

## Структура населения коллембол (Hexapoda, Collembola) реликтового липового леса (Горная Шория, Кемеровская область)

### The structure of collembolan populations (Hexapoda, Collembola) in the relict linden forest in Gornaya Schoria of Kemerovskaya oblast of Russia

О.Г. Березина  
O.G. Berezina

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: isotoma@yandex.ru.  
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

**Key words:** коллемболы, структура населения, пространственное распределение, липовые леса.

**Ключевые слова:** springtails, structure of populations, spatial distribution, lime forests.

**Резюме.** В липовом лесу Горной Шории (юг Кемеровской области) исследовалось распределение коллембол в пределах консорциев, образованных кедром (*Pinus sibirica* Du Tour) и липой (*Tilia cordata* P. Mill.) как наиболее отличающихся по количеству опада, режиму его поступления, времени и характеру разложения и пр. Под липой наблюдается «стягивание» группировки к комлю и резкое обеднение ее на удалении от него, под кедром изменения гораздо более плавные. Только под кедром наблюдается четкое пространственное разделение отдельных видов, соответствующее их жизненным формам.

**Abstract.** The distribution of Collembola species was studied in the linden forests of Gornaya Schoria Area in a southern part of Kemerovskaya Oblast, within the consortia formed by the *Pinus sibirica* Du Tour and *Tilia cordata* P. Mill., as most contrasting in respect of the litter amount, regime of its accumulation and mode of its destruction. It is registered that the springtail community is concentrated at the tree base near roots and becoming poor in the distance from the butt of *Tilia cordata*, but distributed more evenly around the cedar tree. Distinct spatial distribution of different species in accordance to their life-forms was registered under the *Pinus sibirica* only.

## Введение

Мелкие почвенные сапрофаги коллемболы как группа, сочетающая широкую экологическую пластичность, мобильный жизненный цикл, способность достигать высоких численностей в благоприятных условиях, а также чутко реагирующая на изменения физических и химических условий среды — удобный объект для изучения средообразующих способностей растений-эдификаторов. Их связи с растениями не столь жесткие и прямые, как у фитофагов, но они не столь автономны, как хищники. Точных данных о радиусе индивидуальной миграционной активности для коллембол нет, но, учитывая их доволь-

но высокую скорость передвижения, можно предположить, что он составляет не менее нескольких десятков или сотен сантиметров. Кроме горизонтальной, имеется и вертикальная миграция по почвенному профилю. Это позволяет коллемболам находить микроместообитания с наиболее приемлемыми условиями.

Растение-эдификатор, составляющее ядро геоценоконсорции, модифицирует такие факторы, как влажность, количество и размеры пор и полостей в почве и подстилке, химический состав почвы и почвенного раствора, количество и распределение почвенных грибов и бактерий, что обуславливают неоднородность распределения коллембол.

В настоящей работе исследуются биогеоэкологические особенности уровня геоценоконсорции. Геоценоконсорция рассматривается как совокупность биокосных элементов и непосредственно взаимодействующих между собой ценочаек автотрофов, редуцентов и гетеротрофов, существующая большее время, чем составляющие её особи [Zubkov, 1996]. Это наименьшая структурная единица лесного биогеоценоза, обладающая некоторой замкнутостью биогеоэкологических процессов, которая позволяет существовать в её рамках минимальному круговороту веществ, в том числе биогенных.

Для исследования геоценоконсортивной структуры сообщества коллембол были выбраны геоценоконсорции, образованные кедром и липой как наиболее сильно различающиеся по локальным условиям среды.

## Место исследования, материал и методы

Работа выполнена на основе материала, собранного в 1996 г. в реликтовом липовом лесу Горной

