

УДК 591.9:577.4

Ю.Ю. Шрубович

### **РЕАКЦІЯ УГРУПОВАННЯ НОГОХВІСТОК (COLLEMBOLA) НА СУЦІЛЬНЕ ВИРУБУВАННЯ ЛІСУ В РОЗТОЧЧІ**

*Шрубович Ю.Ю. Реакция группировки ногохвосток (Collembola) на сплошную вырубку леса в Расточье // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2005. – Вип. 21. – С. 139-146.*

Исследовали изменения структурной организации группировки почвенных ногохвосток вследствие полной вырубки леса. Зарегистрировано возрастание видового богатства и плотности населения коллембол, частичная замена доминирующих видов, перестройка спектра жизненных форм сообщества ногохвосток с резким преобладанием глубокопочвенных биоморф. В целом, отмеченные изменения структуры группировки ногохвосток в почве вырубки указывают на незначительные нарушения исходного лесного сообщества коллембол и демонстрируют высокий резерв стойкости этой модельной группы почвенной биоты.

*Shrubovych, J. The response of a collembolan community to a continuous deforestation in Roztochya // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2005. – 21. – P. 139-146.*

The changes in the structural organization of a soil collembolan community in response to a continuous deforestation have been investigated. The increase in species richness and density of a collembolan population, partial substitution of dominant species, modification of a life-form spectrum in collembolan communities with a sharp prevalence of deep-soil biormorphs have been recorded. On the whole, the changes in the collembolan community structure in the soil of a forest clearing reveal the minor disturbances of the primary forest community of springtails and demonstrate a high reserve of firmness of this model group of a soil biota.

Суцільне вирубування лісу призводить до різкої зміни мікрокліматичних умов біотопу, що зумовлює пригнічення діяльності більшості груп безхребетних-сапрофагів [1, 2, 15-17]. Загальновідомо, що порушені екосистеми заселяються адаптованими по типу r-стратегії видами рослин і тварин. Однією із таких піонерних груп тварин-детритофагів є колемболи. Високий репродуктивний потенціал у поєднанні із слабо розвинутими внутрішньопопуляційними механізмами регуляції чисельності та мутуалістичними зв'язками дозволяє ногохвісткам активно функціонувати навіть у ефемерних субстратах. Як наслідок, зростає роль колембол у підтриманні активності деструкційного комплексу антропогенно порушених біотопів. Collembola часто використовують як модельну групу для вивчення реакцій угруповань ґрунтових тварин на антропогенні зміни, оскільки їхня висока лабільність та здатність до стрімких перебудов структури угруповань дозволяють оцінити величину порушень у режимі оточуючого середовища значно раніше, ніж це можна зробити за допомогою аналізу рослинних угруповань [1, 3, 7, 8, 10, 12]. Саме зовнішні фактори визначають та зумовлюють той чи інший тип структурної організації угруповань у колембол [9]. Метою даної роботи було виявити чутливість структурних перебудов угруповання ногохвісток, як модельної групи ґрунтової біоти, до антропогенних порушень цілісності природної лісової екосистеми, викликаних суцільним вирубуванням лісу.

### Матеріал і методика досліджень

Дослідження угруповання ногохвісток проводили в екосистемі грабово-дубово-соснового лісу. За едафічною сіткою П.С. Погребняка цей тип лісу належить до свіжих сугрудів С<sub>2</sub>. Грунт – дерново-слабопідзолистий. Шосейна дорога розділяє ліс на дві частини, одна з яких знаходиться на території Страдчанського лісництва, а друга – природного заповідника Розточчя. Взимку 1997-98 рр. у лісництві було проведене суцільне вирубування фрагменту лісу (квартал 42, виділ 5). Зруб має площу близько одного гектара і засаджений культурою сосни віком 6-7 років. Контролем відносно зрубу слугує ділянка грабово-дубово-соснового лісу на території природного заповідника Розточчя.

