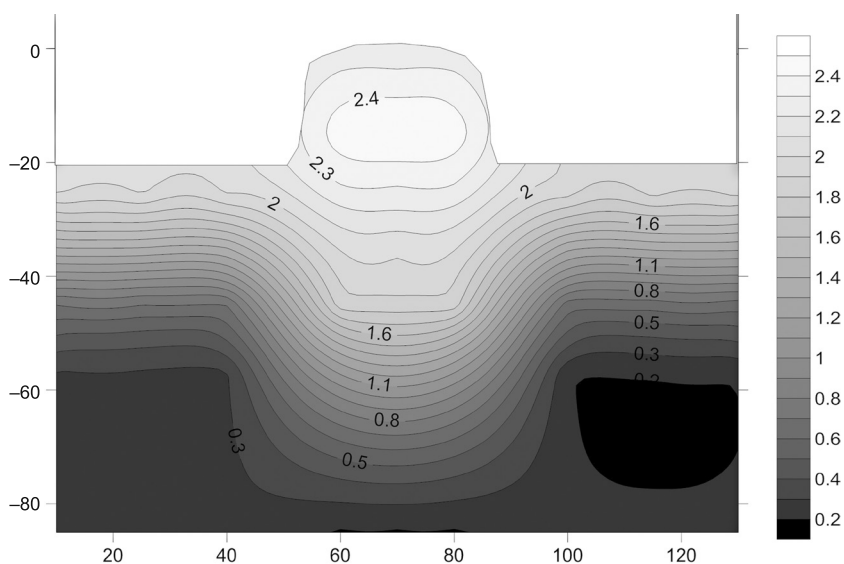


Рис. 5. Разрез-3, почва — агродерново-подзолистая постагрогенная легко-суглинистая поверхностно оглеенная на моренных суглинках

Содержание органического углерода, %. $F_{\text{факт.}} = 255,7$, $F_{\text{теор.}} = 3,09$, $\text{НСР}_{0,5} = 0,05$

почвы под муравейником всего в 2 раза больше, чем в фоновой почве. Похожая картина наблюдается и в содержании подвижных форм фосфора: в разрезе-3 в муравейнике и почве под ним происходит увеличение содержания обменного фосфора в 4–7 раз, а в 1-м и 2-м разрезах в 1,5–2 раза. Возможно, это связано с жизнедеятельностью муравьев — они приносят в муравейники пищу, из которой могут позднее высвободиться питательные элементы.

Запасы органического углерода имеют неодинаковый вид в разных почвах, заселенных муравьями. Во всех почвах в холмиках содержатся небольшие запасы органического углерода по сравнению с фоновой почвой, что связано с маленькой плотностью сложения муравейника, хотя содержание органического углерода может быть даже больше, чем в фоновой почве (в разрезе-3). В первом и втором муравейниках запасов углерода в профиле почвы под муравейником заметно меньше, чем в фоновой почве, хотя во 2-м разрезе в муравейнике примерно на уровне поверхности почвы наблюдаются такие же значения запасов органического углерода, как и в фоновой почве. Запасы органического углерода в разрезе-2 представлены на рис. 6. В третьем муравейнике, наоборот, наблюдается увеличение запасов органического углерода в профиле под муравейником на глубине 20–50 см, при этом запасов органического углерода здесь даже больше, чем в фоновой почве (рис. 7). Увеличение запасов углерода в почвах под муравейниками можно объяснить тем, что муравьи запасают корм в камерах под муравейниками (была обнаружена камера, заполненная растительными плохо разложившимися остатками, в почве под муравейником), который в дальнейшем может трансформироваться в гумусовые вещества.

В 2010 г. в один из муравейников в Ленинградской области были заложены термометры, которые измеряли температуру через определенный промежуток времени (каждые 10 мин) в течение восьми дней. Измерения проводились с точностью до 0,5 °С.

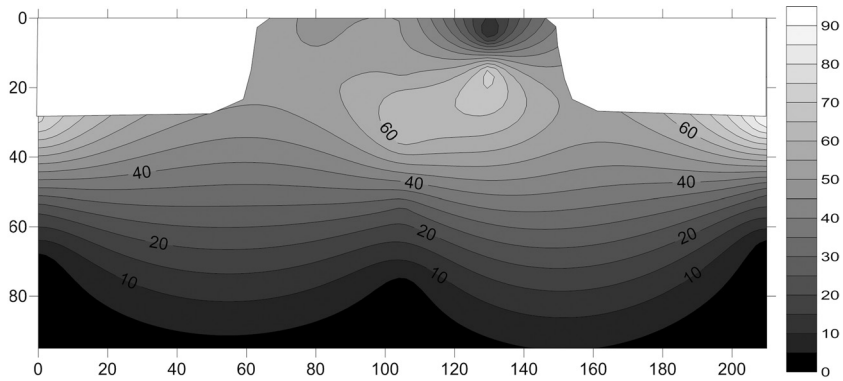


Рис. 6. Разрез-2, почва — агротемногумусовая-окисленноглеевая постагрогенная среднесуглинистая на озерных суглинках
Запасы органического углерода, т/га (то же для рис. 7).