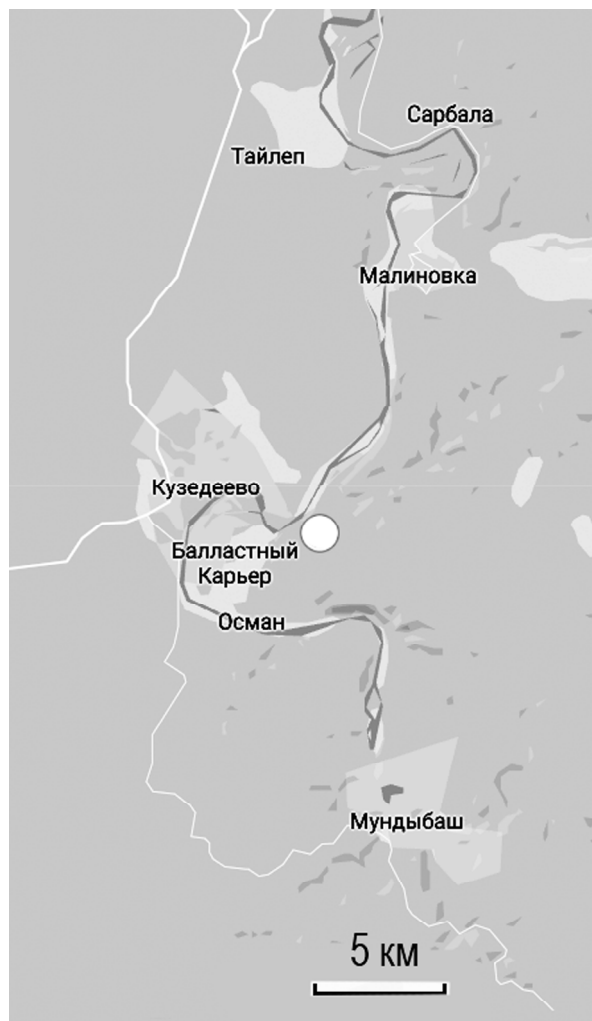


Рис. 1. Место проведения работ в липовом лесу Горной Шории.

Fig. 1. Locality map of linden forest in Gornaya Shoria Area.

Шории (Липовый остров) на юге Кемеровской области (рис. 1). Липовый остров находится в поясе среднегорной тайги Алтае-Саянской горной системы на плоскогорье, разделённом речными долинами и логгами на множество беспорядочно расположенных возвышенностей в бассейне реки Кондома [Relief of the Altai-Sayan mountain region, 1988].

Климат континентальный, постоянно влажный (около 1200 мм осадков с небольшим максимумом в июле), среднегодовая температура воздуха  $+1,4^{\circ}\text{C}$ , выше  $+5^{\circ}\text{C}$  — с конца апреля — начала мая по первую декаду октября (159 дней), безморозный период с 18 мая по 26 сентября (130 дней). Устойчивый снеговой покров устанавливается в третьей декаде октября при средних температурах воздуха от  $-1^{\circ}\text{C}$  до  $+3^{\circ}\text{C}$ , так что почва уходит под снег ещё сравнительно тёплой и не промерзает в течение всей зимы: температура линии раздела снега и почвы близка к

$0^{\circ}\text{C}$ , на глубине 5 см обычно равна  $+0,2^{\circ}\text{C}$ , в горизонте 15–20 см  $+0,6^{\circ}\text{C}$ . В осенние и зимние месяцы отмечена активация микробных процессов [Трифимов, 1975]. Это создает благоприятные условия для деятельности блока деструкторов (микроорганизмов, микроартропод, более крупных членистоногих и червей) и приводит к чрезвычайно высокой скорости гумификации растительных остатков.

По сравнению с равнинной тайгой в Липовом острове выпадает на 30–40 % больше осадков, а безморозный период продолжительнее в среднем на 10 дней [Khlonov, 1965; Ekologiya..., 1991]. Липа растёт на хорошо защищённых от ветров прогреваемых склонах на высоте 100–500 м, образуя почти чистое насаждение на территории 5 тыс. га. и на 2,5 тыс. га встречается в подлеске [Khlonov, 1965].

Растительный покров имеет парцеллярное строение. Здесь отчётливо выделяются парцеллы, образованные деревьями первого яруса — липой, осиной, пихтой и кедром. Крупнотравный комплекс (аконит, дельфиниум, скерда, крапива, альфредия, борщевик, какалия, горькуша, папоротниковые) является основой травостоя, достигающего высоты 2,5 и более метров, с проективным покрытием от 10–40 % под пологом леса до 100 % на редианах и полянах. Крупнотравье создает своеобразный фитоклимат, более тёплый и влажный [Ekologiya..., 1991].

Пространственное распределение коллембол исследовалось в июле 1996 года. Подробно были рассмотрены консорции, образованные липой и кедром как наиболее сильно различающиеся по локальным условиям среды.

Геоценоконсорция липы выделена в пределах липовой парцеллы. Центром её является зрелое дерево около 20 метров высотой; травяной ярус — сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana*), подмаренник Крылова (*Cruciata krylovii*) и др. Подстилка и задернение отсутствуют.

Кедровая геоценоконсорция представлена деревом 1,37 м в обхвате. Травяной ярус: фиалка одноцветковая (*Viola uniflora*), кислица (*Oxalis acetosella*). Подстилка до 40 см, выделяются слои  $A_0L$ ,  $A_0F$ ,  $A_0H$ , задернения нет.

Пробы были взяты 15.06.1996 под одним деревом в двух позициях геоценоконсорции — у комля (по окружности — 10 точек) и на границе проекции кроны (так же). Кроме того, в прикомлевой зоне исследовалось вертикальное распределение коллембол — пробы отбирались с северной стороны ствола в разных генетических горизонтах подстилки ( $A_0L$ ,  $A_0F$ ,  $A_0H$ ) и почвы послойно (мощность слоя = 5 см) до глубины 30 см в десятикратной повторности.