Збір ґрунтово-зоологічного матеріалу проводили в 2003-04 рр. у весняний, осінній та літній періоди. Загалом було відібрано 120 ґрунтових проб об'ємом 250 см<sup>3</sup> (5×5×10 см), в яких розділяли підстилку та верхній шар ґрунту на окремі фракції. Екстракцію колембол та виготовлення мікропрепаратів проводили відповідно до стандартних методик. Видову та родову належність особин визначали за допомогою загальноживаних визначників. Поділ видів за родинами прийнятий згідно "Определитель колембол фауны СССР" [6] з урахуванням змін у групі Symphipleona, запропонованих Г. Бретфельдом [13].

У роботі використані класифікація ногохвісток за морфо-екологічними групами [5] та система домінування Штекера-Бергмана [18], згідно якої виділені наступні 5 класів домінування: еудомінанти (ED: більше 31,7% від загальної чисельності угруповання), домінанти (D: 10,1-31,7%), субдомінанти (SD: 3,2-10,0%), рецеденти (R: 1,1-3,1%) та субрецеденти (SR: менше 1,1%). Фауністичну подібність угруповань ногохвісток оцінювали за допомогою коефіцієнта Жаккара [14].

### Результати досліджень

За період дослідження у двох досліджених біотопах зареєстровано 57 видів ногохвісток, які належать до 9 родин і 36 родів (табл. 1). Основу фауни колембол зрубу та контролю складають переважно лісові та еврибіонтні види. Їхня частка практично однакова у досліджених угрупованнях і становить близько 50% як за кількістю видів ногохвісток, так і за їхньою численністю. Високі видове багатство та відносна чисельність еврибіонтних видів у двох угрупованнях закономірні, оскільки саме вони є резервом для підтримання стійкості угруповання при змінах екологічного режиму біотопів [7, 10]. Коефіцієнт Жаккара складає 0,46, що вказує досить низьку фауністичну подібність досліджених угруповань колембол. Детальніший аналіз складу фауни ногохвісток зрубу дав змогу виявити різке зменшення численності або повну відсутність деяких лісових видів (наприклад, *Willemia anophthalma*, *Ceratophysella silvatica*, *Pseudachorutes subcrassus*, *Hymenaphorura polonica*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *Arrhopalites caecus* та ін.), присутніх у контролі. Натомість, з'являються лісові політопні види, такі як *Ceratophysella granulata*, *Micranurida granulata*, *Micranurida pygmaea*, *Thaumanura carolii*, *Mesaphorura sylvatica*, *Folsomia inoculata*, *Pseudanurophorus binoculatus*, лісовий гігрофільний *Xenyllodes armatus*, еврибіонтні *Hypogastrura assimilis*, *Neanura muscorum*, *Protaphorura pseudocellata*, *Protaphorura campata* та інші, як видно з таблиці 1.

Таблиця 1

Структура угруповань ногохвісток досліджених біотопів Розточчя  
(М – середня чисельність виду в стандартній ґрунтовій пробі; Dom. – класи домінування)