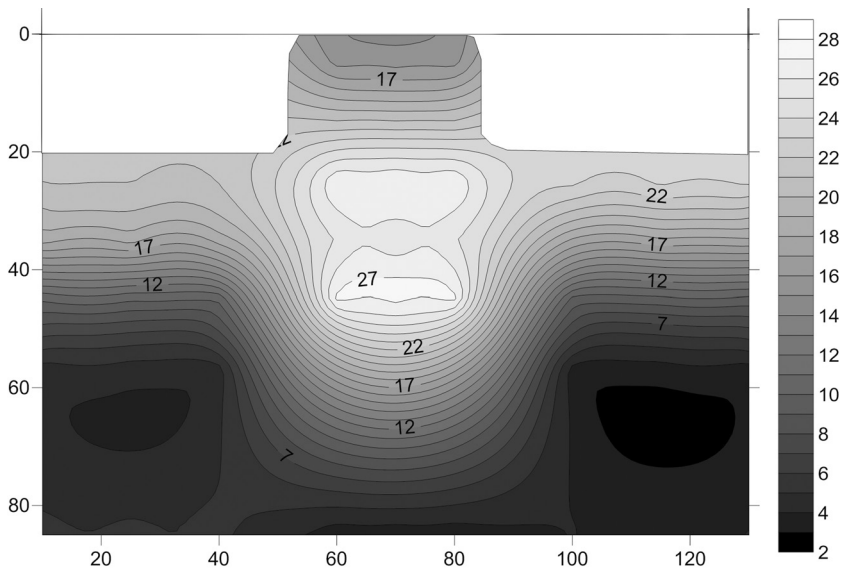


Рис. 7. Разрез-3, почва — агродерново-подзолистая постагрогенная легкосуглинистая поверхностно оглеенная на моренных суглинках

В самом муравейнике температура была меньше, чем в фоновой почве, что может быть связано с лучшей вентиляцией муравейника. В почве под муравейником примерно такая же температура, как и в фоновой, но наблюдается запаздывание суточного хода температуры (температура в муравейнике отличается на 1,5–2,5°C). Такие значения хода температур могут влиять на режимы биологической активности почвы: муравейник лучше вентилируется, соответственно, лучше охлаждается и быстрее прогревается, поэтому в муравейнике биологическая активность должна отличаться от таковой фоновой почвы.

Поскольку муравьи влияют на множество как физических, так и физико-химических свойств почв (плотность сложения, влажность, содержание органического углерода,

Значения ПЭи в исследуемых почвах

Место	ПЭи, баллы		
	фон	муравейник	фон
Разрез-1	27,4	36,1	30,9
Разрез-2	41,7	46,5	45,0
Разрез-3	38,4	44,2	40,7

pH, содержание подвижных форм К и Р, сумму обменных оснований, гидrolитическую кислотность), то они должны влиять и на ее стоимость. Стоимостная оценка почв с муравейниками производилась по методике почвенно-экологической оценки и бонитировки почв разработанной

И.И. Кармановым [13]. Значения почвенно-экологического индекса (ПЭи) приведены в таблице. Муравейники хотя и влияют на многие свойства почв, но это влияние недостаточно сильное, чтобы изменить стоимость почв практически по всем параметрам. Исключение составляет содержание подвижного калия в почвах. Во всех почвах без исключения наблюдается увеличение содержания подвижного калия в профиле почвы под муравейником. При этом наибольшее накопление наблюдается в разрезах-1 и -3. В профиле почвы под муравейником содержится в 4–6 раз больше подвижного калия, чем в фоновой почве, тогда как в разрезе-2 в профиле почвы под муравейником всего в два раза больше, чем в фоновой почве. Муравейники изменяют в большую сторону значение ПЭи, увеличение происходит за счет поправочных коэффициентов на содержание подвижного калия в почве под муравейником. Значения других коэффициентов под муравейником сходны с коэффициентами в фоновых почвах.

Таким образом, можно сказать, что муравейники ведут к изменению стоимости почвы в большую сторону, за счет увеличения агрохимических показателей (содержание подвижных форм калия в почве).