Пробы почвы отбирались цилиндрическим буром диаметром 5 см на глубину 5 см. Подстилка отбиралась послойно рамкой площадью  $1\text{ dm}^2$  с указанием мощности каждого слоя. Отобранные пробы помещались во влажные шламовые мешочки и транс-

Таблица 1. Плотность населения коллембол в различных частях геоценоконсорции, образованной липой  
Table 1. The community density of springtails in various parts of consortium associated with *Tilia cordata*

Виды:	Плотность населения коллембол (экз./м <sup>2</sup> )	
	у комля	на границе проекции кроны
<i>Parisotoma notabilis</i> Schaeffer, 1896	6733,5 ± 753	1425 ± 153
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	6499 ± 151	836 ± 511
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullberg, 1871	6164 ± 325	959,5 ± 210
<i>Folsomia taigicola</i> Stebaeva et Potapov, 1998	3517,5 ± 206	1368 ± 260
<i>Onychiurus</i> sp.1 (cf. <i>granulosus</i> )	3283 ± 815	1444 ± 440
<i>Protaphorura</i> sp.	2311,5 ± 180	1748 ± 245
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	1440,5 ± 440	408,5 ± 84
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947	1072 ± 511	427,5 ± 74
<i>Onychiurus</i> sp.2	502,5 ± 95	427,5 ± 212
<i>Heteroisotoma stebaevae</i> (Rusek, 1991)	402 ± 312	370,5 ± 168
Прочие	1574,5 ± 250	85,5 ± 29
Всего видов:	19	12
Всего, экз./м <sup>2</sup> :	33500 ± 9860	9500 ± 1125

портировались в лабораторию, где производилась выгонка микроартропод на стандартных эклекторах в течение трёх и более суток до полного высыхания субстрата.

Для определения видовой принадлежности были изготовлены постоянные препараты в жидкости Фора. Видовая идентификация коллембол проводилась с использованием определителей [Collembola of USSR, 1988; Collembola of Russia..., 1994; Potapov, 2001].

Всего обработано 180 проб, определено 6600 особей коллембол.

В работе использована, в основном, система жизненных форм С.К. Стебаевой [Stebaeva, 1970].

Плотность населения коллембол приводится в пересчёте на 1 м<sup>2</sup>. Структура доминирования определялась в соответствии со шкалой Энгельманна: вид-эудоминант составляет 40–100 % от общего обилия, доминант — 12–40, субдоминант — 4–12, рецедент 1–4, субрецедент — менее 1 % [Engelmann, 1978]. Все расчёты проводили в программах Past 1.8 и Microsoft Office Excel 2007.

## Результаты

**Население коллембол в геоценоконсорции липы.** В геоценоконсорции липы (табл. 1) отмечено 19 видов коллембол. Основная часть группировки сосредоточена в прикомлевом пространстве — здесь найдено 19 видов с общей плотностью населения 33,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Группу видов-доминантов образуют *Isotoma viridis*, *Parisotoma notabilis* и *Folsomia quadrioculata*, составляющие 58 % от общей численности прикомлевой группировки. Эти виды относятся к верхнеподстилочной, нижнеподстилочной

и подстильно-почвенной жизненным формам, соответственно (здесь и далее классификация жизненных форм по: [Стебаева, 1970]). Среди субдоминантов преобладают формы, адаптированные к обитанию в более глубоких горизонтах — подстильно-почвенная *Folsomia taigicola* и верхнепочвенные онихиуриды. Остальные 12 видов, в сумме составляющие менее 10 % от общей численности, являются рецедентами и субрецедентами.

На границе проекции кроны (около 50–60 см. от комля) группировка значительно обедняется (по сравнению с прикомлевым пространством). Плотность населения коллембол уменьшается в 3,5 раза, а число видов — в 1,5 раза.

По мере удаления от комля дерева структура доминирования выравнивается: на границе проекции кроны относительная численность видов-доминантов прикомлевой группировки снижается, а субдоминантов и рецедентов — возрастает. Комплекс доминантов здесь составляют виды, адаптированные к более глубоким горизонтам почвенного профиля — нижнеподстилочная *Parisotoma notabilis*, подстильно-почвенная *Folsomia taigicola* и верхнепочвенные онихиуриды. Остальные шесть видов, перечисленные в табл. 1, являются субдоминантами. Это, в основном, верхнепочвенные формы. В целом спектр жизненных форм у границы проекции кроны смещён «вниз», в сторону почвенных форм.