ВИДИ	Екологічні групи	Зруб		Контроль	
		М	Dom.	М	Dom.
1	2	3	4	5	6
<b>Нипогаструріди</b>					
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949	л	0.1	SR	-	-
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964	л	-	-	0.1	SR
<i>Hypogastrura assimilis</i> (Krausbauer, 1898)	е	0.5	R	-	-
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	л	-	-	0.1	SR
<i>Xenylla boernerii</i> Axelson, 1905	л	1.6	SD	0.1	SR
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	л	0.6	R	0.1	SR
<b>Неануріди</b>					
<i>Friesea claviseta</i> Axelson, 1900	л	0.8	R	0.1	SR
<i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871	л	-	-	0.4	R
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	л	0.1	SR	-	-
<i>Micranurida granulata</i> Ågrell, 1943	л	0.1	SR	-	-
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	е	0.1	SR	-	-
<i>Thaumanura carolii</i> Stach, 1920	л	0.1	SR	-	-
<b>Онхіуріди</b>					
<i>Micraptorura absoloni</i> Börner, 1901	л	0.2	SR	0.1	SR
<i>Protaptorura armata</i> (Tullberg, 1869)	е	0.1	SR	0.1	SR
<i>Protaptorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	л	0.3	R	0.2	SR
<i>Protaptorura pannonica</i> (Haybach, 1960)	е	1.0	SD	0.6	SD
<i>Protaptorura pseudocellata</i> (Naglitsh, 1962)	е	0.1	SR	-	-
<i>Protaptorura campata</i> (Gisin, 1952)	е	0.1	SR	-	-
<i>Hymenaptorura polonica</i> Pomorski, 1990	л	-	-	0.1	SR
<i>Karlsteinia norvegica</i> Fjellberg, 1974	л	0.1	SR	0.1	SR
<i>Mesaptorura hylophila</i> Rusek, 1982	е	2.1	SD	0.1	SR
<i>Mesaptorura yosii</i> (Rusek, 1967)	л	2.2	SD	0.1	SR
<i>Mesaptorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	е	1.5	SD	1.2	SD
<i>Mesaptorura tenuisensillata</i> Rusek, 1974	л	-	-	0.2	SR
<i>Mesaptorura sylvatica</i> Rusek, 1971	л	1.0	SD	-	-
<i>Mesaptorura critica</i> Ellis, 1976	е	-	-	0.1	SR
<b>Одонтеліди</b>					
<i>Xenyllodes armatus</i> (Axelson, 1903)	л	0.1	SR	-	-
<b>Ісотоміди</b>					
<i>Folsomia manolacei</i> Bagnall, 1932	е	4.6	D	2.9	D
<i>Folsomia martynovae</i> Martynova, 1973 sensu Potapow, 2003	л	0.7	R	0.1	SR
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947	л	0.4	R	-	-
<i>Folsomia lawrencei</i> Rusek, 1984	е	0.1	SR	-	-
<i>Cryptopygus bipunctatus</i> (Axelson, 1903)	луч	0.1	SR	-	-

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman, 1934	л	0.1	SR	-	-
<i>Vertagopus cinereus</i> (Nicolet, 1841)	л	1.0	SD	0.1	SR
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	л	1.1	SD	0.1	SR
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	л	0.6	R	2.2	D
<i>Desoria blekeni</i> (Leinaas, 1980)	л	0.3	R	0.1	SR
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	е	0.5	SR	2.6	D
<b>Tomoceridae</b>					
<i>Tomocerus minor</i> Lubbock, 1862	е	0.1	SR	1.6	SD
<i>Pogonognathelus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	е	-	-	0.3	R
<b>Entomobryidae</b>					
<i>Orchesella pseudobifasciata</i> Stach, 1960	л	0.6	R	1.5	SD
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	л	0.1	SR	-	-
<i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)	л	0.1	SR	-	-
<i>Entomobrya muscorum</i> (Nicolet, 1841)	л	0.2	SR	-	-
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	е	0.4	R	0.5	R
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	е	1.7	SD	0.1	SR
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	е	0.1	SR	-	-
<i>Lepidocyrtus nigrescens</i> Sheptycki, 1967	луч	0.2	SR	-	-
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	луч	0.1	SR	-	-
<i>Pseudosinella zygophora</i> (Schille, 1912)	л	0.3	SR	1.0	SD
<b>Neelidae</b>					
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	е	0.1	SR	0.4	R
<i>Neelides minutus</i> (Folsom, 1901)	е	-	-	0.1	SR
<b>Sminthuridae</b>					
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	л	-	-	0.1	SR
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	луч	0.1	SR	0.3	R
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	е	0.5	R	0.1	SR
<i>Sminthurinus alpinus</i> Gisin, 1953	луч	0.1	SR	-	-
<i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	л	0.1	SR	0.1	SR

Примітки: л – лісові види; луч – лучні; е – еврибіонтні.