Заключение

Муравьи, как общественные насекомые, оказывают большое влияние на почвы и почвенный покров благодаря большой плотности муравейников и тому, что при их строительстве муравьями переносится большой объем почвы. Установлено, что в результате их жизнедеятельности происходит изменение ряда физических и физико-химических почвенных свойств таких, как плотность сложения почвы, pH, содержание углерода, температурный режим, а также микробиологическая активность. Эти изменения наиболее контрастно проявляются в самом муравейнике (насыпной части).

Температура в муравейнике имеет суточный ход, отличающийся от фоновой почвы. Муравейник лучше прогревается и быстрее охлаждается, вследствие чего в нем должна отличаться микробиологическая активность по сравнению с таковой фоновых почв.

Исследование залежных почв в Ленинградской и в Ярославской областях показало, что муравьиные гнезда усложняют структуру почвенного покрова: в пределах элементарного почвенного ареала появляется зоогенно переработанный микрорельеф (гнезда) высотой до 0,3 м и диаметром до 0,9 м (предельный структурный элемент). Плотность гнезд может составлять до 25 шт/га (в Ленинградской области). Объем перенесенной муравьями массы почвы оценивается в 23,3 м³/га.

Под влиянием муравьев тренд бонитета почв изменяется в сторону увеличения стоимости. Это связано с увеличением обеспеченности почв подвижными формами калия, корректировка показателей которых на фоне практически неизменных показателей общих (базовых) почвенных свойств, входит в алгоритм расчета почвенно-экологического индекса.

Литература

1. Сезонная динамика микробиологической активности серых лесных почв под муравейниками *Lasius niger* / М. В. Голиченков, А. Л. Нейматов, Ю. В. Закалюкина, А. В. Кирюшин, А. С. Терехов // Муравьи и защита леса. 2005. № 12. С. 73–74.
2. Голиченков М. В., Нейматов А. Л., Добровольская Т. Г., Закалюкина Ю. В. Микробиологическая характеристика муравейников *Lasius niger* // Муравьи и защита леса. 2009. № 13. С. 39–41.
3. Голиченков М. В., Нейматов А. Л., Кирюшин А. В. Микробиологическая активность почв, заселенных муравьями *Lasius niger* // Почвоведение. 2009. № 7. С. 847–852.
4. Дайнеко Д. В. Влияние муравейников на постагrogenное развитие почв (на примере почв Ростовской низины) // Материалы XII Докучаевских молодежных чтений «Почвы и продовольственная безопасность России», 2009. С. 195–196.
5. Дайнеко Д. В., Русаков А. В. Влияние деятельности муравьев (Hymenoptera: Formicidae) на свойства постагrogenных почв Ростовской низины (Ярославская область) // Материалы II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. СПб., 2010. С. 47.
6. Длуский Г. М. Муравьи рода *Formica*. М.: Изд-во Наука, 1967. 236 с.
7. Захаров А. А. Муравей, семья, колония. М.: Изд-во Наука, 1978. 224 с.
8. Звягинцев Д. Г., Бабаева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
9. Зрянин В. А. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Успехи современной биологии. 2003. № 123. С. 278–288.
10. Красная книга почв Ленинградской области / под ред. Б. Ф. Апарина. СПб.: Изд-во Аэроплан, 2007. 320 с.
11. Матинян Н. Н., Русаков А. В. Почвенный покров южного побережья Финского залива и его экологическая оценка // Вестн. С.-Петербург. ун-та. 1995. Серия 3. Вып. 3 (№ 17). С. 104–108.
12. Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М.: Изд-во Мысль, 1972. 336 с.
13. Шишов Л. Л., Дурманов Д. Н., Карманов И. И., Ефремов В. В. Теоретические основы и пути регулирования плодородия почв. М.: Агропромиздат, 1991. 304 с.
14. Frouz J. The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants // Insectes soc. 2000. Vol. 47. P. 229–235.
15. Laakso J., Setälä H. Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil // Oikos. 1988. Vol. 81. P. 266–278.
16. Laakso J., Setälä H. Impacts of wood ants (*Formica aquilonia* Yarn) on the invertebrate food web of the boreal forest floor // Ann. Zool. Fennici. 2000. Vol. 37. P. 93–100.
17. Laakso J., Setälä H. Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms // Oecologia. 1997. Vol. 111. P. 565–569.
18. Stadler B., Schramm A., Kalbitz K. Ant-mediated effects on spruce litter decomposition, solution chemistry, and microbial activity // Soil Biol. and Biochem. 2006. Vol. 38. P. 561–572.

Статья поступила в редакцию 15 декабря 2011 г.