Вертикальная структура группировки коллембол в прикомлевой части липы представлена на рис. 1а. Небольшой по мощности фрагментарный слой опада на поверхности почвы содержит, тем не менее, достаточно многочисленную группировку коллембол (9,3 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Всего в горизонте A<sub>0</sub> найдено 9 видов. Ядро группировки составляет эудоминант

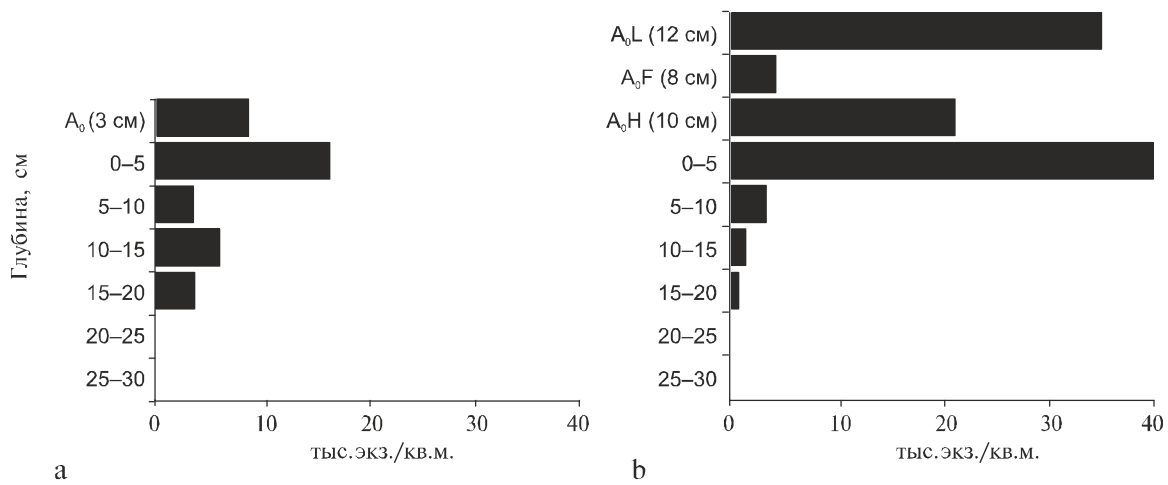


Рис. 2. Вертикальная структура населения коллембол. а — липа, б — кедр.

Рис. 2. The vertical structure of the springtail communities. а — *Tilia cordata*, б — *Pinus sibirica*.

*Isotoma viridis*, на долю которого приходится 75 % общей численности. Ещё три вида, *Tomocerus minutus*, *Folsomia quadrioculata* и *Folsomia inoculata*, представлены практически равными долями, в сумме составляют ещё 22,5 %. В пределах верхнего слоя почвы (0–5 см) представлены практически все жизненные формы коллембол, включая полный набор подстилочных. Доминируют *Folsomia quadrioculata*, *Parisotoma notabilis*, *Isotoma viridis*, *Folsomia taigicola*, *Onychiurus* sp.1, *Heteroisotoma stebaevae*. Всего отмечено 17 видов при общей плотности населения 24,6 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

При переходе вглубь почвенного профиля происходит резкое обеднение видового состава и снижение обилия группировки ногохвосток. В нижних слоях встречаются единичные экземпляры различных жизненных форм коллембол, включая крупные поверхностные формы с длинными конечностями и полным набором глазков (*Isotoma viridis*, *Tomocerus minutus*), что скорее говорит о случайном попадании их в данный слой по крупным полостям (например, по ходам дождевых червей), чем о постоянном проживании в этих горизонтах. На глубине свыше 20 см коллембол не обнаружено.

Таблица 2. Плотность населения коллембол в различных частях геоценоконсорции, образованной кедром  
Table 2. The population density of springtails in various parts of consortium formed by *Pinus sibirica*

Виды:	Плотность населения коллембол (экз./м <sup>2</sup> )	
	у комля	на границе проекции кроны
<i>Heteroisotoma stebaevae</i> (Rusek, 1991)	30038,4 ± 9800	12464,5 ± 6420
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	20361,6 ± 12045	7517,5 ± 2200
<i>Parisotoma notabilis</i> Schaeffer, 1896	16732,8 ± 8540	9894 ± 4100
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullberg, 1871	4032 ± 2100	2425 ± 890
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	4032 ± 2750	1794,5 ± 450
<i>Protaphorura</i> sp.1	4032 ± 1230	1843 ± 650
<i>Folsomia taigicola</i> Stebaeva et Potapov, 1998	3225,6 ± 850	1843 ± 650
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947	2822,4 ± 490	1552 ± 155
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	2822,4 ± 490	2182,5 ± 566
<i>Onychiurus</i> sp.1 (cf. <i>granulosus</i> )	1310,4 ± 420	1600,5 ± 750
<i>Weberacantha beckeri</i> (Stebaeva, 1966)	1209,6 ± 450	388 ± 120
<i>Onychiurus</i> sp.2	1108,8 ± 220	1358 ± 440
Прочие	9072 ± 1150	3637,5 ± 1140
Всего видов:	21	18
Всего, экз./м <sup>2</sup> :	100800 ± 30080	48500 ± 12550

**Население коллембол в геоценоконсорции кедра.** В геоценоконсорции кедра складывается более многочисленное и разнообразное население ногохвосток (табл. 2). Здесь найдено 24 вида коллембол. Как и в предыдущем случае, прикомлевая группировка характеризуется большим видовым богатством и более многочисленной, чем на границе проекции кроны. Она представлена 21 видом, общая плотность населения достигает 100,8 тыс. экз./м<sup>2</sup>. На границе проекции кроны плотность населения и видовое богатство снижаются, но не столь сильно, как под липой (48,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>, 18 видов).