Позначення класів домінування – див. у розділі "Матеріал і методика досліджень"

Вдвічі зростає видове багатство за рахунок лісових та еврибіонтних видів у родинях Neanuridae, Isotomidae і Entomobryidae. В угрупованні зрубу виявлено більше видів колембол, що тяжіють до відкритого ландшафту і в таблиці 1 позначені, як лучні. Варто зазначити, що нами не було зафіксовано проникнення на зруб нетипових для природних лісових біотопів таксонів ногохвісток, наприклад, ксерорезистентних лучно-степових видів, рудеральних або компостних. Ці групи ногохвісток можуть з'являтися у лісових біотопах при значних антропогенних порушеннях і часто є причиною збільшення фауністичного багатства угруповань [9, 10]. Таким чином, зростання видового багатства в угрупованні ногохвісток зрубу відбувається природним шляхом за рахунок типових для первинної екосистеми лісових,

еврибійонтичних та лучних видів ногохвісток і без розширення спектру екологічних груп.

У результаті проведених досліджень з'ясовано, що угруповання зрубу має вищі показники видового багатства, індекси різноманітності угруповання ногохвісток та більшу щільність населення порівняно з контролем (табл. 2). За літературними даними та на підставі власних досліджень відомо [3, 9, 12], що у різко порушених біотопах угруповання ногохвісток характеризується високою щільністю населення на фоні збідненого видового багатства. У даному випадку вирубування лісу привело до збільшення гетерогенності мікрокліматичних умов біотопу зрубу і тим самим сприяло збагаченню видового спектра угруповання ногохвісток, хоча фауністична ємність середовища, яка вимірюється середньою кількістю видів у одній стандартній ґрунтовій пробі, залишається однаковою на зрубі та в контролі.

Таблиця 2

Деякі параметри розмаїття ґрунтових колембол у досліджених екосистемах

Показники	Зруб	Контроль
<b>Чисельність</b>		
M – середня чисельність ( $\times 10^3$ екз./м <sup>2</sup> )	13	9
<b>Видове багатство</b>		
S <sub>α</sub> – середня кількість видів у стандартній ґрунтовій пробі	6	6
S <sub>β</sub> – загальне видове багатство	48	36
DMg – індекс Маргалефа	6,1	4,2
<b>Домінування</b>		
d – індекс Бергера-Паркера	0,18	0,17
<b>Організація угруповань</b>		
D – індекс різноманітності Сімпсона	8,0	6,2
E – індекс вирівняності Сімпсона	0,8	0,8
H' – індекс різноманітності Шеннона	2,4	2,1
J – індекс вирівняності Шеннона	0,3	0,3

Загальна щільність населення ногохвісток на зрубі в середньому на третину перевищує контроль. Тренд сезонної динаміки чисельності угруповання співпадає з таким у дослідженому нами лісовому угрупованні колембол та з природним типом сезонної динаміки щільності населення ногохвісток у лісових екосистемах загалом [4, 8, 11]. У весняний та літній сезони чисельність ногохвісток приблизно однакова на зрубі та в контролі і складає близько 4 та 8 тис. ос./м<sup>2</sup> відповідно. Піки чисельності колембол у двох досліджених біотопах припадають на осінній період, але на зрубі зареєстровано різке збільшення щільності населення до 27 тисяч, що майже в два рази перевищує чисельність ногохвісток в контролі, яка складає близько 15 тис. ос./м<sup>2</sup>. Висока амплітуда флуктуацій чисельності ногохвісток на зрубі, у порівнянні з контролем, може свідчити про нестабільність даного угруповання [9].

Аналіз структури домінування виявив, що угруповання ногохвісток зрубу є слабо структурованим та монодомінантним. На зрубі домінує еврибійонтий вид *Folsomia manolachei*, хоча індекс домінування в угрупованні низький і наближений до контролю (табл. 2). Коло субдомінантів угруповання ногохвісток зрубу розширене

і включає дев'ять видів, серед яких лише *Protaphorura pannonica* і *Mesaphorura macrochaeta* численні в контрольному лісовому угрупованні. Інші субдомінанти угруповання зрубу мають незначну чисельність або взагалі відсутні в контролі. Натомість, у лісовому угрупованні ногохвісток простежується чітке розмежування структури домінування: домінантне ядро включає три домінанти та п'ять субдомінантів, рецедентів теж небагато (5 порівняно з 12 в угрупованні зрубу) і велика кількість малочисельних видів ногохвісток, що забезпечують стабільність угруповання. Часто реакцією на антропогенне втручання в середовище є відсутність окремих класів, монодомінантність та високі значення індексу Бергера-Паркера в угрупованнях ногохвісток сильно порушених біотопів, таких як агроценози та урбоценози [9, 12]. Отже, вирубування лісу викликало спрощення структури домінування угруповання, зміну та розширення спектру потенційних домінантів, але без різкого збільшення чисельності окремих видів ногохвісток.

