

УДК 595.713:631.46 DOI 10.21685/2500-0578-2019-4-4

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННЫХ ДЕСТРУКТОРОВ НА ПРИМЕРЕ КОЛЛЕМБОЛ ВАЛУЕВСКОГО ЛЕСОПАРКА МОСКВЫ

Н. В. Васенкова¹, Н. А. Кузнецова²

¹ Московский педагогический государственный университет, Россия, 129164, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, стр. 1
E-mail: vasenkowa@mail.ru

² Московский педагогический государственный университет, Россия, 129164, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, стр. 1
E-mail: mpnk@yandex.ru

Аннотация. Актуальность и цели. В лесных экосистемах важную экосистемную роль деструкции органического вещества выполняют почвенные организмы. К деструкторам в числе прочих относятся мелкие почвенные членистоногие коллемболы (Collembola). Закономерности распределения этой группы в лесах разных формаций недостаточно изучены. Исследование посвящено выявлению видового состава и пространственной структуры разнообразия коллембол в лесах разных формаций Валувского лесопарка Москвы. **Материалы и методы.** Исследование проводили летом и осенью на пробных площадях в широколиственном, смешанном и хвойном лесах. Для сбора материала использовали масштабно-ориентированный дизайн учета на основе отбора большого числа образцов, описывающих участки площадью от нескольких см² до 100 м² в каждом местообитании. **Результаты.** Приведён список видов коллембол Валувского лесопарка для лесов разных формаций. Спектр функциональных групп по широте набора осваиваемых местообитаний (специализированные лесные, эвритопные и рудеральные формы) показал благополучие территории. Проанализирован прирост числа видов с ростом выборочного усилия (SAR, SSER). Получены оценки среднего числа видов на участках разной площади (8 см², 1 дм², 6 дм², 1 м² и 3 м²) в лесах разных формаций и их изменения по сезонам. **Выводы.** 1. Валувский лесопарк отличается от многих других лесопарков Москвы незначительным участием в сообществах коллембол рудеральных форм. Видовое богатство было сопоставимым, а общая численность – ниже, чем в природных лесах. 2. Доля видов от видового богатства коллембол местообитания, обнаруживаемая на участках площадью 1 м², практически не зависела от численности и сезонов и схожа в различных формациях лесов. 3. Видовая насыщенность мелких участков площадью от нескольких см² до нескольких дм² в течение вегетационного сезона возрастала в 1,5–2,5 раза. 4. Приведенные оценки видового богатства коллембол на участках разного размера позволяют прогнозировать число видов в местообитаниях лесных формаций разного типа.

Ключевые слова: микроартроподы, ногохвостки, масштабно-ориентированная схема учета, мультимасштабный метод, видовое богатство, видовая насыщенность, видовое разнообразие.

Благодарности. Авторы признательны сотруднику ЦЭПЛ Е. В. Тихоновой за помощь в выборе пробных площадей и геоботанические описания, М. Б. Потапову за помощь в определении некоторых видов и А. К. Сараевой за помощь в статистической обработке данных.

SPATIAL STRUCTURE OF DIVERSITY OF SOIL DESTRUCTORS ON THE EXAMPLE OF COLLEMBOLA OF THE VALUEV MOSCOW FOREST PARK

N. V. Vasenkova¹, N. A. Kuznetsova²

¹ Moscow Pedagogical State University, b. 1, 1 Malaya Pirogovskaya street, Moscow, 129164, Russia
E-mail: vasenkowa@mail.ru

² Moscow Pedagogical State University, b. 1, 1 Malaya Pirogovskaya street, Moscow, 129164, Russia
E-mail: mpnk@yandex.ru

Abstract. Background. In forest ecosystems, soil organisms perform an important ecosystem role in the destruction of organic matter. Destructors include, among others, small soil arthropods (Collembola). The patterns of distribution of this group in forests of different formations are insufficiently studied. The study is devoted to the identification of species composition and spatial structure of diversity of collembola in forests of different

formations of the Valuev Moscow forest park. *Materials and methods.* The study was carried out in summer and autumn in the trial plots in broadleaved, mixed and coniferous forests. The material was collected using a scale-oriented inventory design based on a large number of samples describing areas ranging from a few square centimeters to 100 square meters in each habitat. *Results.* The species list of springtails of the Valuev Moscow forest park for different forests formations is given. The range of functional groups by latitude of the set of habitats under development (specialized forest, eurythmy and ruderal forms) showed the wellbeing of the area. An increase in the number of species with increasing sampling effort (SAR, SSER) is analyzed. Estimates of the average number of species in areas of different size (8 cm², 1 dm², 6 dm², 1 m² and 3 m²) in different forests formations and their seasonal changes were obtained. *Conclusions.* Species richness was comparable, and the total number of species was lower than in natural forests. The Valuev Moscow forest park differs from many other Moscow forest parks in its insignificant participation in communities of ruderal forms. The share of species found in the 1 m² area of the area is practically independent of the species richness of collembola of habitats and is similar in different forest formations. The species saturation of small areas ranging from several square centimeters to several square decimeters during the growing season increases by 1.5–2.5 times. The above estimates of species richness of collembola at sites of different sizes allow forecasting the number of species in the habitats of forest formations of different types.