В кедровой геоценоконсорции плотность населения коллембол высока, и здесь ярко выражено расхождение видов-доминантов по жизненным формам: *Lepidocyrtus* sp., *Parisotoma notabilis* и *Heteroisotoma stebaevae* представляют кортицикольную, нижнеподстилочную и верхнепочвенную жизненные формы, соответственно. Виды-субдоминанты, имеющие более низкое обилие, также принадлежат к разным жизненным формам. У комля это поверхностнообитающая *Isotoma viridis*, нижнеподстилочная *Folsomia quadrioculata* и верхнепочвенная *Protaphorura* sp.1. У границы проекции кроны, где общая плотность снижается, группу субдоминантов составляют представители нижнеподстилочной формы *Folsomia quadrioculata* и *Supraphorura furcifera*, относительная численность которых не превышает 5 %.

Вертикальное распределение прикомлевой группировки коллембол в геоценоконсорции кедра (рис. 1b) более сложное, чем под липой. Это обусловлено влиянием мощного слоя подстилки, на который приходится 57,4 % от общей численности группировки. В свою очередь, по генетическим горизонтам подстилки коллемболы также распределяются неравномерно. Наибольшая численность их наблюдается в верхнем и нижнем слоях (33,8 % и 40,7 % от общего населения подстилки, соответственно), наименьшая — в среднем, ферментативном (3,8 %). Необычная бедность горизонта A<sub>0</sub>F скорее всего объясняется локализацией в этом слое большого количества бессяжковых (до 90 тыс. экз./м<sup>2</sup>).

Видовой состав коллембол в разных слоях подстилки также различается. Чётко прослеживается расхождение различных жизненных форм — для каждого многочисленного вида имеется предпочитаемая глубина, где он наиболее обилен (рис. 3). Поверхностные и кортицикольные формы заселяют, в основном, верхний и, частично, средний слои подстилки, тогда как представители форм, адаптированных к более глубокому горизонту — гумусный слой подстилки и верхний слой почвы. Так, *Lepidocyrtus* sp., *Isotoma viridis*, *Weberacantha beckeri* отмечены только в подстилке; *Supraphorura furcifera* и *Folsomia inoculata* достигают максимальной численности в нижнем слое подстилки и верхнем слое почвы и малочисленны в других горизонтах; *Heteroisotoma stebaevae* имеет близкое распределение, но все же его численность несколько выше в верхнем слое по-

чвы. *Folsomia taigicola*, *Protaphorura* sp. и оба вида *Onychiurus* предпочитают верхний слой почвы. Однако если первые два вида встречаются и в нижнем слое подстилки, и в более глубоких слоях почвы, то последние два в подстилку не выходят. *Folsomia quadrioculata* и *Parisotoma notabilis*, благодаря высокой экологической пластичности, отмечаются с относительно высокой численностью практически по всему профилю, однако максимальной численности достигают в нижнем слое подстилки (первый) и верхнем слое почвы (второй).

Как и в консорции, образованной липой, под кедром также резко падает обилие коллембол в слоях глубже 5 см, а на глубине 20 см и более они перестают встречаться.

## Обсуждение

В лесных экосистемах важным фактором распределения коллембол являются деревья, являющиеся центрами ценоэцеек автотрофов или, более широко, геоценоконсорий. Деревья, являясь мощным фактором организации среды, выступают в роли «экосистемных инженеров» [Jones et al., 1994]. Количество опада и накопление подстилки являются одной из важных сторон средообразующей функции деревьев [Osnoy..., 1964; Lavrova, 1983]. Кроме различий в качественном и количественном составе поступающих с опадом биогенов [Krasinskii et al., 1957; Galiev, 1983], от количества подстилки зависят влажность и температура почвы, а также амплитуда и динамика их суточных и годовых изменений [Buzykin, 1983; Laschinskii et al., 1983]. Количество пор и полостей, доступных для заселения мелкими беспозвоночными, в том числе и коллемболами, также зависит от количества и качества подстилки. Показана связь численности коллембол с запасами подстилки и отдельных её фракций [Kopeszki, Jandle, 1990].