Екологічні ніші масових видів в угрупованнях непорушених біотопів досить чітко розділені і серед домінантів яскраво виражений вертикальний розподіл [4]. Саме такий чіткий просторовий розподіл домінантів у шарах ґрунту зареєстрований нами в контрольному угрупованні: перший домінант угруповання *Folsomia manolachei* належить до підстилково-ґрунтових життєвих форм, наступний *Parisotoma notabilis* – до нижньопідстилкових, а *Isotomiella minor* – до верхньогрунтових. На зрубі найчисленнішим видом залишається еврибіонтний *Folsomia manolachei*. Чисельність інших видів, які є масовими в контролі (*Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Orchesella pseudobifasciata*, *Pseudosinella zygophora*, *Tomocerus minor*), різко зменшується. Натомість, домінують чотири види ногохвісток з роду *Mesaphorura*, які нечисленні, як правило, в лісових угрупованнях [7, 8, 10, 11]. Вони є представниками однієї і тієї ж самої глибокоґрунтової життєвої форми і були зареєстровані разом в окремих шарах при відборі ґрунтових проб. Тому можна достовірно говорити про відсутність чіткого вертикального розподілу по едафічних горизонтах масових видів ногохвісток на зрубі.

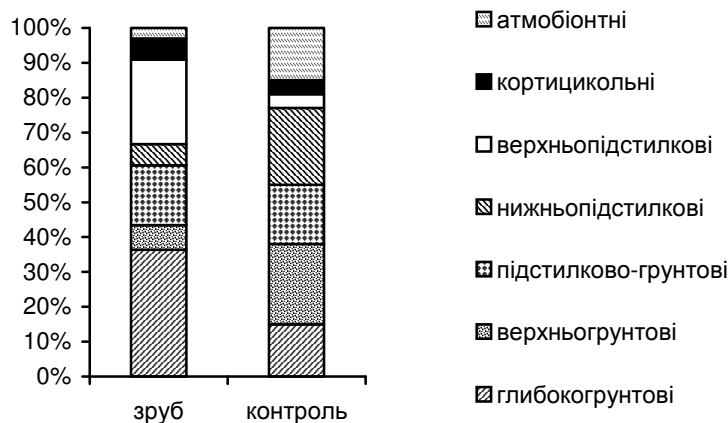


Рис. 1. Спектри життєвих форм досліджених угруповань ногохвісток (у % від загальної чисельності населення колембол)

Спектр життєвих форм угруповання ногохвісток зрубу представлений усіма групами біоморф, які беруть участь у деструкції органічних залишків. Але треба зазначити, що відбулися зміни кількісних характеристик окремих біоморф. А саме, збільшилась чисельність верхньопідстилкових та глибокогрунтових життєвих форм понад 20% у кожній групі (рис. 1). Натомість, зареєстровано зменшення відносної чисельності атмобіонтних, нижньопідстилкових та верхньогрунтових життєвих форм майже на 15% у кожній групі, порівняно з контролем.

Перебудова спектру життєвих форм ногохвісток наочно відображає специфіку гідротермічного режиму ґрунту біотопу. Відомо, що збільшення сухості оселища призводить до міграцій ногохвісток у нижні горизонти ґрунту, тому частка еуедафічних біоморф значно зростає. Найбільший відсоток глибокогрунтових видів характерний для агроценозів, де, крім особливостей гідротермічного режиму, присутній і значний антропогенний вплив [3, 9]. Отже, домінування глибокогрунтових життєвих форм та збільшення частки активномігруючих верхньопідстилкових видів є чіткою реакцією угруповання зрубу на специфіку едафічних умов, що склалися при вирубуванні лісу.