Keywords: microarthropods, springtails, scale-oriented accounting scheme, multiscale method, species richness, species saturation, species diversity.

Введение

Существенный прогресс в понимании организации биологического разнообразия связан с изучением его пространственной структуры [1, 2]. Чаще других в качестве характеристики разнообразия используется видовое богатство. Однако при его оценке возникает проблема полноты выявления видов, связанная как с гетерогенностью распределения, так и с несовершенством существующих методов учета видов в природе. Известно, что число выявленных видов зависит от площади участка (species-area relationship, SAR) и от затраченного выборочного усилия (species-sampling effort relationship, SSER), и в большинстве случаев определяется степенной функцией [3–6]. В связи с этим важно выявить порог насыщения видового богатства изучаемой территории, т.е. тот минимальный размер участка или объем выборочного усилия, превышение которых не дает прибавления списка видов [7, 8].

Проблема определения видового богатства особенно актуальна для различных ООПТ. Для многих охраняемых территорий продолжают оставаться малоизученными почвенные животные, выполняющие важные экосистемные функции минерализации и гумификации органического вещества. Одна из наиболее многочисленных и разнообразных групп мелких почвенных деструкторов (микроартропод) – коллемболы, или ногохвостки. Коллемболы в пределах Русской равнины изучены довольно подробно усилиями многих специалистов [9–12]: Э. Г. Беккера (1947), Е. Ф. Мартыновой (1964, 1967), Е. Л. Солнцевой (1962), а также их последователями сегодня.

Число выявленных видов коллембол в местообитании в мезофитных лесах (как широко-

лиственных, так и хвойных) сходно и при однократных учетах составляет 25–30 видов [13]. Однако на уровне образца-пробы различия между этими формациями существенные. В одной пробе из хвойного леса в среднем примерно вдвое больше видов ногохвосток, чем из широколиственного. Из этого следует, что пространственная структура разнообразия коллембол в лесах разных формаций должна быть различной: гетерогенность распределения видов в широколиственных лесах выше, чем в хвойных.

Леса, примыкающие к мегаполисам, или находящиеся на их территории лесопарки отличаются заметным присутствием рудеральных форм коллембол, свойственных нарушенным местообитаниям [14]. Обычно таких видов несколько, а некоторые даже многочисленны. Участие в населении рудеральных видов может служить показателем нарушенности местообитания [15] и вероятного снижения эффективности выполнения данной группой экосистемных функций [16].

Целью работы было выявление видового состава и пространственной структуры разнообразия коллембол в лесах разных формаций Валуевского лесопарка на территории Новой Москвы для проверки следующих гипотез:

– видовой состав коллембол Валуевского лесопарка отличается от природных лесов Московского региона разнообразием рудеральных форм;

– выявление видового богатства и видовой структуры в широколиственных лесах требует взятия большего числа образцов, чем в хвойных лесах;

– число видов, обнаруживаемых на участках разной площади внутри местообитания, зависит от уровня общей численности.

Материал и методы

Район исследования. Работу проводили в лесах разных формаций ООПТ Валуевского лесопарка, где коллембол ранее не изучали. Лесопарк находится в зоне контакта хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. В почвенном покрове водоразделов преобладают дерново-подзолистые почвы на покровном суглинке. Среднегодовое количество осадков составляет 706 мм. Среднегодовая температура – 5.3°C [17]. Модельные площади находились на малонарушенных участках зрелого липового, елового и смешанного лесов на расстоянии 1 км друг от друга.

Пробные площади. Широколиственный (липовый) лес (N 55.5777 E 037.3163). Липа мелколистная (*Tilia cordata*) формирует двухярусный древостой. В травяном ярусе доминирует осока волосистая (*Carex pilosa*). Высокое постоянство имеют зеленчук желтый (*Galeopsis galeobdolon*), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*) и др. Моховой ярус развит слабо, его проективное покрытие не превышает 1–2 %. Мощность гумусового горизонта в среднем 3–4 см. Толщина подстилки 1 см. Относительная влажность проб летом $14,2 \pm 4,2$ %, осенью $16,3 \pm 3,7$ %.

Смешанный лес (N 55.5780 E 037.3272). В первом ярусе ель европейская (*Picea abies*) и небольшая примесь дуба черешчатого (*Quercus robur*), сохраняются старые осины (*Populus tremula*) и березы (*Betula pendula*). В травянистом ярусе осока волосистая (*Carex pilosa*), из мхов *Rhytidiadelphus triquetrus* (покрытие 40 %). Мощность гумусового горизонта в среднем 4–6 см. Толщина подстилки 1.5 см. Относительная влажность проб летом $7,3 \pm 2,9$ %, осенью $11,7 \pm 2,9$ %.

Хвойный лес (N 55.5761 E 037.3114). Ель европейская формирует первый ярус. Покрытие

травяного яруса неравномерное, доминирует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), встречаются живучка ползучая (*Ajuga reptans*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), лютик кашубский и др. Проективное покрытие мхов 90 %, преобладает *Brachythecium starkei* и *Plagiochila porelloides*. Мощность гумусового горизонта в среднем 5–7 см. Толщина подстилки 3 см. Относительная влажность проб летом $8,9 \pm 4,4$ %, осенью $15,6 \pm 3,1$ %.

Схема учетов. Учеты проводили в начале лета 7 июня и осенью 30 сентября 2017 г. В каждом типе леса за один срок учетов брали серию из 81 пробы площадью 8 см^2 с помощью почвенного бура. Образцы включали подстилку и 1–2 см верхних минеральных слоев почвы. Учетная серия состояла из трех групп проб, взятых на расстоянии 10 м друг от друга в относительно однородном напочвенном покрове межкрупного пространства. Каждая группа включала 27 проб в пределах 1 м^2 (рис. 1). Пробы располагали в углах разномасштабных равносторонних треугольников, вписанных в квадраты со стороной от 10 см до 1 м, входящих друг в друга [18]. Данная схема масштабнориентированного учета благодаря высокой концентрации образцов позволяет достаточно точно выявлять число видов на разных пространственных шкалах (на участках площадью): 8 см^2 (1 проба), 1 дм^2 (3 пробы), 6 дм^2 (9 проб), 1 м^2 (27 проб) и 3 м^2 (81 проба). Последний масштаб рассматривается как характеристика числа видов в местообитании. Ногохвосток экстрагировали с помощью воронок Тульгрена, высушивая образцы, и фиксировали в микропрепаратах с последующим определением до вида. Образцы взвешивали до и после экстракции для расчета массовой доли влаги по отношению к массе образца до высушивания. Всего было взято 6 серий, 486 проб, включавших 2958 экземпляров коллембол.

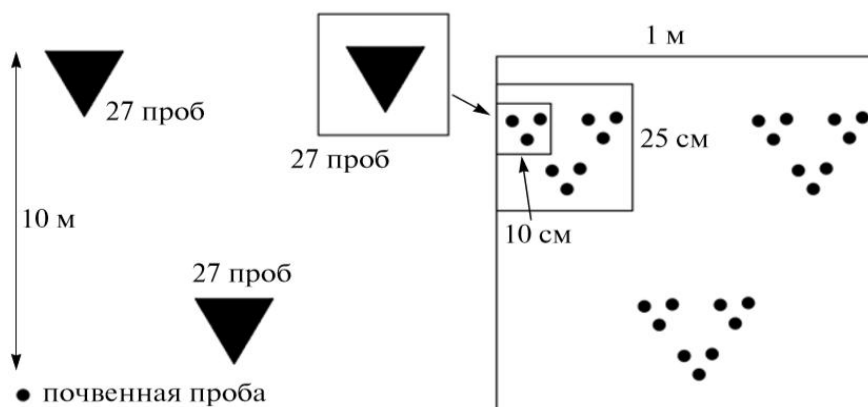


Рис. 1. Схема расположения проб на пробной площадке [18]

Fig. 1. Layout of samples on a test site [18]

Анализ материала. В качестве меры варьирования показателей использовали среднее квадратичное отклонение (SD) и стандартное отклонение (SE). Доминантами считали виды с относительным обилием более 12,9 % по шкале Энгельмана. Расчеты проводили в программах Excel и Past [19]. Функциональную характеристику сообщества коллембол давали на основе принадлежности видов к той или иной биотопической группе [20].

Результаты

Общая характеристика населения. Видовое богатство коллембол в разных типах леса отличалось: 23, 27 и 32 в широколиственном, смешанном и хвойном лесу соответственно. Число видов по сезонам менялось: в широколиственном и хвойном лесах уменьшилось к осени, в смешанном лесу – увеличилось. Общая численность коллембол в хвойном лесу (10,7 летом и 14,8 тыс. экз./м² осенью) была выше, чем в других местообитаниях, промежуточной – в смешанном (4,0 и 10,2 тыс.) и минимальной – в широколиственном (2,2 и 7,0 тыс.). Осенью во всех типах леса общая численность коллембол была выше. Среди видов-доминантов во всех типах леса во все сезоны были отмечены *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, в осенних пробах смешанного леса еще и *Lepidocyrtus lignorum*.

Видовой состав. В лесах Валуевского лесопарка обнаружено 44 вида коллембол, принадлежащих к 6 биотопическим группам: ЛС – лесная (ЛС-л – подгруппа лесной подстилки и почвы, ЛС-б – лесо-болотная, ЛС-к – кортици-кольная), Б – болотная, ЛГ – луговая, Э – эвритопная, А – антропогенных местообитаний (А-р – рудеральная, А-к – компостная) [20].

Семейство Hurogastruridae

Ceratophysella denticulata Bagnall (К), *Willemia denisi* Mills (ЛС-б), *Xenylla brevicauda* Tullberg (ЛС-к).

Семейство Neanuridae

Friesea truncata Cassagnau (Э), *Neanura muscorum* Templeton (ЛС-б), *Micranurida pygmaea* Börner (ЛС-б), *Pseudachorutes dubius* Krausbauer, *P. parvulus* Börner (ЛС-б).

Семейство Onychiuridae

Oligaphorura absoloni Börner (ЛС-б), *Oligaphorura serratotuberculata* Stach, *Protaphorura boedvarssoni* Pomorski.

Семейство Tullbergiidae

Mesaphorura hylophila Rusek, *Mesaphorura krausbaueri* Börner, *M. macrochaeta* Rusek (Э), *Metaphorura affinis* Börner (ЛГ)

Семейство Isotomidae

Anurophorus laricis Nicolet (ЛС-к), *Appendisotoma stebayevae* Grinbergs, *Folsomia manolachei* Bagnall, *Folsomia quadrioculata* Tullberg (Э), *Isotoma viridis* Bourlet (Э), *Isotomiella minor* Schaffer (ЛС-л), *Parisotoma notabilis* Schaffer (Э), *Proisotoma minima* Tullberg (ЛС-л).

Семейство Tomoceridae

Pogonognatellus flavescens Tullberg (ЛС-б), *Tomocerus vulgaris* Tullberg (ЛС-л).

Семейство Entomobryidae

Orchesella flavescens Bourlet (ЛС-л), *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius (Э), *Pseudosinella alba* Packard (Р), *P. immaculata* Lie-Pettersen, *P. zygophora* Schille (ЛС-л).

Семейство Sminthuridae

Sphaeridia pumilis Krausbauer (Э),

Семейство Arrhopalitidae

Arrhopalites principalis Stach (ЛС-б)

Arrhopalites secundarius Gisin (ЛС-б)

Семейство Katiannidae

Sminturinus bimaculatus Axelson, *S. niger* Lubbock (ЛС-б)

Семейство Sminthuridae

Caprainea marginata Schoett (ЛС-л).

Семейство Dicyrtomidae

Dicyrtoma fusca Lubbock (ЛС-б), *Dicyrtoma aminuta* Fabricius (ЛГ), *Ptenothrix atra* Linnaeus (ЛС-б), *P. setosa* Krausbauer (ЛС-л).

Семейство Bourletiellidae

Deuterosminthurus bicinctus Koch (Э), *D. pallipes* Snider (ЛГ).

Семейство Neelidae

Megalothorax minimus Womersley (ЛС-б), *Neelides* sp.

Впервые для Московской области нами были отмечены:

– *Appendisotoma stebayevae* – вид распространен в континентальной части Азии [21];

– *Protaphorura boedvarssoni* – северный вид, распространен преимущественно на территории Швеции, Дании [22];

– *Friesea truncata* – палеарктический вид в отличие от космополитного вида *F. mirabilis*, причем первый вид чаще встречается в хвойных лесах, второй – в широколиственных [23];

– *Deuterosminthurus pallipes* отмечался ранее как *D. repanda*.

Население коллембол лесов Валуевского лесопарка состояло в большей степени из лесных и эвритопных видов. Из рудеральных видов, нередко встречающихся в пригородных лесах, был обнаружен только *Pseudosinella alba*.

Оценка полноты выявления видового богатства коллембол в лесах разных формаций

Кумулятивные кривые выявления видов в местообитании в зависимости от числа проб не выходят на плато несмотря на интенсивный характер выборок – 81 проба в каждой серии (рис. 2,а).

Различия в характере выявления видов в лесных формациях более наглядно показывают графики, где по оси абсцисс отложено число экземпляров коллембол (рис. 2,б). В широколи-

ственном и смешанном лесах недоучитывалась заметная часть видового состава, особенно в сериях с низкой численностью в летнем учете. Более полно выявлял видовое богатство осенний учет на фоне возросшей общей численности во всех типах лесах. В целом кумулятивные кривые по хвойному лесу в большей мере приближаются к выходу на плато по сравнению с кривыми по другим типам леса, что отражает более полное и устойчивое по сезонам выявление видового богатства коллембол именно в этой формации.

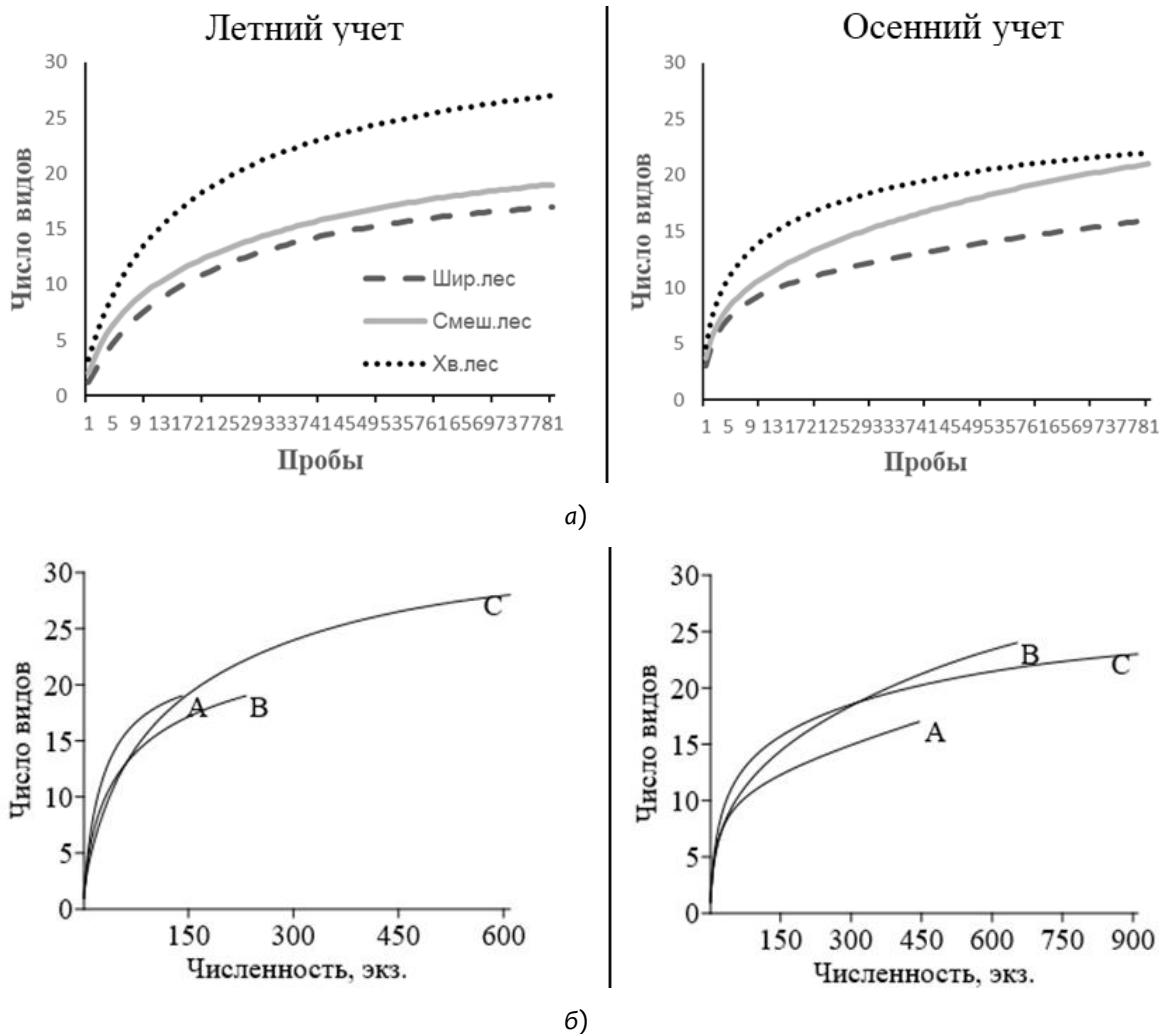


Рис. 2. Накопление видов в зависимости от числа проб (а) и численности коллембол (б).
На рис. 2,б буквами обозначено: А – широколиственный; В – смешанный; С – хвойный лес

Fig. 2. Species accumulation depending on the number of samples (a) and number of Collembola (b).

Fig. 2,b shows: A – broadleaved; B – mixed; C – coniferous forest

Вклад участков разного масштаба в формирование видового богатства коллембол всего местообитания

Среднее число видов на участках разного размера менялось по сезонам. Наибольшую

разницу наблюдали в широколиственном и смешанном лесах, особенно на участках меньшей площади. Так, число видов в отдельных образцах возрастало к осени практически в 2 раза. На более крупных участках (6 дм² и 1 м²) разница была менее значительной (табл. 1).

Таблица 1

Среднее число видов на участках разного размера в лесных формациях

Table 1

Average number of species in areas of different size in forest formations

Тип леса	Среднее число видов \pm SE на участке площадью				Общее число видов
	8 см ²	дм ²	6 дм ²	м ²	
Летний учет					
Широколиственный	1,2 \pm 0,2	3,1 \pm 0,5	7,0 \pm 2,0	12,0 \pm 3,0	17,0
Смешанный	2,1 \pm 0,3	4,4 \pm 0,7	8,0 \pm 1,8	13,0 \pm 3,6	19,0
Хвойный	3,3 \pm 0,4	6,1 \pm 0,7	11,0 \pm 1,5	17,3 \pm 2,4	27,0
Осенний учет					
Широколиственный	3,1 \pm 0,3	6,0 \pm 0,4	8,0 \pm 1,3	11,0 \pm 3,5	16,0
Смешанный	3,8 \pm 0,3	6,4 \pm 0,6	10,0 \pm 0,9	15,0 \pm 0,7	21,0
Хвойный	4,8 \pm 0,5	8,2 \pm 0,7	12,0 \pm 0,9	17,0 \pm 2,0	22,0

Очевидно, что чем больше размер участка, тем больше его вклад в видовое богатство местообитания. Так, летом отдельные пробы выявляли в среднем от 7 до 12 % общего числа видов разных серий, а участки площадью 1 дм² – 18–23 % и т.д. (табл. 2). Доля выявляемых видов с ростом общей численности увеличива-

лась. Интересно, что на участках меньшей площади доля выявляемых видов в осенних сериях была существенно выше, чем в летних – в 1,5–2,5 раза. Однако на участках площадью 1 м² эта доля уже мало зависела от уровня общей численности и сезона.

Таблица 2

Доля выявленного видового богатства на участках разного размера в местообитании

Table 2

Share of identified species richness in habitats of different sizes

Тип леса	Доля выявленного видового богатства на участках площадью, %				Число видов	Общая численность
	8 см ²	1 дм ²	6 дм ²	1 м ²		
Летний учет						
Широколиственный	7	18	41	71	17	141
Смешанный	11	23	42	68	19	262
Хвойный	12	23	41	64	27	696
Осенний учет						
Широколиственный	19	38	50	69	16	454
Смешанный	18	30	48	71	21	665
Хвойный	22	37	55	77	22	964

Обсуждение

Большинство видов коллембол, отмеченных в Валуевском лесопарке, обычны для лесов Московского региона [13, 24, 25]. Рудеральная группа видов в наших сборах была представлена всего одним малочисленным видом (*P. alba*). Это отличает данную территорию от других лесопарков Москвы (Кусково, Фили, Нескучный сад), где рудеральные виды часто встречаются в лесных массивах [26]. Не были обнаружены в нашем материале виды ногохвосток более южных зон, свойственные зеленым насаждениям

крупных городов. К ним на территории Москвы относятся: *Ceratophysella succinea*, *Hemisotoma thermophila*, *Friesea afurcata* (лесостепь), *Orchesella cincta* (более южные и западные леса) и даже пантропический *Xenylla welchi* [26–28]. Таким образом, предположение о том, что рудеральных видов коллембол в Валуевском лесопарке больше, чем в природных лесах региона, не подтвердилось, что говорит о хорошей сохранности почвенной фауны этих экосистем.

Видовое богатство коллембол в Валуевском лесопарке близко к средним показателям [13]. Однако общая численность была ниже в 5–7 раз

в хвойном и в 2–6 раз в широколиственном лесу по сравнению со средними для соответствующих природных лесов значениями [13]. Возможно, это следствие погодных условий в периоды обоих учетов. Так, низкая численность коллембол в начале июня 2017 г. может быть связана с холодной затяжной весной. Предшествующие учету месяцы отличались более низкой среднемесячной температурой: +5,4 °C и +11,2 °C в апреле и мае при средних многолетних значениях +6,4 °C и +13,0 °C соответственно [29]. Весенняя депрессия, характерная для численности ногохвосток в Московском регионе [25], сместилась на более поздние сроки и практически совпала со временем учета. Влажность – ключевой фактор, ограничивающий численность такой гигрофильной группы как коллемболы [30]. Можно предположить, что осенью низкая численность коллембол могла быть связана с довольно засушливым периодом, предшествующим учету: в августе и сентябре выпало чуть более половины средних многолетних для этого месяца осадков (68 мм vs 82 мм и 38 vs 68 мм соответственно) [29].

Наши данные показали, что в широколиственном лесу видовое богатство может заметно (на четверть) недоучитываться в отдельные сезоны. Недоучет был отмечен при очень низком обилии коллембол в конце весенней депрессии. При этом сообщество как бы «распылено» по местообитанию так, что отдельные образцы учитывают лишь небольшую часть видового состава (см. табл. 1). К примеру, в летнем учете в широколиственном лесу лишь в 60 % почвенных образцов обнаруживался самый многочисленный в местообитании вид *Isotomiella minor* [31]. Видо-

вое богатство местообитания при этом складывалось из различных случайных комбинаций видов на микроучастках. Лишь на участках площадью 1 м² видовой состав более или менее выравнивался во всех исследованных формациях. Осенью в образцах всех типов леса примерно вдвое больше видов. Таким образом, в течение вегетационного сезона происходит существенное насыщение видами именно мелких участков. Это означает, что «распыленные» по местообитанию особи различных популяций начинают сосуществовать в меньшем пространстве.

Выводы

1. Видовой состав коллембол Валуевского лесопарка приближается к природным лесам благодаря незначительному присутствию рудеральных видов и видов более южных зон, свойственных большинству лесопарков Москвы.

2. Полнота выявления видового богатства ногохвосток в периоды с низкой общей численностью требует большего выборочного усилия.

3. Число выявляемых видов положительно зависит от общей численности лишь на небольших участках площадью несколько квадратных сантиметров – дециметров. На участках 1 м² число выявленных видов практически не зависит от численности.

4. Приведенные оценки видового богатства коллембол на участках разного размера позволяют прогнозировать число видов в местообитаниях лесных формаций разного типа.

Библиографический список

1. Одум, Ю. П. Основы экологии / Ю. П. Одум. – Москва : Мир, 1975. – 740 с.
2. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии (монография) / Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, В. Н. Якимов, Л. А. Солнцев // Международный журнал экспериментального образования. – 2015. – № 8-2. – С. 186. – URL: <http://www.expeducation.ru/ru/article/view?id=7888> (дата обращения: 21.06.2019).
3. Connor, E. F. The statistics and biology of the species-area relationship / E. F. Connor, E. D. McCoy // Am. Nat. – 1979. – № 113. – С. 791–833.
4. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества / Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, В. Н. Якимов, Л. А. Солнцев // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 1. – С. 21–34.
5. Dengler, J. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation / J. Dengler // J. Biogeogr. – 2009. – Vol. 36, № 4. – P. 728–744.
6. Azovsky, A. I. Species-area and species-sampling effort relationships: disentangling the effects / A. I. Azovsky // Ecography. – 2011. – Vol. 34. – P. 18–30.
7. Schoener, T. W. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? / T. W. Schoener // Amer. Zool. – 1986. – Vol. 26, № 1. – P. 81–106.
8. Шитиков, В. К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
9. Беккер, Э. Г. Collembola и споровые растения / Э. Г. Беккер // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 36 (1). – С. 35–40.

10. Мартынова, Е. Ф. Комплексные исследования лесной дубравы «Лес на Ворскле» / Е. Ф. Мартынова // Ученые записки ЛГУ. – 1964. – № 331, вып. 50. – С. 190–202.
11. Мартынова, Е. Ф. Материалы по фауне ногохвосток европейской лесостепи / Е. Ф. Мартынова // Ученые записки ЛГУ. – 1967. – № 331.1. – С. 191–202.
12. Солнцева, Е. Л. Распределение ногохвосток в различных типах леса в условиях Московской области / Е. Л. Солнцева // Зоологический журнал. – 1962. – Т. 41, вып. 5. – С. 688–692.
13. Чернов, А. В. Население коллембол восточноевропейских широколиственных лесов / А. В. Чернов, Н. А. Кузнецова, М. Б. Потапов // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – С. 559–573.
14. Sterzynska, M. Comparative analysis of dominant species in springtail communities (Hexapoda: Collembola) of urban greens in Moscow and Warsaw / M. Sterzynska, N. Kuznetsova // Fragmenta faunistica. – 1997. – Vol. 40, № 2. – P. 15–26.
15. Kuznetsova, N. A. Classification of collembolan communities in the east-european taiga / N. A. Kuznetsova // Pedobiologia. – 2002. – Vol. 46, № 3-4. – P. 373–384.
16. Rusek, J. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem / J. Rusek // Biodiversity and Conservation. – 1998. – Vol. 7. – P. 1207–1219.
17. Морозова, О. В. Дифференциация лесных сообществ юго-западной части Московской области / О. В. Морозова, Е. В. Тихонова // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (4). – С. 1073–1076.
18. Сараева, А. К. Разномасштабное распределение коллембол (Collembola) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох / А. К. Сараева, М. Б. Потапов, Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94, № 5. – С. 517–537.
19. Hammer, R. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / R. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica 4,1. – 2001. – URL: <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>
20. Кузнецова, Н. А. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы / Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 3. – С. 306–315.
21. Potapov, M. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 3. Isotomidae / M. Potapov // Abhandlungen und Berichte der Naturkundemuseum Gorlitz. – 2002. – Vol. 73 (2). – P. 1–603.
22. Fjellberg, A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha / A. Fjellberg // Fauna Entomologica Scandinavica. – Leiden : Brill, 1998. – Vol. 35. – 183 p.
23. Fjellberg, A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona / A. Fjellberg // Fauna Entomologica Scandinavica. – Leiden : Brill, 2007. – Vol. 42. – 264 p.
24. Коллемболы (Collembola) Московской области / Е. Л. Солнцева, А. Б. Бабенко, Н. А. Кузнецова, С. Э. Надточий, А. В. Уваров // Почвенные беспозвоночные Московской области. – Москва : Наука, 1982. – С. 97–107.
25. Кузнецова, Н. А. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах / Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 1. – С. 30–43.
26. Кузнецова, Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н. А. Кузнецова. – Москва : ГНО «Прометей» МПГУ, 2005. – 244 с.
27. Бугров, С. А. Сукцессии микроартропод в твердых бытовых отходах московской свалки / С. А. Бугров, М. А. Еремина, О. Л. Макарова, М. Б. Потапов // Проблемы почвенной зоологии : материалы I Всерос. совещ. – Ростов-на-Дону, 1996. – С. 21–22.
28. Шарин, В. Г. Коллемболы на свалках бытовых отходов / В. Г. Шарин, Н. А. Кузнецова // Экополис 2000: Экология и устойчивое развитие города : материалы III Междунар. конференции. – Москва : Изд-во РАН, 2000. – С. 190.
29. Справочно-информационный портал «Погода и климат». – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27612.htm> (дата обновления: 21.06.2019).
30. Hopkin, S. P. Biology of the Springtails (Insecta: Collembola) / S. P. Hopkin. – Oxford University Press, 1997. – 330 p.
31. Васенкова, Н. В. Пространственная структура населения коллембол в лесах разных формаций Валуевского лесопарка Москвы / Н. В. Васенкова, Н. А. Кузнецова // Проблемы почвенной зоологии : материалы XVIII Всерос. совещ. по почвенной зоологии. – Москва, 2018. – С. 49–50.

References

1. Odum Yu. P. *Osnovy ekologii* [Principles of ecology]. Moscow: Mir, 1975, 740 p. [In Russian]
2. Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rozenberg G. S., Yakimov V. N., Solntsev L. A. *Mezhdunarodnyy zhurnal eksperimental'nogo obrazovaniya* [International journal on experimental education]. 2015, no. 8-2, p. 186. Available at: <http://www.expeducation.ru/ru/article/view?id=7888> (accessed 21.06.2019). [In Russian]
3. Connor E. F., McCoy E. D. *Am. Nat.* 1979, no. 113, pp. 791–833.
4. Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rozenberg G. S., Yakimov V. N., Solntsev L. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Achievements of modern biology]. 2008, vol. 128, no. 1, pp. 21–34. [In Russian]
5. Dengler J. *J. Biogeogr.* 2009, vol. 36, no. 4, pp. 728–744.

6. Azovsky A. I. *Ecography*. 2011, vol. 34, pp. 18–30.
7. Schoener T. W. *Amer. Zool.* 1986, vol. 26, no. 1, pp. 81–106.
8. Shitikov V. K., Rozenberg G. S., Zinchenko T. D. *Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoy identifikatsii* [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Tolyatti: IEVB RAN, 2003, 463 p. [In Russian]
9. Bekker E. G. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1947, vol. 36 (1), pp. 35–40. [In Russian]
10. Martynova E. F. *Uchenye zapiski LGU* [Proceedings of LSU]. 1964, no. 331, iss. 50, pp. 190–202. [In Russian]
11. Martynova E. F. *Uchenye zapiski LGU* [Proceedings of LSU]. 1967, no. 331.1, pp. 191–202. [In Russian]
12. Solntseva E. L. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1962, vol. 41, iss. 5, pp. 688–692. [In Russian]
13. Chernov A. V., Kuznetsova N. A., Potapov M. B. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2010, vol. 89, pp. 559–573. [In Russian]
14. Sterzynska M., Kuznetsova N. *Fragmenta faunistica* [Fragmenta faunistica]. 1997, vol. 40, no. 2, pp. 15–26.
15. Kuznetsova N. A. *Pedobiologia*. 2002, vol. 46, no. 3–4, pp. 373–384.
16. Rusek J. *Biodiversity and Conservation*. 1998, vol. 7, pp. 1207–1219.
17. Morozova O. V., Tikhonova E. V. *Izvestiya Samarskogo NTs RAN* [Proceedings of Samara Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2012, vol. 14, no. 1 (4), pp. 1073–1076. [In Russian]
18. Saraeva A. K., Potapov M. B., Kuznetsova H. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2015, vol. 94, no. 5, pp. 517–537. [In Russian]
19. Hammer Ř., Harper D. A. T., Ryan P. D. *Palaeontologia Electronica* 4,1. 2001. Available at: <http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html>
20. Kuznetsova H. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2002, vol. 81, no. 3, pp. 306–315. [In Russian]
21. Potapov M. *Abhandlungen und Berichte der Naturkundemuseum Gorlitz* [Essays and reports from the Gorlitz Natural History Museum]. 2002, vol. 73 (2), pp. 1–603.
22. Fjellberg A. *Fauna Entomologica Scandinavica*. Leiden: Brill, 1998, vol. 35, 183 p.
23. Fjellberg A. *Fauna Entomologica Scandinavica*. Leiden: Brill, 2007, vol. 42, 264 p.
24. Solntseva E. L., Babenko A. B., Kuznetsova N. A., Nadochiy S. E., Uvarov A. V. *Pochvennye bespozvonochnye Moskovskoy oblasti* [Soil invertebrates the Moscow Region]. Moscow: Nauka, 1982, pp. 97–107. [In Russian]
25. Kuznetsova N. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2007, vol. 86, no. 1, pp. 30–43. [In Russian]
26. Kuznetsova N. A. *Organizatsiya soobshchestv pochvoobitayushchikh kollembol* [Organization of soil collembola communities]. Moscow: GNO «Prometey» MPGU, 2005, 244 p. [In Russian]
27. Bugrov S. A., Eremina M. A., Makarova O. L., Potapov M. B. *Problemy pochvennoy zoologii: materialy I Vseros. Soveshch* [Problems of soil zoology: proceedings of I All-Russian meeting]. Rostov-on-Don, 1996, pp. 21–22. [In Russian]
28. Sharin V. G., Kuznetsova N. A. *Ekopolis 2000: Ekologiya i ustoychivoe razvitie goroda: materialy III Mezhdunar. konferentsii* [Ecology and sustainable development of the city: proceedings of III International conference]. Moscow: Izd-vo RAMN, 2000, p. 190. [In Russian]
29. *Spravochno-informatsionnyy portal «Pogoda i klimat»* [Reference-information portal “Weather and climate”]. Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27612.htm> (accessed 21.06.2019). [In Russian]
30. Hopkin S. P. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, 1997, 330 p.
31. Vasenkova N. V., Kuznetsova N. A. *Problemy pochvennoy zoologii: materialy XVIII Vseros. soveshch. po pochvennoy zoologii* [Problems of soil zoology: proceedings of XVIII All-Russian meeting on soil zoology]. Moscow, 2018, pp. 49–50. [In Russian]

Васенкова, Н. В.

Пространственная структура разнообразия почвенных деструкторов на примере коллембол Валуевского лесопарка Москвы / Н. В. Васенкова, Н. А. Кузнецова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (4). – DOI 10.21685/2500-0578-2019-4-4.