В результате население прикомлевых участков отличается от населения более удаленных от комля участков [Arnoldi, Ghilarov, 1963; Striganova 1994, Kuznetsova, Sterzynska, 1995]. Как правило, коллемболы образуют прикомлевые скопления, численность и разнообразие в которых выше, чем на удалении от комля [Stebaeva, 1972; Chernova, 1977].

Липа и кедр, как эдификаторы в узком смысле, создают достаточно своеобразные условия обитания для коллембол. Опад липы мягкий, содержит много азота и очень быстро разлагается, подстилка не накапливается. На поверхности почвы имеется только фрагментарный слой свежего опада, не изменяющий существенно физических условий почвы. Почва влажная, рыхлая, пронизанная ходами дождевых червей, изрытая грызунами.

Другие условия складываются под кедром. Его жесткий, насыщенный смолами опад разлагается медленно, причём преимущественно почвенными грибами [Borisova, Dvoinos, 1975; Borisova, 1985; Golubets, 1985]. В результате накапливается мощный

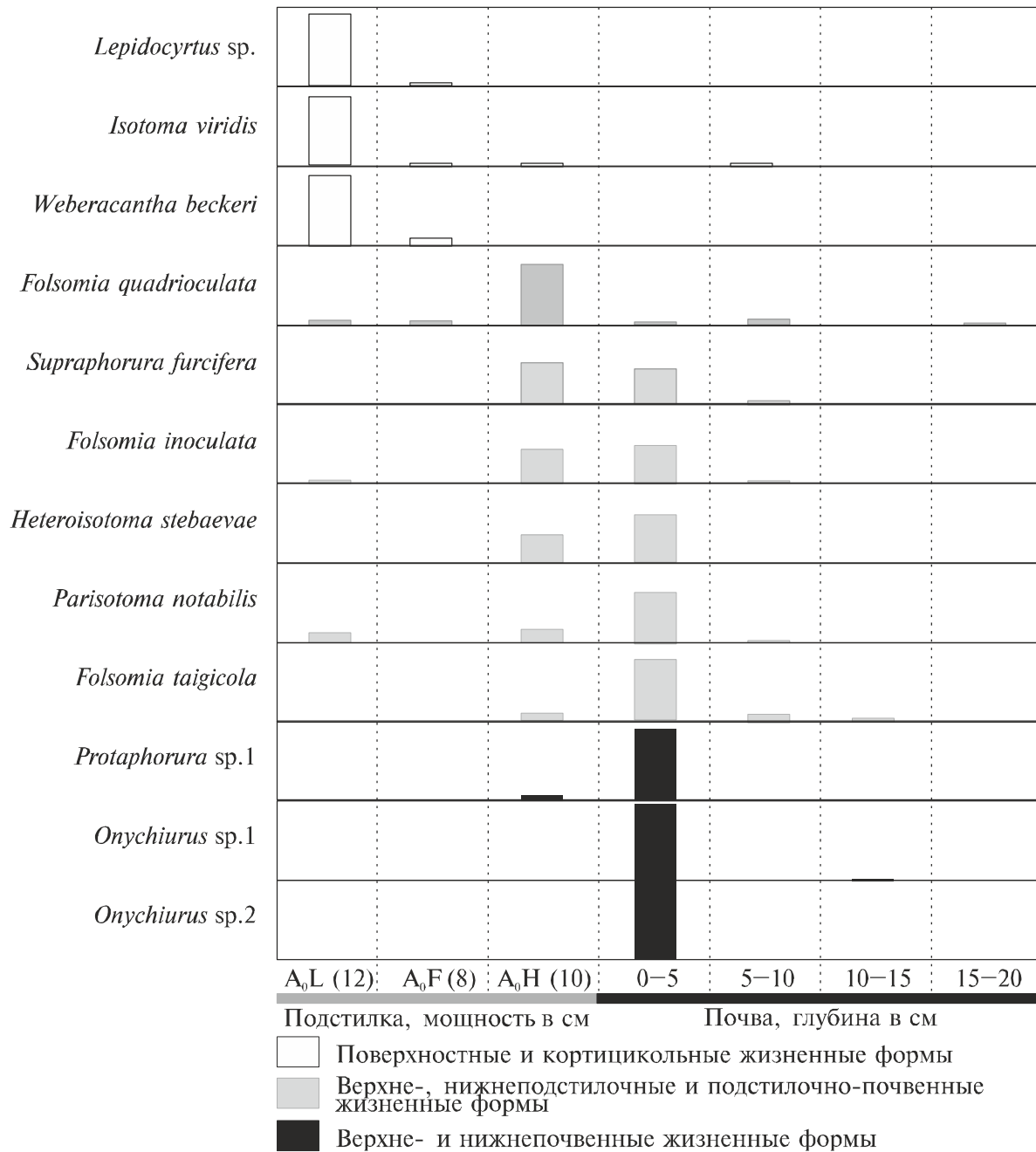


Рис. 3. Вертикальное распределение массовых видов коллембол в консорции кедра (% от общего обилия вида в профиле).  
 Рис. 3. The vertical distribution of the mass springtails in the *Pinus sibirica* consortium (% of the total abundance of species in the profile).

слой подстилки, достигающий 30 см, с чётким разделением на генетические горизонты. Почва под слоем подстилки более сухая и плотная.

Резкие различия в количестве и качестве подстилок и почвенных условий приводят к формированию в консорциях липы и кедра различающихся по видовому составу, обилию и структуре группировок коллембол. Под липой наблюдается стягивание группировки к комлю, резкое изменение структуры доминирования и общее обеднение её по направле-

нию от комля к границе проекции кроны. Под кедром изменение плотности населения и количества видов коллембол при переходе от комля к границе проекции кроны происходит гораздо более плавно. Это связано со стабилизирующим действием мощного слоя подстилки, простирающегося дальше границы проекции кроны кедр, который создает благоприятные условия для существования коллембол.

Вертикальное распределение коллембол в лесных экосистемах сильно зависит от качества и коли-

чества подстилки. В липовой геоценоконсорции опад практически полностью перерабатывается в течение года и накопления мощного слоя подстилки не происходит. Численность подстилочного комплекса коллембол в таких условиях невысока, хотя представлен он полным набором подстилочных форм. Под липой представители всех жизненных форм сосуществуют на поверхности и верхнем слое почвы (0–5 см), разделение максимумов плотности населения представителей разных жизненных форм по генетическим горизонтам не выражено.

Под кедром, как в хвойных лесах с высокими запасами подстилки, мощный слой стратифицированной подстилки плотно населён ногохвостками. Почва под подстилкой гораздо более сухая и плотная, чем в других парцеллах. Кедровая геоценоконсорция отличается очень высокими показателями обилия и плотности населения коллембол. Только под кедром наблюдается чёткое пространственное разделение отдельных видов, соответствующее их жизненным формам.

Общим для исследованных геоценоконсорций является резкое обеднение группировок коллембол в слоях глубже 5 см и отсутствие коллембол на глубине более 20 см. Последнее связано с общими особенностями сложения почвенного профиля — на глубине 20 см начинается слой АВ, характеризующийся заметным снижением общей порозности, а также изменением химического состава [Трофимов, 1975].

## Заключение

Таким образом, в геоценоконсорциях липы и кедра складываются условия, формирующие различные по структуре группировки коллембол. В частности, под липой наблюдается стягивание группировки к комлю и резкое обеднение её на удалении от него, тогда как под кедром изменения гораздо более плавные. Только под кедром наблюдается чёткое пространственное разделение отдельных видов, соответствующее их жизненным формам; под липой же представители всех жизненных форм сосуществуют на поверхности и верхнем слое почвы (0–5 см). Общим для обеих исследованных геоценоконсорций является резкое обеднение группировок коллембол в слоях глубже 5 см и отсутствие коллембол на глубине более 20 см.

## Благодарности

Автор выражает признательность руководителям и инициаторам исследования д.б.н., проф. В.Г. Мордковичу, к.б.н. С.К. Стебаевой. Особая благодарность к.б.н. О.Э. Костерину за помощь в организации экспедиций, к.б.н. С.К. Стебаевой и д.б.н. М.А. Потапову за помощь в определении коллембол.

Работа выполнена в рамках Программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.7.

## Литература

- Arnoldi K.V., Ghilarov M.S. 1963. Die Wirbellosen in Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone // *Pedobiologia*. Bd.2. S.183–222.
- Borisova V.N. 1985. [Successions filamentous fungi in the forest litter and their importance in the processes of degradation] // *Razlozhenie rastitelnykh ostatkov v pochve* [The decomposition of plant residues in the soil]. M.: Nauka. P.74–90. [In Russian].
- Borisova V.N., Dvoinos L.M. 1975. [On the question of the composition and properties of the microflora of fallen leaves and pine needles] // *Sistematika, ekologiya i fiziologiya pochvennykh gribov* [Systematics, ecology and physiology of soil fungi]. Kiev: Naukova dumka. P.24–75. [In Russian].
- Buzykin A.I. 1983. [Effect of forest litter and moss on the temperature regime of soils] // *Rol' podstilki v lesnykh biotsenozakh* [The role of forest litter in Biogeocenoses]. Doklady Vsesoyuznogo soveshchaniya. Krasnoyarsk, 14–16 sentyabrya. M.: Nauka. P.30–31. [In Russian].
- Chernova N.M. 1977. *Ecologicheskie suksessii pri razlozhenii rastitelnykh ostatkov* [Ecological succession during the decomposition of organic residues]. M.: Nauka. 356 p. [In Russian].
- Collembola of Russia and adjacent countries: Family Hypogarthridae. 1994. Babenko A.B., Chernova N.M., Potapov M.B., Stebaeva S.K. (Eds). M.: Nauka. 336 p. [In Russian].
- Collembola of USSR (Opredelitel' kollembol fauny SSSR). 1988. Chernova N.M., Striganova B.R. (Eds). M.: Nauka. 214 p. [In Russian].
- Ekologia soobshchestv chernykh lesov Salaira. 1991. Lashchinskii N.N., Sedel'nikov V.P. (Eds). Novosibirsk: Nauka. 72 p.
- Engelmann H.-D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*. Bd.18. S.379–380.
- Galiev A.M., 1983. [Formation of the litter under oak forests the UkrSSR] // *Rol' podstilki v lesnykh biotsenozakh* [The role of forest litter in Biogeocenoses]. Doklady Vsesoyuznogo soveshchaniya. Krasnoyarsk, 14–16 sentyabrya. M.: Nauka. P.10–11. [In Russian].
- Golubets M.A. 1985. [A systematic approach to the knowledge of the essence of destructive processes in ecosystems] // *Razlozhenie rastitelnykh ostatkov v pochve* [The decomposition of plant residues in the soil]. M.: Nauka. P.12–24. [In Russian].
- Jones C. G., Lowton J. H., Shchak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. Vol.69, No.3. P.373–386.
- Khlonov Y.P., 1965. *Lipy i lipnyaki Zapadnoi Sibiri* [Linden linden and Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 154 p. [In Russian].
- Kopeszki H. von., Jandle R. 1990. Auswirkungen von Schadstoffen auf die Bodenfauna. Ursachen-Folgen-Wirkungen // *Natur und Land*. Vol.76. No.3. P.71–77.
- Krasinskii N.P., Volgina K.P., Kolomiets N.G. 1957. [The biochemical composition of conifer trees and silkworm caterpillars sibirskogo] // *Trudy po lesnomu khozyaistvu* [Proceedings of Forestry]. No.3. Novosibirsk. P.78–84. [In Russian].
- Kuznetsova N., Sterzynska M. 1995. Effects of single trees on the community structure of soil-dwelling Collembola in urban and non-urban environments // *Fragmenta faunistica*. Vol.37. No.18. P.417–426.
- Kuznetsova N.A. 2005. [The organization of communities of soil-dwelling springtails] (Organizatsiya soobshchestv pochvoobitayuschikh kollembol). M.: Prometei. 244 p. [In Russian].

- Laschinskii N.I., Korsunov V.M., Shoba V.N. 1983. [Peculiarities of litter in black taiga Salair] // Rol' podstilki v lesnykh biotsenozakh [The role of forest litter in Biogeocenoses]. Doklady Vsesoyuznogo sovechshaniya. Krasnoyarsk, 14–16 sentyabrya. M.: Nauka. P.115–116. [In Russian].
- Lavrova V.A. 1983. [The effect of the composition of tree species on the nitrogen-fixing activity in the litter] // Rol' podstilki v lesnykh biotsenozakh [The role of forest litter in Biogeocenoses]. Doklady Vsesoyuznogo sovechshaniya. Krasnoyarsk, 14–16 sentyabrya. M.: Nauka. P.113–114. [In Russian].
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall. London. 179 p.
- Osnovy lesnoi biogeotsenologii [Fundamentals of Forest biogeotsenologii], 1964. Sukachev V.N., Dylis N.V. (Eds). M.: Nauka. 575 p. [In Russian].
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis of faunal studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Potapov M.B. 2001. Isotomidae // Dunger W. (Ed.): Synopses on Palearctic Collembola. Vol.3. Görlitz: Winter Druck. 606 p.
- Relief of the Altai-Sayan mountain region, 1988 // Proceedings of the Institute of Geology and Geophysics SB RAS. Novosibirsk: Nauka. Vol.746. 205 p.
- Stebaeva S.K. 1970. Life forms of springtails (Collembola) // Zoologichesky Zhurnal. Vol.49. No.10. P. 1437–1454. [In Russian].
- Stebaeva S.K. 1972. [The mosaic distribution of springtails in some conifer plantations] // Zoological problems of Siberia. Proceedings of the IV Meeting of Zoologists in Siberia. Novosibirsk: Nauka. P. 255–258. [In Russian].
- Striganova B.R. 1994. [Striganova BR, 1994. The spatial structure of the animal population of soils in arid woodlands of Central Asia] // The study of animal population structure of the soil. M.: Nauka. P.64–85. [In Russian].
- Trofimov S.S. 1975. [Ecology of soils and soil resources of the Kemerovo region]. Novosibirsk: Nauka. 300 p. [In Russian].
- Zubkov A.F. 1996. Biogeocenotic object-elements and approaches to their study // Ekologiya. No.2. P.89–95.

*Поступила в редакцию 29.09.2016*