### Висновки

У результаті проведених досліджень виявлено ряд змін у структурній організації угруповання ногохвісток, які можна розцінювати як реакцію на суцільне вирубування лісу. Зареєстровано:

- збільшення видового багатства та різноманітності колембол без залучення нетипових для лісових біотопів таксонів;
- зростання щільності населення ногохвісток, при якому зберігається природний тренд сезонної динаміки чисельності, але збільшується удвічі амплітуда сезонних коливань щільності;
- монодомінантність, слабку структурованість класів домінування і зміну масових видів в угрупованні; порушення чіткого вертикального розподілу домінантів за окремими шарами у ґрунтовому профілі;
- перебудову спектру життєвих форм угруповання, яку можна вважати найчутливішим індикатором стану ґрунтового блоку екосистеми. Скорочення відносної чисельності атмобіонтних форм та підстилкової біоморфи, збільшення частки поверхнево-підстилкових і глибокогрунтових життєвих форм вказує на порушення екологічного режиму біотопу внаслідок вирубування лісу.

Результати досліджень можуть бути використані для розроблення методик ведення регіонального моніторингу лісових екосистем.

1. Дмитриенко В.К. Комплексы почвенных беспозвоночных как показатель нарушений среды // Почвенная фауна и почвенное плодородие. Труды 9-го междунар. colloq. почв. зоол. – М.: Наука, 1987. – С. 308-309.
2. Копонен С. Влияние вырубки и перепаживания на фауну почвенных членистоногих в сосновом лесу на крайнем севере Финляндии // Биология почв северной Европы. – М.: Наука, 1988. – С. 201-205.
3. Кузнецова Н.А. Возможности диагностики состояния лесных почв по группировкам колембол // Деструкция органического вещества в почве. – Вильнюс. – 1989. – С. 82-85.

4. Кузнецова Н., Бабенко А. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике / Фауна и экология ногохвосток. – М.: Наука, 1984. – С. 57-67.
5. Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (*Collembola*) // Зоол. журн. – 1970. – Т. 44, № 10. – С. 1437-1454.
6. Определитель коллембол фауны СССР. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
7. Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. – М.: Наука, 1977. – 200 с.
8. Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв / Экология микроартропод лесных почв. – М.: Наука, 1988. – С. 5-24.
9. Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации сообществ почвообитающих коллембол (Hexapoda: Collembola) и их значение для биомониторинга почвы // Научные труды МНЭПУ. Серия: Экология. – Москва, 1999. – Вып. 1. – С. 97-104.
10. Шрубович Ю.Ю. Порівняльний аналіз угруповань ногохвісток (*Collembola*) природних та урбанізованих букових лісів Розточчя // Природа Розточчя. Біогеоценологічні дослідження: підходи, методики, результати. – Львів: Івано-Франкове, 1999. – Вип. 1. – С. 157-162.
11. Шрубович Ю. Структурна організація угруповань ногохвісток букових лісів заповідника “Розточчя” // Мат. Міжнар. наук.-практ. конф. “Розточанський збір – 2000”. – Львів: Меркатор, 2001. – С. 159-164.
12. Шрубович Ю.Ю. Формування населення ґрунтових ногохвісток (*Collembola*) урбанізованих екосистем м. Львова: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Чернівці, 2002. – 17 с.
13. Bretfeld G. Synopses on Palearctic Collembola. Symphypleona. // Abh. Ber. Naturkundesmus. Görlitz. – 1999. – 71. – P. 1-318.
14. Jaccard P. Lois de distribution florae dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaud. sci. natur. – 1902. – № 38. – P. 69-130.
15. Huhta V. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning // Ann. Zool. Fennici. – 1971. – Vol. 8. – P. 483-542.
16. Huhta V. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates // Ann. Zool. Fennici. – 1976. – Vol. 13. – P. 63-80.
17. Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil // Ann. Zool. Fennici. – 1967. – Vol. 4. – P. 87-143.
18. Stocker G., Bergmann A. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung. Modellrealisierung, Dominanzklassen // Arch. Naturschutz. u. Landschaftsforschung. – 1977. – Bd. 17, № 1. – S. 1-26.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів