

На правах рукописи

Гончаров Антон Александрович

**СТРУКТУРА ТРОФИЧЕСКИХ НИШ В СООБЩЕСТВАХ
ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (МЕЗОФАУНА) ЛЕСНЫХ
ЭКОСИСТЕМ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2014

Работа выполнена в Лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель:

Тиунов Алексей Владимирович

доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник

Лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты:

Филиппов Борис Юрьевич

доктор биологических наук,
проректор по научной работе

Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова

Рахлеева Анна Алексеевна

кандидат биологических наук,
старший преподаватель

Кафедры географии почв
ФГОУ ВПО «Московский государственный
университет имени М.В.Ломоносова»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего профессионального образования
«Московский педагогический государственный университет»

Защита состоится 7 октября 2014 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской Академии наук по адресу: 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 5 сентября 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. В наземных экосистемах сосуществуют две взаимосвязанных пищевых сети: пастбищная и детритная. Взаимодействия внутри этих двух типов пищевых сетей и между ними определяют функциональное единство наземной экосистемы (Гиляров 1973, Wardle 2002, Shurin et al. 2006). Вследствие высокой мощности потока мертвого органического вещества, поступающего в почву, в ней доминируют организмы, трофически связанные с детритными пищевыми цепями (Begon et al. 1996). Кроме того, в составе почвенных сообществ широко представлены фитофаги, питающиеся живыми тканями продуцентов (Стриганова 1980). Ряд групп педобионтов, потребляющих связанную с корнями микрофлору, сложно отнести к пастбищной или детритной пищевой сети (Bonkowski et al. 2009).

С позиций теорий, разработанных на примере водных экосистем (Hecky and Hesslein 1995), ключевую роль в интеграции отдельных пищевых цепей и в поддержании функционального единства сообщества играют высшие хищники (Rooney et al. 2006). Они служат также связующим звеном между соседствующими экосистемами разных типов (Vannote et al. 1980, Anderson and Polis 1998, MacAvoy et al. 2000). Однако в почвенных детритных пищевых сетях роль высших консументов изучена слабо (Kato et al. 2010). Среди педобионтов (как хищников, так и сапрофагов), широко распространена полифагия и лабильность пищевого поведения (Стриганова 1980). Несмотря на то, что локальное видовое разнообразие и обилие хищников в почве очень велико, вопрос о принципах разделения трофических ниш хищных беспозвоночных разработан лишь для отдельных семейств.

В лесных экосистемах умеренных широт достаточно полно исследованы таксономический состав и обилие организмов, населяющих почву: беспозвоночных животных (например, Добровольский и др. 2003, Стриганова и Порядина 2005), почвенных грибов (Марфенина 2005, Stenlid et al. 2008), бактерий (Добровольская и Звягинцев 2002, De Vos 2011), почвенных водорослей (Алексахина и Штина 1984). Подробно исследованы физико-химические характеристики разных типов мертвого органического вещества, которые служат источником углерода (= энергии) для этих почвенных организмов: растительного опада (Lorenz and Lal 2010), корневых выделений растений (Kuzyakov and Domanski 2000), стабилизированного органического вещества почвы (Карпачевский 1981, Gleixner 2013). Существенно хуже изучены принципы функционирования детритных пищевых сетей, в результате чего этот компонент наземных экосистем в течение уже многих десятилетий рассматривается экологами как «черный ящик» (Одум 1975, Wardle 2002). Конкурентно-равновесная теория (Hairston et al. 1960) не полностью согласуется с данными, получаемыми при исследовании детритных пищевых сетей (Wardle 2002, Кузнецова 2005, Стриганова 2006).

Считается, что крупные почвенные беспозвоночные из размерной группы мезофауны (Гиляров 1941) в качестве основного пищевого субстрата используют листовую опад и органическое вещество почвы (Стриганова 1980). Однако в лесных экосистемах существует ряд других источников органического углерода, имеющих значительное обилие и потенциальную доступность для крупных почвенных беспозвоночных, например, стволовой опад древесных растений (валеж), выделения корней высших растений, ткани автотрофных низших растений (почвенных водорослей).

Запас мертвой древесины в бореальных лесах может достигать 3200 г С/м^2 (Ваганов и др. 2005), поэтому изучение пищевых связей, видового состава и обилия почвенных

беспозвоночных, населяющих валеж, важно для получения объективных представлений о функционировании детритных пищевых сетей. Известно, что ряд групп эпигейных и эндогейных педобионтов имеет выраженную топическую приуроченность к крупному валежу (Семенюк 2012, Persson et al. 2013). Однако вопрос о трофических связях типичных почвенных беспозвоночных с мертвой древесиной и ксилотрофной микрофлорой исследован лишь на примере клещей (Erdmann et al. 2007, Fisher et al. 2010, Gwiazdowicz et al. 2011) и некоторых жесткокрылых (Щигель 2002).

Почвенные водоросли имеют богатые жирами и витаминами клетки и образуют в почве и опаде скопления, поэтому они могут быть важным пищевым ресурсом для немикроскопических почвенных беспозвоночных (Штина 1985, Lukesova and Frouz 2007). Результаты полевых наблюдений и лабораторных опытов (Стриганова 1985, Schmidt et al. 2003, Scheu and Folger 2004) свидетельствуют о потенциальной важности почвенных водорослей в энергетике почвенных беспозвоночных. В лесных экосистемах активность почвенной альгофлоры ограничена недостатком света и питательных веществ (Штина и Голлербах 1976). Тем не менее, данные изотопных исследований указывают на распространенную альгофагию целого ряда эпигейных видов микроартропод (Scheu and Falca 2000, Maraun et al. 2011). Важность почвенных водорослей в рационе почвенной мезофауны в лесных сообществах пока не изучена.

В лесных экосистемах деревья выделяют в почву через корни значительное (от 10 до 50% зафиксированного углерода) количество низкомолекулярных органических соединений (Гродзинский 1965, Persson 1978, Kuzyakov and Domanski 2000). В последнее десятилетие опубликован ряд работ, в которых активно обсуждается заметный вклад корневых выделений в энергетику ряда групп крупных почвенных беспозвоночных (Ostle et al. 2007, Pollierer et al. 2007, 2012, Eissfeller et al. 2013, Гончаров и Тиунов 2013). Однако полученные в разных исследованиях данные различаются и в некоторой степени противоречат друг другу, что свидетельствует о недостатке понимания роли корневых выделений в жизнедеятельности почвенных беспозвоночных.

Таким образом, поступление энергии в детритные пищевые сети происходит в составе нескольких в значительной степени независимых потоков, представленных растительным опадом (листовым и корневым), валежом, органическим веществом почвы, корневыми выделениями, почвенными водорослями. Эти потоки имеют разную и непостоянную во времени мощность. Можно полагать, что наибольшую роль в энергетике популяций почвенных беспозвоночных играют углерод растительного опада и гумусированного органического вещества почвы (Кузнецова и др. 2001, Ермоленко 2002, Wardle 2002, Berg and McLaugherty 2008, Gleixner 2013). Тем не менее, остальные потоки не могут рассматриваться как простое дополнение к основному потоку. С точки зрения теории энергетических каналов (Moore and Hunt 1988, Moore et al. 1989, 1993), наличие нескольких независимых источников энергии необходимо для стабильного функционирования детритного блока экосистем и поддержания высокого видового разнообразия входящих в него организмов. Устойчивость трофических сетей (в том числе детритных) повышается, если проходящие через них потоки энергии различаются по своей сезонной динамике, а также сформированы ресурсами, имеющими разный химический состав (Rooney et al. 2006). Вследствие этого такие относительно маломощные источники энергии, как крупный валеж, корневые выделения или почвенные водоросли могут иметь большое значение для поддержания функционального разнообразия детритных пищевых сетей, дополняя мощные

потоки из опада и почвенного гумуса. Степень важности этих маломощных источников энергии в функционировании детритных пищевых сетей слабо изучена, так как при функциональных исследованиях основное внимание обычно уделяется опаду и органическому веществу почвы. Наличие разнообразных и неоднородно распределенных в пространстве источников энергии в сочетании с малоподвижностью почвенной фауны приводит к компартиментализации локальных пищевых цепей.

Таким образом, актуальность данного исследования определяется недостаточностью знаний о пищевых связях почвенных беспозвоночных и о путях поступления и распределения энергии в детритных пищевых сетях.

Цель и задачи исследования.

Цель исследования – выявить трофическую структуру сообщества почвенных беспозвоночных и оценить степень трофической связи педобионтов (мезофауна) с разными источниками органического углерода.

Исходя из цели работы, были поставлены следующие **задачи**:

1. Исследовать трофическую (по данным изотопного анализа) структуру почвенного населения в бореальных и гемибореальных лесах.
2. Оценить различия трофических ниш, занимаемых представителями разных таксономических групп хищных почвенных беспозвоночных.
3. Исследовать видовой состав и трофическую структуру сообщества почвенных беспозвоночных, заселяющих валеж ели сильной степени деструкции.
4. В полевом эксперименте исследовать роль почвенных водорослей в питании подстилочных беспозвоночных.
5. В полевом эксперименте оценить эффективность освоения почвенными беспозвоночными органического углерода, поступающего в почву через корневую систему ели.

Научная новизна. На обширном материале показана консервативность трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных в бореальных лесных экосистемах. Выявлены значительные различия пищевых связей хищных представителей мезофауны из разных семейств (*Asilidae*, *Cantharidae*, *Carabidae*, *Elateridae*, *Geophilidae*, *Gnaphosidae*, *Rhagionidae*, *Linyphiidae*, *Lithobiidae*, *Lycosidae*, *Staphylinidae*, *Thomisidae*). Впервые продемонстрирована роль беспозвоночных хищников в поддержании функционального единства детритных пищевых сетей в пределах биотопа. Впервые показано, что доминирующие в древесине сильной степени деструкции специализированные базидиомицеты не служат пищевым ресурсом для большинства почвенных сапрофагов. Экспериментально показано, что почвенные водоросли не вносят существенного вклада в энергетику популяций почвенных беспозвоночных (мезофауны) в лесных экосистемах. Экспериментально показан значительный вклад углерода, поставляемого в почву живыми корнями древесных растений, в энергетику ряда видов почвенной мезофауны.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные результаты позволяют расширить представления о принципах функционирования детритных пищевых сетей как на локальном (микростациональном), так и на более высоком (биотопическом) уровне организации. Полученные данные необходимы для разработки и совершенствования методов

оценки роли почвенных животных в функционировании бореальных лесов. Результаты исследования могут быть использованы при моделировании широкого круга процессов, связанных с детритными пищевыми сетями: динамики органического вещества почвы (в том числе процессов депонирования и эмиссии углерода), сукцессионных изменений видового состава и трофической структуры сообщества почвенной мезофауны, биологического контроля сельскохозяйственных вредителей со стороны почвенных хищников. Усовершенствованы методы применения изотопного анализа в почвенно-экологических исследованиях. Результаты работы были использованы при выполнении Государственного контракта «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем», выполненного в рамках федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2013 годы».

Положения, выносимые на защиту.

1. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных в бореальных и гемибореальных лесах однородна и мало зависит от локальных условий.
2. Трофические связи почвенных хищников-генералистов имеют значительные различия на уровне семейств.
3. Подвижные хищные беспозвоночные связывают локальные пищевые цепи, поддерживая функциональное единство детритных сетей в пределах биотопа.
4. В условиях средней тайги специализированные древоразрушающие базидиомицеты не служат пищевым ресурсом для большинства почвенных сапрофагов, заселяющих древесину сильной степени деструкции.
5. Органические вещества, поставляемые в почву корнями хвойных деревьев, вносят заметный вклад в энергетику почвенной мезофауны.

Апробация работы. Материалы исследований были представлены на XVII, XVIII, XIX и XX Международных научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2010, 2011, 2012, 2013), 15 и 16 Международных школах-конференциях молодых ученых «Биология – наука 21 века» (Пушино, 2011, 2012), IV Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010), XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2012), XVI Международном совещании по почвенной зоологии (Коимбра, 2012), XIV съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012), II Всероссийской молодежной научной конференции «Молодежь и наука на севере» (Сыктывкар, 2013), VI Международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция» (Одесса, 2013), I Всероссийской школы-конференции по лесной экологии (Томск, 2013), XLIII ежегодной конференции экологического общества Германии, Австрии и Швейцарии (Потсдам, 2013), XVI Совещании карабидологов Европы (Прага, 2013), VI школе-конференции "Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых" (Москва, 2014).

Публикации. По теме работы опубликовано 20 работ, из них 3 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Текст изложен на 177 страницах, иллюстрирован 70 рисунками, содержит 19 таблиц. Библиографический список содержит 350 наименований, в том числе 244 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит А. В. Тиунова, без участия и помощи которого данная работа не могла бы быть выполнена, проф. О. В. Смирнову, возглавляемую ей научную группу Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН и весь коллектив комплексной экспедиции в Печоро-Илычском заповеднике. Я благодарю В.Ю. Савицкого, А.В. Макарова, А.В. Маталина, Д.Н. Федоренко за помощь при определении жужелиц, А.А. Шилейко и Ивана Туфа за определение хищных многоножек, Т.С. Всеволодову-Перель за помощь в определении дождевых червей, В.Б. Семенова за определение жуков-стафилинов, И. Камаева и Ф. Мартыновченко за помощь в определении пауков, М.Г. Кривошеину за проверку определения личинок мух, И. Семенюк за определение диплопод, Е. Семенину за определение коллембол, И. Винера за определение сапротрофных базидиомицетов, Л. Дьякова, А. Кузнецова, Е. Храмову, Н. Ащепкову, С. Цурикова, А. Потапова за помощь в сборе материала. Работа не была бы возможной без всесторонней поддержки со стороны моей семьи и друзей.

Работа на разных этапах была поддержана РФФИ (проекты № 10-04-00355, № 11-04-00948-а, № 12-04-33193 мол_a_вед), Программой Президиума РАН "Живая природа", грантом Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-5975.2014.4) и Министерством образования и науки РФ в рамках ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007-2013 годы» (ГК № 16.515.12.5006).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Особенности среды обитания почвенных беспозвоночных. Почва служит средой обитания для большинства организмов, входящих в детритные пищевые сети (Swift et al. 1979, Wardle 2002). Почвенным пищевым сетям свойственны сложная структурно-функциональная организация и большое разнообразие видов и жизненных форм почвенных организмов, часто проявляющих значительную пластичность пищевого поведения (Гиляров 1944, Anderson 1975, Стриганова 1980). Пространственная и временная неоднородность доступности пищевых ресурсов и физико-химических условий почвенного яруса (Smithwick et al. 2005, Jordan et. al. 2009, Ананьева и др. 2011), приводит к локальным различиям видового состава сообщества педобионтов и в конечном итоге к компартиментализации локальных пищевых цепей (Kato et al. 2010).

Основные источники органического углерода в детритных пищевых сетях. Органический углерод (= энергия) поступает в детритные пищевые сети в составе разнообразных химических соединений, содержащихся преимущественно в растительных остатках (Berg, McLaugherty 2008) и в стабилизированном органическом веществе почвы (Gleixner 2013). Эксперименты с использованием меченого углерода (^{13}C) выявили важность «корневого углерода» (живых корней, корневых выделений, микоризных симбионтов) в

энергетике почвенных беспозвоночных (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007, 2012; Eissfeller et al. 2013). Кроме того, по данным лабораторных экспериментов, почвенные водоросли могут в значительном количестве присутствовать в рационе почвенных беспозвоночных, прежде всего коллембол (Schmidt et al. 2003, Scheu and Folger 2004, Bokhorst et al. 2007). Согласно исследованиям в бореальных и гемибореальных лесных экосистемах, поступление углерода в почву происходит в основном в составе опада растений (в среднем около 120 г С/м² в год, без учета корневого опада), стабилизированного органического вещества почвы (50 г С/м²), корневых выделений высших растений (40 г С/м²), валежа (40 г С/м²) и почвенных водорослей (12 г С/м² в год) (Домрачева 1974, Штина и Голлербах 1976, Persson 1978, Штина 1985, Roger et al. 1986, Norton et al. 1990, Прокушкин и др. 1998, Harmon et al. 2000, Kuzyakov and Domanski 2000, Ермоленко 2002, Ваганов и др. 2005, Заварзин и Кудеяров 2006, Трефилова 2007, Berg and McClaugherty 2008, Kominoski 2008, Ефремова и др. 2009, Модели изменения... 2009, Мазуркин и Михайлова 2009, Jones et al. 2009, Kuzyakov and Gavrichkova 2010, Gleixner 2013).

Понятия «пища» и «источник энергии» в детритных пищевых сетях. Основная часть потенциальных пищевых субстратов, доступных для почвенных сапрофагов, представлена химически инертными полимерами (Гиляров 1949, Стриганова 1980). В пище почвенных сапрофагов много недоступных для усвоения веществ, а доступные соединения (т.е. источник энергии) представляют собой либо результаты жизнедеятельности микроорганизмов, либо собственно микробную биомассу. Поэтому понятие «источник энергии» применительно к почвенным сапрофагам не тождественно понятию «пища». Возможна не только поочередная утилизации одного и того же пищевого субстрата разными функциональными группами сапрофагов (Козловская 1976), но и использование разных энергетических потоков сапрофагами, питающимися сходными пищевыми субстратами (Pollierer et al. 2007, Eissfeller et al. 2013). Для описания функционирования сообщества почвенных беспозвоночных необходима количественная информация о потоках энергии, утилизируемых ключевыми таксонами педобионтов. Наиболее надежным методом исследования этого вопроса является изотопное мечение базового ресурса и последующий поиск метки среди потенциально трофически связанных с этим ресурсом почвенных беспозвоночных.

Современные представления о функционировании детритных пищевых сетей. Сложная пищевая структура (Hildrew et al. 1985, Sih et al. 1985) обеспечивает возможность использования сообществом почвенных организмов практически всей энергии, содержащейся в мертвом органическом веществе, поступающем в почву (Begon et al. 1996). В ряде работ выявлено тонкое разделение трофических ниш в сообществах почвенных животных (Schmidt et al. 2004, Schneider et al. 2004, Chahartaghi et al. 2005, Семенюк 2012). Разная степень доступности и неоднородность распределения источников энергии в почве (Ермоленко 2002, Ваганов и др. 2005, Berg and McClaugherty 2008) обеспечивает стабильное присутствие в экосистеме пищевых ресурсов, доступных для консументов разных трофических групп, что может быть одним из важнейших факторов, определяющих наблюдаемое значительное видовое и функциональное разнообразие почвенных беспозвоночных (Rooney et al. 2006).

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ

Полевые исследования. Полевые исследования были проведены в трех заповедниках, расположенных в зоне бореальных и гемибореальных лесов Европейской части России: ГПЗ «Окский», Рязанская область (20 июня – 2 августа 2008 года), ГПЗ «Полистовский», Псковская область (с 7 по 28 июня и с 5 по 26 августа 2009 года), ГПЗ «Печоро-Илычский», Республика Коми (с 11 июня по 25 июля 2010 года и с 5 по 25 июля 2011 года). Учёт почвенных животных (мезофауна) проводился методом ручной разборки почвенных проб (Гиляров 1975). В каждой пробе (25×25 см) выделяли три слоя: подстилка (A₀), слой минеральной почвы до глубины 10 см и нижележащий слой (10-30 см). В каждом модельном биотопе в период исследования были установлены ловушки Барбера (пластиковые стаканы объемом 0,5 л, диаметр устья 94 мм), на треть заполненные водой с добавлением детергента. Ловушки располагались на одной линии, в 2-3 метрах друг от друга. В результате отбора 290 почвенных проб и 13840 ловушко-суток было собрано более 8000 особей почвенных животных, относящихся к 187 видам из 48 семейств.

Полевые эксперименты. Было проведено два полевых эксперимента в сложном ельнике на территории Черноголовской биостанции ИПЭЭ РАН. Исследование роли наземных водорослей в энергетике подстилочных беспозвоночных было проведено в период с 25 мая по 22 сентября 2011 года. В качестве мезокосмов были использованы пластиковые ящики, наполненные опадом. Доступ корней регулировался наличием пластиковых ножек («М+» или «М-»), активность почвенных водорослей ограничивалась с помощью непрозрачной полипропиленовой пленки («С+» и «С-»). Таким образом, было подготовлено четыре комбинации условий. После завершения эксперимента в каждом мезокосме были определены обилие, видовой и изотопный состав коллембол и мезофауны.

Эксперимент по оценке роли органических веществ, поставляемых в почву живыми корнями древесных растений, в энергетике почвенных беспозвоночных был проведен в период с 5 сентября по 21 октября 2012 года. Пять модельных деревьев ели европейской (*Picea abies*) были помещены на трое суток в закрытую полипропиленовую камеру объемом 24 м³ или 36 м³ (в зависимости от высоты дерева). Углекислый газ (99,5% ¹³CO₂) вносили в первый день экспозиции дерева в камеру в период активной световой стадии фотосинтеза. После внесения метки в течение 46 дней в почве вокруг каждого дерева отбирали почвенные пробы. Кроме того, в мае 2013 года (на 200 день после внесения метки) в подкрановом пространстве модельных деревьев были проведены учеты почвенной мезофауны.

Изотопный анализ. При анализе представителей микрофауны и мелких насекомых животных анализировали целиком. В остальных случаях перед анализом было удалено брюшко, содержащее кишечник и основные запасы жировой ткани, а также надкрылья у жуков. При работе с крупными животными (дождевые черви, моллюски, крупные насекомые) для анализа были использованы мышечные ткани или конечности (Цуриков и др. 2014).

Изотопный анализ был проведен на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного эталона (vPDB и атмосферного N), δ (‰): $\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{эталон}}) - 1] \times 1000$, где X – это элемент (азот или углерод), R – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов соответствующего

элемента. Помимо изотопного состава, в каждой пробе было определено процентное содержание углерода и азота (%C, %N) и их соотношение (C:N). В рамках диссертационной работы проведен анализ 3197 особей почвенных беспозвоночных, а 479 проб также опада, растений, грибов и почвы.

Статистическая обработка результатов. Полученные данные были обработаны с помощью дисперсионного и регрессионного анализов, непараметрических тестов, многомерного шкалирования (MDS) и дискриминантного анализа (DFA) в пакете STATISTICA 6.0. Все упоминаемые в тексте корреляции были статистически значимыми на уровне $p < 0,05$. В тексте приводятся средние значения и (после знака \pm) стандартная ошибка средней (SE). На рисунках, если не указано иначе, «усами» обозначена ошибка среднего, в скобках после названия образца указан размер выборки (N). Так как изотопный состав азота и углерода ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) опада в разных лесных сообществах достоверно различался, для сравнения беспозвоночных из разных биотопов их величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были нормированы по опад ($\Delta X = \delta X - \delta X_{\text{опад}}$). В тексте работы величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ отражают изотопный состав проанализированных образцов. Символами $\Delta^{13}\text{C}$ или $\Delta^{15}\text{N}$ показана разность $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ между животными и субстратом. Для расчета доли разных ресурсов в рационе животных использована программа IsoSource (Phillips and Cregg 2003).

Изотопный состав разных частей тела почвенных беспозвоночных. При исследовании крупных почвенных беспозвоночных необходимо учитывать разницу изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) разных частей тела. Для исследования этого вопроса были использованы представители 14 видов жесткокрылых, выборка по каждому виду составляла от 5 до 8 экземпляров. Величины $\delta^{13}\text{C}$ в разных тканях одной особи (без учета экзоскелета и жировой ткани) варьировали в большинстве случаев в пределах 1 – 1,5‰. Размах средних значений $\delta^{15}\text{N}$ находился в пределах 0,5 – 1,5‰. Не было выявлено четких закономерностей различия разных частей тела по величинам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Лишь жировая ткань и, во многих случаях, экзоскелет содержали меньшие по сравнению с остальными органами концентрации ^{13}C и ^{15}N .

ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

Окский заповедник. Во всех изученных биотопах доминировали проволочники (от 15 до 55 экз./м²), косянки (от 40 до 50 экз./м²) и дождевые черви (от 10 до 20 экз./м²). Наибольшая численность почвенной мезофауны отмечена в верхнем слое почвы (94±22 экз./м²).

Хищники и сапрофаги имели значительные различия изотопного состава азота: у большинства хищников величины $\Delta^{15}\text{N}$ превышали 5‰, в то время как среди сапрофагов значения $\Delta^{15}\text{N}$, нормированные по опад, варьировали в пределах от -2 до +4‰ (рис. 1А). Среди хищников выделяются две основных группы: хищники 2-го порядка и хищники 1-го порядка. Представители этих групп относились к разным таксонам и достоверно различались по величинам $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (MANOVA: $F_{2,305} = 55$, $p < 0,001$). В группу хищников, имеющих наивысшие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, вошли герпетобийные пауки из семейств Lycosidae и Linyphiidae, землянки *Pachymerium ferrugineum* и личинки ктырей. Высокие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ в тканях этих беспозвоночных свидетельствуют о значительной доле других хищников (в случае крупных пауков) или почвенных коллембол (в случае личинок ктырей и землянок) в рационе этих хищников. Не исключено также питание некрофагами (например, личинками Muscidae, Phoridae и т.п.). Группу хищников 1-го порядка составили 15 видов жуужелиц (основные роды: *Agonum*, *Carabus*, *Pterostichus*), проволочники, косянки и жуки-стафилины.

Хищники из этой группы имели большой размах варьирования средних величин $\Delta^{13}\text{C}$ (от 0 до 3‰), что свидетельствует о широком круге потенциальных жертв. Более низкие величины $\Delta^{15}\text{N}$ и $\Delta^{13}\text{C}$ относительно предыдущей группы связаны, по-видимому, с преобладанием первичных сапрофагов и фитофагов (или живых растений) в их рационе. Жужелицы-миксофитофаги (*Amara brunnea*, *A. communis*) и жужелицы-коллемболофаги (*Loricera pilicornis*) имели сравнимые с сапрофагами величины $\Delta^{15}\text{N}$ (менее 4‰). Среди сапрофагов нижнеподстилочные (*Dendrobaena octaedra*) и верхнеподстилочные (*Ectobius sylvestris*, атмобионтные коллемболы из семейства Tomoceridae) животные значительно различались по изотопному составу азота: верхнеподстилочные формы имели меньшие величины $\Delta^{13}\text{C}$.

Необходимо подчеркнуть, что выделяемые здесь по изотопному составу азота группы хищников 1-го и 2-го порядка не полностью соответствуют традиционному определению «трофических уровней». Увеличение содержания ^{15}N в органическом веществе формируется как в результате трофического фракционирования изотопов азота в пищевых цепях, так и при микробной трансформации азотных соединений в почве. Таким образом, разделение двух групп хищников определяется тем, что азот в тканях хищников «2-го порядка» претерпел больше циклов биохимической трансформации, чем азот в тканях хищников «1-го порядка».

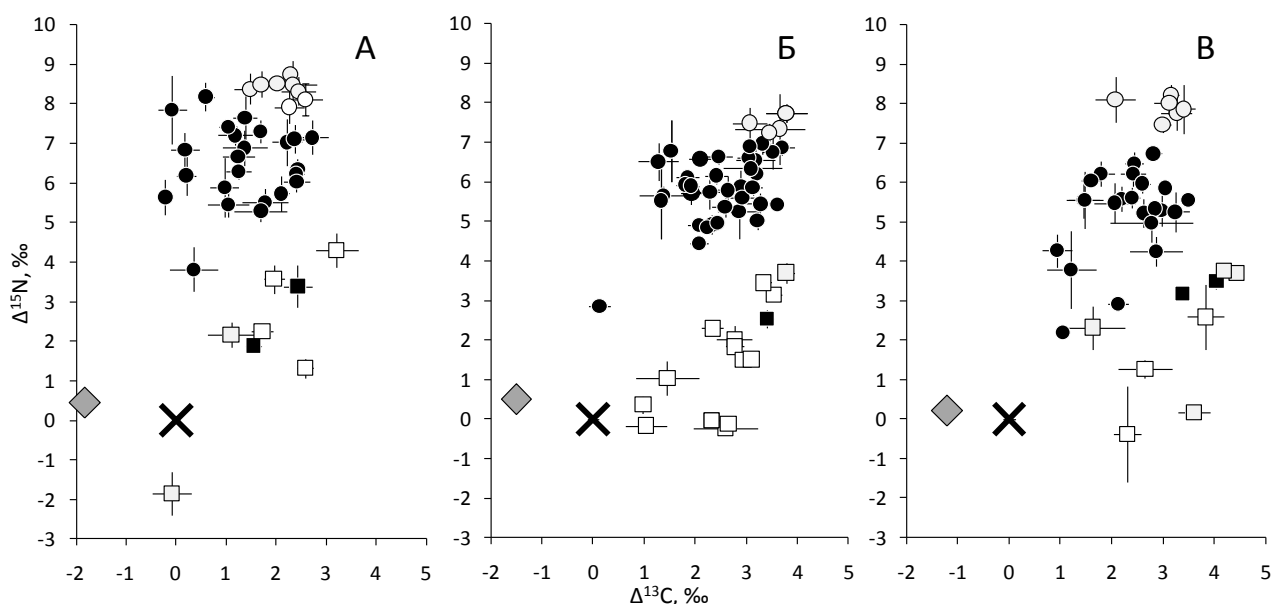


Рисунок 1. Нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) массовых видов почвенных беспозвоночных в Окском (А) и Полистовском (Б) заповедниках и на Черноголовской биостанции (В). Черные круги – хищники 1-го порядка, белые круги – хищники 2-го порядка, черные квадраты – почвенные сапрофаги, белые квадраты — подстилочные сапрофаги, кресты – опад, ромбы – зеленые растения.

Полистовский заповедник. Наиболее многочисленны в почве были представители семейств Staphylinidae (71 ± 7 экз./м²), Lumbricidae (63 ± 11 экз./м²), Lithobiidae (29 ± 6 экз./м²) и Elateridae (18 ± 5 экз./м²). Среди герпетобионтов доминировали пауки-волки *Pirata hygrophilus*, их динамическая плотность достигала 18 экз./100 лов.-сут.

Средние значения $\Delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных-сапрофагов не превышали 4‰, а у хищников, за исключением коллемболофагов *Leistus terminatus*, всегда были выше 4,5‰ (рис. 1Б). Среди хищных беспозвоночных, как и в Окском заповеднике, выделяются две трофические

группы (MANOVA: $F_{2,692} = 137$, $p < 0,001$). Группу хищников 2-го порядка составили шесть видов пауков-волков, четыре вида жуков-стафилинов и три вида тенетных пауков (сем. Araneidae). В группу хищников 1-го порядка вошли 12 видов жужелиц, пять видов стафилинов, четыре вида проволочников, пауки-крабы *Ozyptila trux* и косянки *Lithobius curtipes*. Геобионтные хищные личинки бекасниц (Rhagionidae) имели наивысшие среди всех хищников величины $\Delta^{13}\text{C}$ ($4,0 \pm 0,3\%$), что, учитывая средние для хищников значения $\Delta^{15}\text{N}$, свидетельствует о питании исключительно почвенными сапрофагами.

Среди подстилочных сапрофагов два вида диплопод (*Polyzonium germanicum*, *Polydesmus denticulatus*) имели более высокие величины $\Delta^{15}\text{N}$, чем олигохеты *Dendrodrilus rubidus*, что связано, возможно, с присутствием в рационе этих кивсяков почвенного органического вещества или значительного количества микоризных грибов. Остальные подстилочные сапрофаги: три вида диплопод, два вида эпигейных дождевых червей, мокрицы *Ligidium hypnorum* и личинки Tipulidae имели сходные средние величины $\Delta^{13}\text{C}$ (от 2,2 до 3,3%) и $\Delta^{15}\text{N}$ (от 1 до 2,5%), что свидетельствует о питании этих беспозвоночных преимущественно опадом. Близкие к нулю величины $\Delta^{15}\text{N}$ у четырех видов атмобионтных коллембол и диплопод *Ommatoiulus sabulosus*, возможно, связаны со значительной долей почвенных водорослей в их рационе.

Черноголовская биостанция. Среди почвенных беспозвоночных численно преобладали личинки *Bibio* sp. (114 ± 21 экз./м²), косянки (82 ± 13 экз./м²) и стафилины (53 ± 8 экз./м²). Однако, наибольшая биомасса (сухой вес) была у личинок *Bibio* sp. (145 ± 9 мг/м²), Elateridae (111 ± 24 мг/м²), Cantharidae (110 ± 25 мг/м²) и Carabidae (97 ± 22 мг/м²).

Структура трофических ниш была сходна с таковой в других районах исследований (рис. 1В). В группу хищников 2-го порядка, имеющих наиболее высокие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, вошли герпетобионтные пауки из семейств Hahniidae, Lycosidae (3 вида), Gnaphosidae (2 вида), землянки *P. ferrugineum* и личинки ктырей. Группу хищников 1-го порядка, достоверно отличающуюся от предыдущей по изотопному составу углерода и азота (MANOVA: $F_{2,242} = 84$, $p < 0,001$), составили три вида жужелиц, пять видов проволочников, два вида пауков-крабов, косянки *L. curtipes*. Трофическая ниша личинок бекасниц была очень близка в данном локалитете и в Полистовском заповеднике. Низкие величины $\Delta^{13}\text{C}$ (менее 2,5%) и $\Delta^{15}\text{N}$ (менее 3%) личинок *Amara communis* и *Cantharis livida* свидетельствуют о выраженной трофической связи этих беспозвоночных с тканями растений или с фитофагами.

Более высокие, чем у почвенных сапрофагов (*D. rubidus* и Enchytraeidae), средние значения $\Delta^{15}\text{N}$ личинок Sciaridae ($3,8 \pm 0,2\%$) и Bibionidae ($3,7 \pm 0,1\%$) могут быть связаны со значительной долей почвенного детрита и микоризных грибов в их рационе. Среди геобионтных личинок долгоносиков *Otiorhynchus* sp. имели очень высокие величины $\Delta^{15}\text{N}$ (4-5%) и достаточно низкие (около 2%) средние значения $\Delta^{13}\text{C}$, что, видимо, обусловлено питанием микоризными окончаниями еловых корней. Изотопный состав личинок *Phyllobius* sp. (Curculionidae) свидетельствует о преобладании отмерших растительных тканей в их рационе.

Согласно данным изотопного анализа, структура трофических ниш сообщества почвенных беспозвоночных была сходной во всех исследованных модельных лесных экосистемах, имевших значительные различия растительного и почвенного покрова. На всех модельных участках были выявлены две группы хищных беспозвоночных. Хищники 2-го порядка, крупные герпетобионтные пауки, питаются не только почвенными сапрофагами, но

и другими хищниками, а также некрофагами. Однако геобионтные представители этой группы (землянки, некоторые пауки-пигмеи) значительную часть энергии получают за счет питания почвенными коллемболами, ткани которых обогащены ^{15}N (Семенова 2010). Специализированные коллемболофаги имеют низкие относительно прочих хищников величины $\Delta^{15}\text{N}$, так как ткани их основных жертв, атмобионтных коллембол, обеднены ^{15}N по сравнению с прочими сапрофагами.

Среди подстилочных сапрофагов выявлено разделение трофических ниш. Ряд видов первичных разрушителей опада: три вида кивсяков, личинки Sciaridae и Bibionidae – получают значительную часть энергии за счет потребления почвенного органического вещества, а диплоподы *O. sabulosus* и все изученные виды подстилочных коллембол могут быть трофически связаны с почвенными водорослями.

Таким образом, исследованы трофические связи почвенных беспозвоночных (как сапрофагов, так и хищников) с широким кругом базовых пищевых ресурсов. Разные группы беспозвоночных внутри каждого трофического уровня имеют различные комбинации вклада каждого из ресурсов в энергетический баланс, что, вероятно, служит одним из факторов, обуславливающих высокое видовое разнообразие в детритных пищевых сетях.

Разделение трофических ниш ключевых таксономических групп хищных почвенных беспозвоночных. Во всех исследованных сообществах в составе «изотопных» трофических групп хищников 1-го и 2-го порядков наблюдалось высокое видовое разнообразие: в каждом биотопе от 3 до 20 видов хищников имели сходный изотопный состав углерода и азота (рис. 1). Однако изотопный состав представителей 12 наиболее массовых семейств почвенных хищников достаточно сильно различался (рис. 2А). Наименьшие средние величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ были у жужелиц и личинок мягкотелок, наибольшие средние величины $\Delta^{15}\text{N}$ – у крупных пауков из семейств Lycosidae и Gnaphosidae, наибольшие средние величины $\Delta^{13}\text{C}$ (4‰) – у личинок Rhagionidae. Величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ представителей остальных массовых семейств варьировали в пределах от 2 до 3 и от 6 до 7,5‰, соответственно.

Среди потенциальных жертв хищников можно выделить три основные трофические группы беспозвоночных, различающихся по средним величинам $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (рис. 2А): (1) почвенные сапрофаги ($\Delta^{13}\text{C} = 3,0\text{‰}$; $\Delta^{15}\text{N} = 2,8\text{‰}$); (2) почвенные хищники ($\Delta^{13}\text{C} = 2,5\text{‰}$; $\Delta^{15}\text{N} = 5,8\text{‰}$), (3) фитофаги ($\Delta^{13}\text{C} = -0,2\text{‰}$; $\Delta^{15}\text{N} = 2,4\text{‰}$).

Так как изотопный состав углерода и азота объектов различался между группами, возможно оценить долю каждой из трех групп в рационе 12 семейств хищников. Соответствующий расчет в программе IsoSource показал, что не менее 40% энергии хищники из большинства изученных семейств (кроме представителей Gnaphosidae) получают за счет питания сапрофагами (рис. 2Б). Наиболее тесную трофическую связь с сапрофагами (в том числе населяющими минеральные горизонты почвы) имеют представители четырех семейств: Geophilidae, Lithobiidae, личинки Elateridae и Rhagionidae. Более половины (64%) рациона крупных пауков из семейств Lycosidae и Gnaphosidae составляли другие хищные беспозвоночные, средняя доля почвенных сапрофагов и фитофагов не превышала соответственно 36% и 18%. Согласно результатам расчетов, в рационе имаго жуков-стафилинов и личинок Asilidae все три типа жертв присутствовали в сходном соотношении (30–40%). До половины рациона представителей четырех семейств почвенных хищников (Cantharidae, Thomisidae, Linyphiidae, Carabidae) составляют фитофаги (или ткани растений). Так как изотопный состав углерода фитофагов и живых растений сходен, в рамках

использованного подхода невозможно разделить эти типы пищевых субстратов. Результаты расчетов согласуются с данными ряда лабораторных экспериментов (Thiele 1977, Hengeveld 1980, Nentwig 1986, Samu et al. 1999, Hladilek 2008).

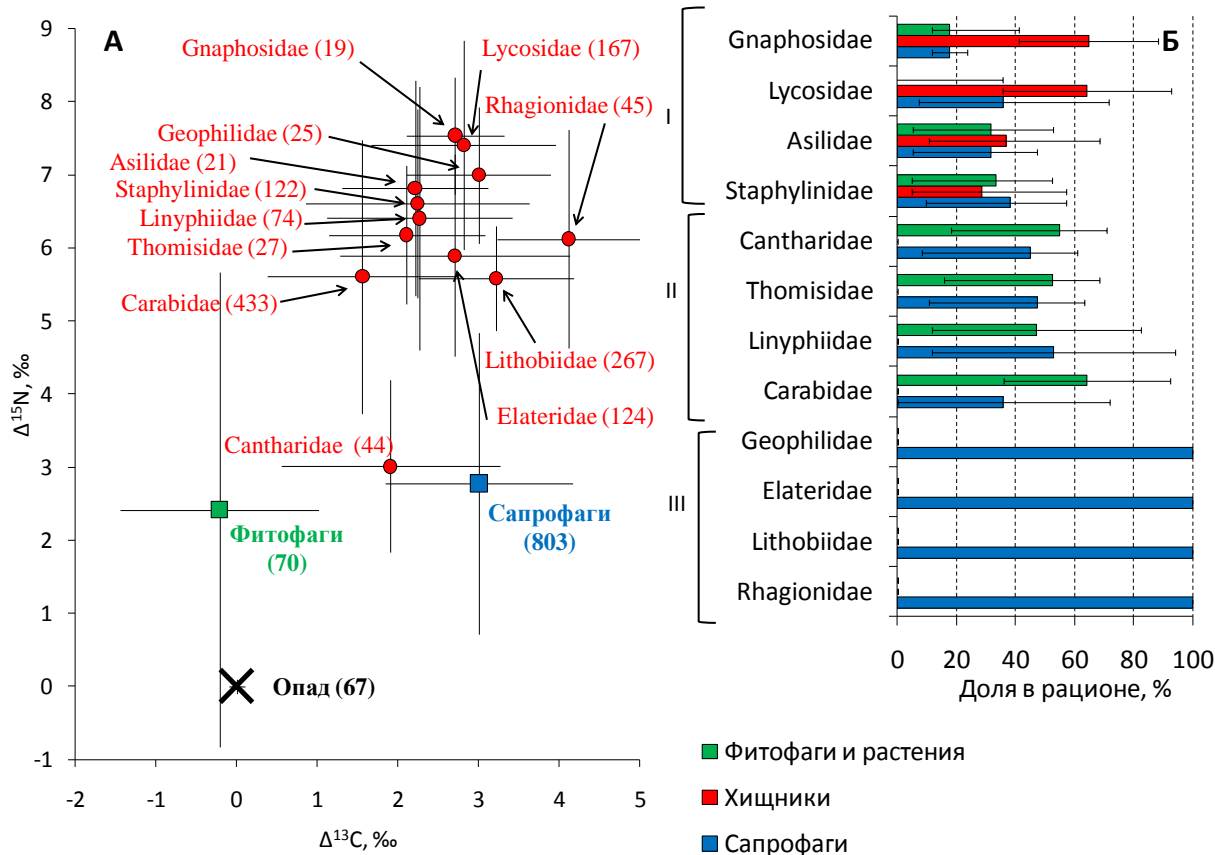


Рисунок 2. (А) Нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) хищных беспозвоночных 12 массовых семейств и двух типов их потенциальных жертв (объединенные данные исследований в трех экосистемах). (Б) Расчетная доля каждого из трех потенциальных типов жертв в рационе хищников из массовых семейств. «Усами» на рисунке А обозначено стандартное отклонение, на рисунке Б – 95% доверительный интервал. На рис. Б: I – Хищники–генералисты, II – хищники, питающиеся сапрофагами и фитофагами (и/или растениями), III – хищники, питающиеся сапрофагами.

На основании полученных оценок рационов представителей изученных семейств хищных беспозвоночных можно разделить на три трофические гильдии. (1) Хищники-полифаги, регулярно питающиеся другими хищниками: Lycosidae, Gnaphosidae, Staphylinidae и Asilidae. (2) Хищники, трофически связанные с сапрофагами, фитофагами и/или растениями: Cantharidae и Linyphiidae, Thomisidae и Carabidae. (3) Хищники, полностью или преимущественно связанные с сапрофагами: Lithobiidae, Geophilidae, Elateridae и Rhagionidae. Хищные беспозвоночные из выделенных гильдий значительно различаются по своему рациону.

Различия пространственной организации трофических ниш хищников и сапрофагов.

Частичная пространственная изоляция и разнообразие абиотических условий в почвенных локусах выступает одним из ключевых факторов, определяющих формирование и поддержание «избыточного» разнообразия почвенных сообществ (Wardle 2002). Несмотря на значительные различия биологии отдельных видов, в целом подвижность хищных

подстилочных беспозвоночных (жужелицы, косянки, пауки) существенно выше, чем сапрофагов и микробофагов (нематоды, энхитреиды, типулиды, дождевые черви). Можно полагать, что степень пространственной изоляции энергетических потоков отличается на разных уровнях пищевой пирамиды: сапрофаги и микробофаги осваивают преимущественно локальные ресурсы (в масштабе сантиметров и первых метров), в то время как хищники интегрируют энергетические потоки с существенно большей площади (в масштабе от метров до десятков и более метров).

Мы исследовали этот вопрос на примере почвенного населения трех участков смешанного леса, расположенных в 500 м друг от друга (Окский заповедник) и трех близкорасположенных (60 м) участков смешанного леса (Полистовский заповедник). В силу разницы состава растительности, топографии и эдафических условий изотопный состав ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) почвы и опада на площадках статистически значимо различался. Это дало возможность оценить степень трофической связи беспозвоночных с локальными базовыми ресурсами. В соответствии с изложенными выше представлениями, в Окском заповеднике (удаленные друг от друга участки) изотопный состав сапротрофных и хищных беспозвоночных значительно различался в соответствии с различиями изотопного состава опада (рис. 3А), что свидетельствует об изоляции пищевых цепей отдельных участков.

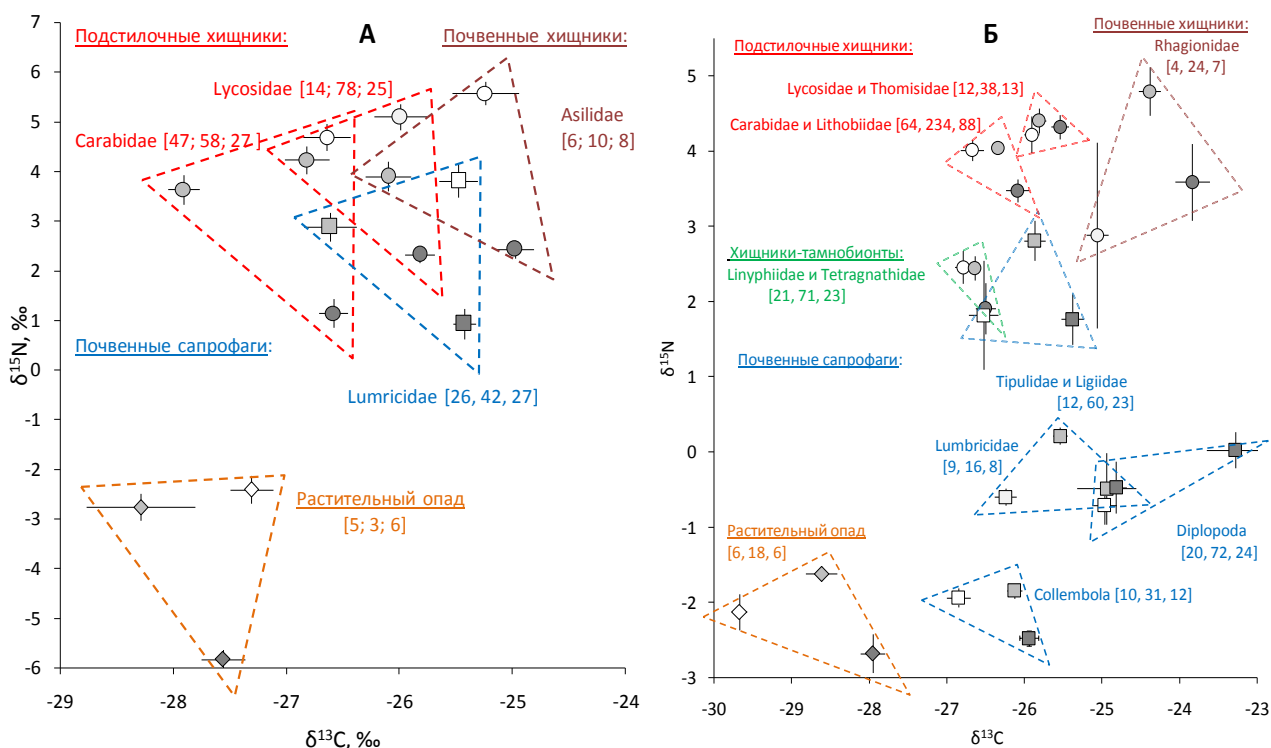


Рисунок 3. Изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, средние значения $\pm\text{SE}$) растительного опада и ключевых групп почвенных беспозвоночных, собранных в (А) трех удаленных друг от друга (расстояние >500 м) лесных биотопах Окского заповедника и (Б) в трех близкорасположенных (расстояние ~ 60 м) лесных биотопах Полистовского заповедника. Образцы, собранные в одном биотопе, помечены маркерами одинакового цвета. Образцы, относящиеся к одной систематической или экологической группе, ограничены треугольниками. В квадратных скобках указано число проанализированных экземпляров, собранных в биотопе №1, №2 и №3 соответственно. Круги - хищники, квадраты – сапрофаги, ромбы – опад.

На близкорасположенных площадках (Полистовский заповедник) изотопный состав сапрофагов (дождевых червей, коллембол, личинок Tipulidae и др.) и геобионтных хищников (личинки Rhagionidae) близко соответствовал изотопному составу локального опада (с учетом трофического фракционирования) и значительно различался на разных площадках (рис. 3Б). Напротив, величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ подвижных подстилочных хищников (жужелицы, пауки, костянки) были очень близки на разных площадках (рис. 3Б). Следовательно, на уровне этой экологической группы трофической изоляции локальных пищевых цепей не наблюдалось. Таким образом, подвижные подстилочные хищники осуществляют не только регуляцию обилия консументов низших порядков, но и интегрируют локальные трофические сети, поддерживая функциональное единство детритного блока в пределах биотопа (или соседствующих биотопов).

ГЛАВА 4. ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА В ДЕТРИТНЫЕ ПИЩЕВЫЕ СЕТИ

Оценка роли валежа ели сибирской (*Picea obovata*) в энергетике почвенных беспозвоночных. В высокотравном пихто-ельнике на территории Печоро-Ильчского заповедника были исследованы таксономический состав и численность почвенной мезофауны в восьми валежинах ели сибирской (*Picea obovata*). В каждой валежине были выделены два слоя. Верхний слой (В) состоял из сосудистых растений, мха и листовного опада. Срединный слой (С) состоял из разлагавшейся разными группами грибов древесины: С_к («бурый», или деструктивный, тип разложения древесины) и С_б («белый», или коррозионный, тип). Кроме того, было исследовано обилие мезофауны в участках верхнего слоя почвы (П), расположенных непосредственно под валежиной.

Численность почвенной мезофауны в колодах сильной степени деструкции (260 ± 19 экз./м²) была достоверно выше, чем в почве под валежом (101 ± 18 экз./м²) и в подстилке и почве на участках без валежа (112 ± 12 экз./м²). В разлагающейся древесине были обильны пять видов дождевых червей, в то время как в почве они встречались единично. Численность проволочников была выше в валеже (35 ± 12 экз./м², из них на *D. marginatus* пришлось 31 ± 8 экз./м²), чем на участках без валежа (14 ± 4 экз./м²), при этом вне валежа было отмечено больше видов (3 и 6 соответственно). Значительно различался таксономический состав личинок двукрылых. Согласно данным многомерного шкалирования и дискриминантного анализа, ненарушенные участки почвы достоверно отличались по обилию и видовому составу мезофауны от микроместообитаний, сформированных крупным валежом: подстилки на колоде, собственно древесины и почвы под ней (рис. 4А).

Древесина ($\Delta^{13}\text{C}=4\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}= -2,5\text{‰}$), а также мицелий и плодовые тела базидиомицетов ($\Delta^{13}\text{C}=5-9\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}= -1 - 2\text{‰}$) значительно отличались по изотопному составу от опада, что дало возможность оценить степень трофической связи почвенных сапрофагов, собранных в валеже (рис. 4Б), с этими источниками энергии. Величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ были сходны у дождевых червей *D. octaedra*, собранных в древесине ($\Delta^{13}\text{C}=3,9 \pm 0,3\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=1,5 \pm 0,4\text{‰}$) и эпигейных Lumbricidae ($2,7 \pm 0,1\text{‰}$; $2,0 \pm 0,1\text{‰}$). У проволочников *D. marginatus*, напротив, величины $\Delta^{13}\text{C}$ достоверно различались (тест Манна-Уитни, $U = 30$, $Z = 3,3$, $p < 0,001$) у экземпляров, собранных в разлагающейся древесине ($\Delta^{13}\text{C}=5,8 \pm 0,5\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=5,0 \pm 0,4\text{‰}$) и в лесной подстилке ($\Delta^{13}\text{C}=2,6 \pm 0,3\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=5,4 \pm 0,3\text{‰}$). Выявленные различия изотопного состава *D. marginatus* позволяют заключить, что представители этого вида, обитавшие в валеже, значительную долю углерода и азота получали от дроворазрушающих базидиомицетов. Среди остальных почвенных беспозвоночных,

собранных в валеже (дождевых червей и коллембол из трех семейств), не обнаружено групп, трофически зависимых от базидиомицетов (то есть имеющих сходные с этими грибами величины $\Delta^{13}\text{C}$ и более высокие величины $\Delta^{15}\text{N}$). Изотопный состав сапрофагов, червей и коллембол из семейств Hypogastruridae и Entomobryidae свидетельствует о значительной доле древесины (или заселяющих древесину сапротрофных микроорганизмов) в их рационе.

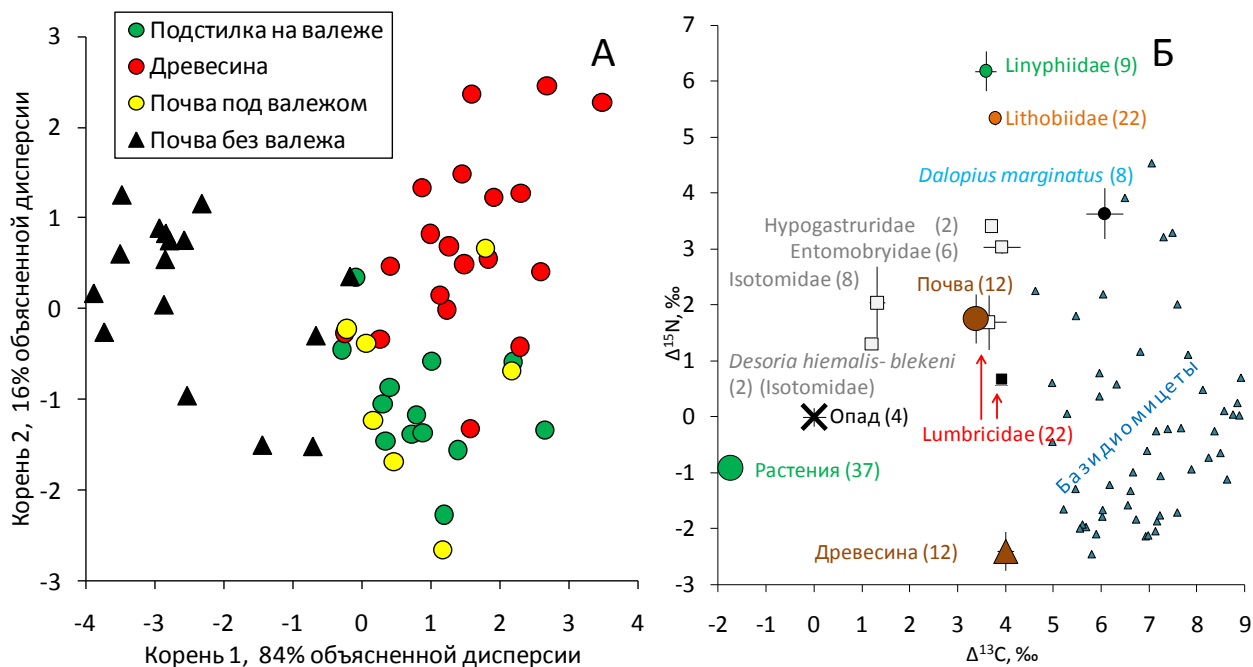


Рисунок 4. (А) Ординация сообществ беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) участков без валежа и трех типов микроместообитаний, сформированных валежом. Каждая точка отражает одну пробу. (Б) Нормированный по опад изотопный состав беспозвоночных, собранных в валеже. Образцы из слоя В обозначены зеленым цветом, из слоев С_к – черным, и С_б – красным, из нескольких слоев – белым. В скобках указан размер выборки.

Таким образом, крупный валеж сильной степени деструкции в бореальных лесах служит одним из центров видового разнообразия и обилия ряда групп почвенных беспозвоночных, прежде всего дождевых червей, проволочников и личинок двукрылых. Благодаря значительному запасу энергетических ресурсов, сконцентрированных в древесине, а также более благоприятному гидротермическому режиму, в валеже и почве под ним численность почвенной мезофауны более чем в три раза выше, чем в участках почвы без валежа. Несмотря на то, что древесина сильной степени деструкции пронизана гифами дроворазрушающих базидиомицетов, большинство почвенных сапрофагов, обитающих в валеже, питается иными группами сапротрофной микрофлоры, а значительное присутствие в рационе базидиомицетов выявлено только для проволочников *D. marginatus*.

Оценка роли наземных водорослей в энергетике подстилочных беспозвоночных (полевой эксперимент). Степень освещенности (которая, как мы полагаем, определяла степень развития низших растений) не оказывала заметного влияния на численность беспозвоночных в экспериментальных мезокосмах (рис. 5А,Б). Доступность опада для проникновения микоризных грибов достоверно увеличивала обилие коллембол ($H_{1,20}=4,8$, $p=0,028$) и мезофауны ($H_{1,20}=8,5$, $p=0,004$). Наибольшая численность крупных почвенных

беспозвоночных была в мезокосмах (M+C+). Коллемболы были наиболее обильны в мезокосмах (M+C-). Выявленные различия обилия беспозвоночных могут быть связаны с эмиграцией части населения из приподнятых над землей M- мезокосмов.

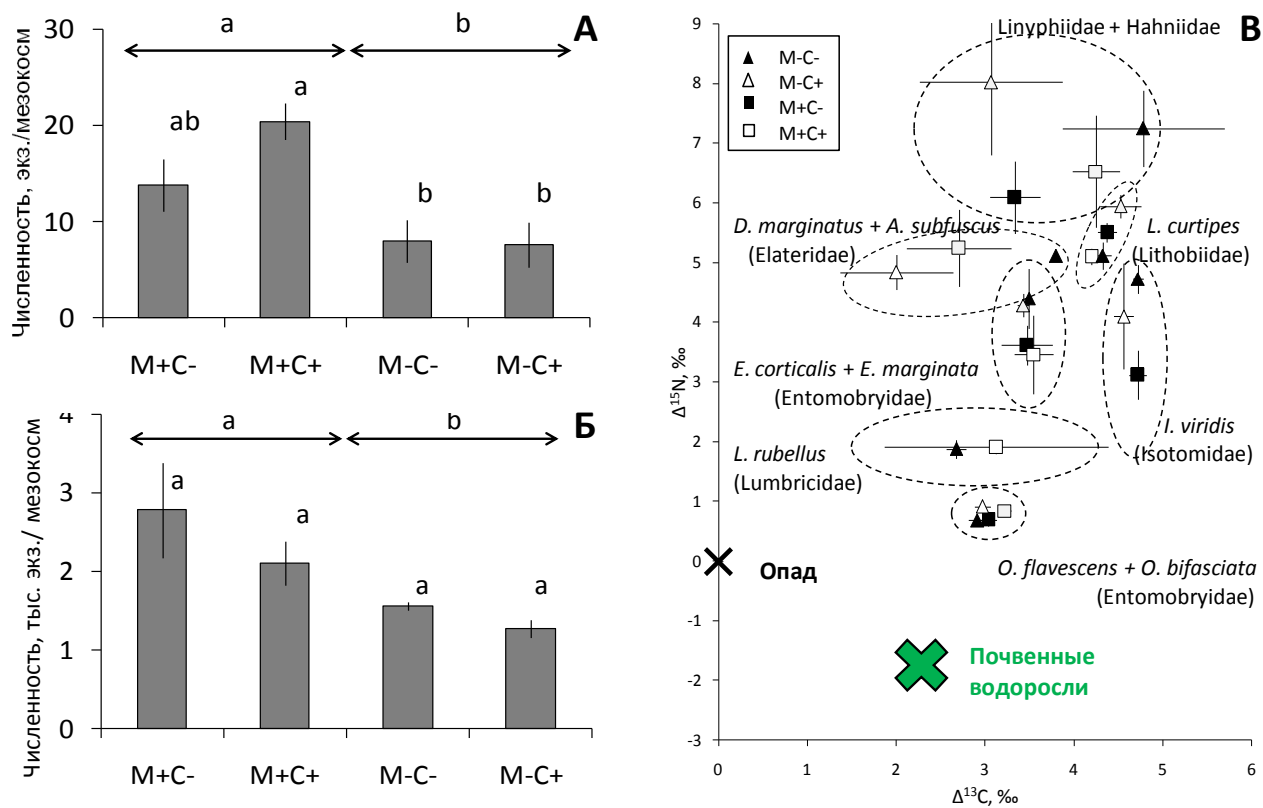


Рисунок 5. Численность мезофауны (А) и коллембол (Б) и нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) ряда таксономических групп почвенных беспозвоночных (В) в мезокосмах с четырьмя типами условий. Разными буквами на рисунках (А) и (Б) обозначены достоверные различия между группами (тест Краскела-Уоллиса, $p < 0,05$). Приблизительное положение почвенных водорослей на рисунке (В) показано по данным Hoering 1957, Hietz et al. 1999, Scheu and Folger 2004, Zechmeister et al. 2008.

Общая структура трофических ниш почвенных беспозвоночных в экспериментальных мезокосмах была сходной с таковой в других районах исследований. Изотопный состав углерода и азота всех исследованных таксономических групп почвенных беспозвоночных (рис. 5В) не испытывал достоверного влияния степени освещенности или доступа микоризных грибов в мезокосмы. Таким образом, затемнение мезокосмов не отразилось ни на численности, ни на трофической структуре, ни на изотопном составе модельных групп почвенных беспозвоночных. Это предполагает незначительную роль почвенных водорослей в энергетике модельных групп почвенных беспозвоночных.

Оценка роли ризодепозитов ели европейской (*Picea abies*) в энергетике почвенных беспозвоночных (полевой эксперимент). Уже на первый день после внесения метки величины $\delta^{13}\text{C}$ в хвое увеличились в среднем на 175% по сравнению с естественным уровнем, и в течение последующих семи дней величина $\delta^{13}\text{C}$ в хвое понизилась до среднего уровня $12,4 \pm 1,2\%$. В тонкие корни пул ^{13}C дошел на третий день, величина пика составила $25,1 \pm 10,2\%$. Повышенное содержание ^{13}C в гифах почвенных грибов было впервые зафиксировано на третий день. В среднем величина $\delta^{13}\text{C}$ грибов составила $-15,1 \pm 4,2\%$.

Изотопный состав углерода в опаде и в почве, отобранной под модельными деревьями, не изменился даже через 200 дней после внесения метки.

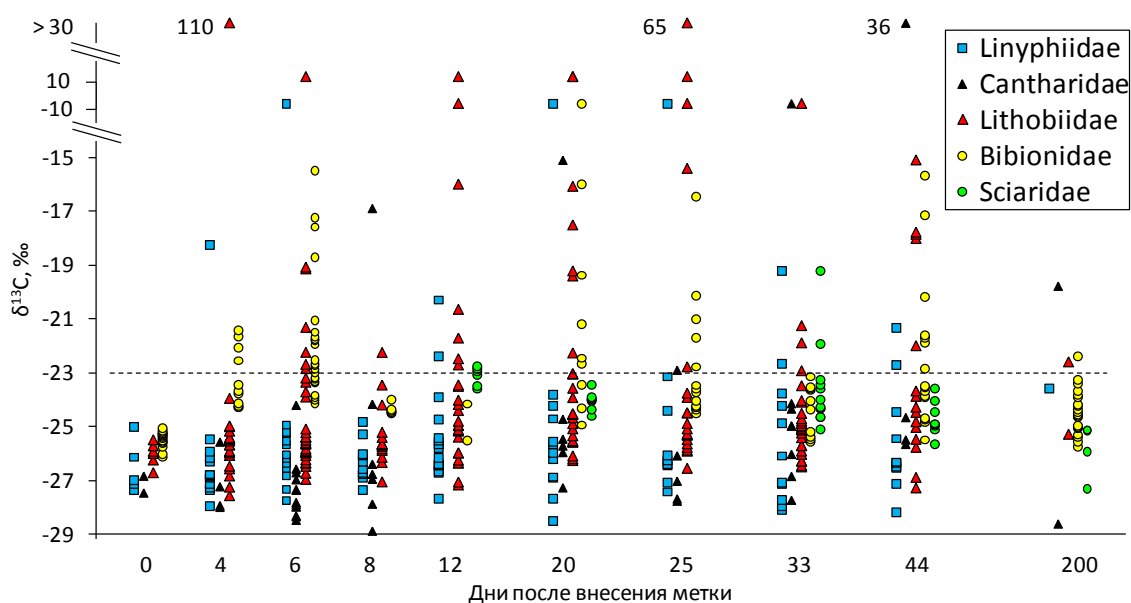


Рисунок 6. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) почвенных беспозвоночных из пяти семейств, собранных в ходе полевого эксперимента. Пунктирной линией указан уровень, превышение которого рассматривалось как свидетельство наличия «корневого углерода» в тканях. «0 день»: изотопный состав беспозвоночных перед внесением в систему $^{13}\text{CO}_2$.

Таблица 1. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^2$) и изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) доминирующих таксонов почвенных беспозвоночных, и количество усвоенного ими ^{13}C ($\text{мкг}/\text{м}^2$)

	Семейство	Вид	Биомасса	n	n с меткой	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Усвоение ^{13}C
						контроль	с меткой		
Хищники	Cantharidae	<i>Cantharis livida</i>	26±11	9	1	-26,6±0,3	-15,1	1,2±0,3	17±1
	Cantharidae	<i>Cantharis pellucida</i>	70±16	38	4	-26,8±0,2	-18,3±1,9	0,4±0,1	34±8
	Cantharidae	<i>Rhagonycha</i> sp.	0,1±0,1	3	1	-24,8±0,7	36,0	2,3±0,5	0,6±0,1
	Carabidae	<i>Amara brunnea</i>	19±5	32	5	-27,8±0,1	20,1±42,5	0,4±0,2	55±49
	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	23±6	10	1	-26,6±0,4	14,2	2,9±0,3	55±1
	Geophilidae	<i>Strigamia pusilla</i>	14±6	14	1	-26,1±0,2	-22,9	4,3±0,1	2,5±0,1
	Hahniidae	<i>Hahnia ononidum</i>	0,6±0,3	8	1	-25,6±0,4	-21,3	3,4±0,2	0,1±0,1
	Linyphiidae	<i>Centromerus brevivulvatus</i>	0,3±0,1	8	3	-24,8±0,6	-18,3±3,2	4,1±0,4	0,1±0,1
	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>	0,1±0,1	2	1	-24,7	-22,6	4,2±0,1	0,01±0,01
	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	79±17	195	38	-25,4	-10,4±4,2	3,1±0,1	65±18
	Raphidiidae	<i>Raphidia</i> sp.	2±1	6	1	-27,4±0,4	-23,8	3,0±0,5	0,5±0,1
	Staphylinidae	Staphylinidae	26±5	28	7	-27,3±0,2	3,2±13,5	6,2±0,1	44±19
	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp.	0,7±0,3	6	1	-27,1±0,4	-18,4	3,1±0,4	0,3±0,1
Thomisidae	<i>Xysticus</i> sp.	3±2	3	1	-26,4±1,3	-24,4	2,7±0,4	0,3±0,2	
Сапрофаги	Bibionidae	<i>Bibio</i> sp.	145±9	140	45	-24,4±0,1	-19,8±0,5	1,3±0,1	31±4
	Blatellidae	<i>Ectobius sylvestris</i>	9±5	3	2	-27,6	123,6±97,2	-1,4±0,2	76±49
	Diplopoda	<i>Leptoiulus proximus</i>	2±1	5	1	-25,3±0,3	-13,0	-2,1±0,2	1,2±0,1
	Sciaridae	Sciaridae	8±3	40	15	-24,7±0,2	-22,9±0,2	1,4±0,1	0,7±0,1

Поступление метки в ткани почвенных животных происходило крайне неравномерно (рис. 6). Это делает невозможным подсчет «среднего обогащения» тяжелым углеродом тканей животных; вместо этого ниже рассматривается частота встречаемости изотопной

метки ($\delta^{13}\text{C} > -23\text{‰}$) у представителей ключевых таксонов. Изотопная метка была обнаружена на третий день эксперимента у сапрофагов (десяти личинок *Bibio* sp. и таракана *E. sylvestris*), и на четвертый день у хищников (паука-пигмея, косянки и личинки жуужелицы). За весь период сборов среди хищников помеченными оказались 75 из 539 особей (13,9%), среди сапрофагов – 69 из 427 (16,2%), среди подстилочных фитофагов и почвенных ризофагов (97 экземпляров) метки обнаружено не было. У подстилочных коллембол из семейства Sminthuridae было помечено 18% образцов ($n = 11$), у почвенных Onychiuridae – 23% ($n = 30$). Наиболее часто изотопная метка встречалась среди представителей семейств Bibionidae, Lithobiidae, Linyphiidae, Cantharidae и Sciaridae (рис. 6). Частота обнаружения помеченных почвенных беспозвоночных и интенсивность метки не имели выраженной временной динамики.

Наличие информации об общем содержании углерода в тканях, изменении доли атомов ^{13}C , а также биомассе (сухой вес) исследованных почвенных беспозвоночных позволяют рассчитать, какое количество внесенного ^{13}C было ими усвоено. Результаты расчетов для всех таксонов, имевших помеченные экземпляры, приведены в таблице 1. Общее количество усвоенного ^{13}C составило 383 ± 149 мкг/м², при этом на долю хищников пришлось 219 ± 95 , на долю сапрофагов 164 ± 53 мкг/м². Среди хищников наибольшее количество метки было ассимилировано косянками (65 ± 18 мкг/м²), среди сапрофагов – тараканами (76 ± 49 мкг/м²) и личинками комаров-толстоножек (31 ± 4 мкг/м²).

Таким образом, свежезафиксированный углерод растений представляет собой важный источник энергии для представителей многих таксонов почвенных беспозвоночных. Основным каналом поступления метки в детритные пищевые сети, по-видимому, выступают гифы грибов. Широкое распространение метки среди нескольких групп хищных почвенных беспозвоночных связано, по всей видимости, с наличием в их пище жертв, питающихся непосредственно микоризными грибами, например, почвенных коллембол.

Заключение

Несмотря на более чем столетнюю историю изучения, многие вопросы функционирования детритных пищевых сетей остаются дискуссионными. Это вызвано значительным видовым разнообразием педобионтов и сложной пространственной структурой среды их обитания. Свойства почвы определяют невозможность непосредственных наблюдений и затрудняют воспроизведение экологических взаимодействий в условиях лабораторного эксперимента. Проведенные нами полевые исследования и эксперименты с использованием изотопного анализа позволили получить новые данные для реконструкции структуры детритных пищевых сетей.

Согласно результатам наших исследований, изотопный состав углерода и азота беспозвоночных всех трофических уровней был в значительной степени детерминирован изотопным составом локального растительного (листового) опада. Такая закономерность подтверждает первостепенную важность растительного опада в качестве ключевого источника энергии и азота в детритных пищевых сетях. Однако устойчивые различия величин $\delta^{13}\text{C}$ почвенных сапрофагов и растительного опада свидетельствует о важной роли микроорганизмов, выступающих посредниками при усвоении опада сапрофагами.

Ряд других источников энергии также вносит вклад в энергетику определенных функциональных групп почвенной мезофауны. Стабилизированное органическое вещество почвы, обогащенное ^{13}C и ^{15}N по сравнению с опадом, осваивается (при посредстве микроорганизмов) популяциями геобионтных сапрофагов (энхитреид, дождевых червей,

почвенных коллембол) и питающихся ими хищников (личинки бекасниц и ктырей), что подтверждается их изотопным составом. Органические вещества, поставляемые в почву живыми корнями древесных растений, потребляются широким кругом таксонов почвенной мезофауны, относящихся к разным трофическим уровням. Углерод, содержащийся в валеже сильной степени деструкции, утилизируется почвенными сапрофагами опосредованно, путем питания сапротрофной микрофлорой, разлагающей древесину. Однако специализированные древоразрушающие базидиомицеты, вероятно, достаточно хорошо защищены от микофагии, и активно потребляются только личинками шелкоунов. Микоризные грибы, подобно древоразрушающим базидиомицетам, также имеют значительные энергетические ресурсы, которые могут вкладываться в защиту от микофагов. Возможно, именно с этим связано практически полное отсутствие (исключение: некоторые личинки Curculionidae) в лесных экосистемах почвенных сапрофагов, имеющих сходный с микоризными грибами изотопный состав, т.е. специализирующихся на питании микоризными грибами. Напротив, большинство беспозвоночных по изотопному составу углерода ближе к сапротрофным грибам, имеющих относительно слабый защитный аппарат. Несмотря на выгодное для потенциальных консументов соотношение C:N в клетках почвенных водорослей, нами не было обнаружено заметного вклада этих организмов в энергетику модельных групп почвенной мезофауны.

Выявленное наличие тесных трофических связей крупных почвенных беспозвоночных с несколькими независимыми источниками энергии, значительно различающимися мощностью, динамикой поступления и скоростью утилизации, может быть важным фактором, стабилизирующим детритную пищевую сеть и обеспечивающим высокий уровень таксономического и функционального разнообразия входящих в нее организмов. Компартиментализация локальных пищевых цепей, обусловленная микромозаичной организацией лесных экосистем и низкой подвижностью большинства почвенных сапрофагов, также может вносить вклад в поддержание видового разнообразия почвенной мезофауны. Однако локальные пищевые цепи не полностью изолированы; их связывают подвижные подстилочные хищники. Кроме того, некоторые из этих хищников, питаясь фитофагами, интегрируют пастбищные и детритные пищевые цепи. Такая трофическая структура обеспечивает разнообразие сообщества на локальном (микростациональном) уровне, и одновременно – функциональное единство на более высоком (стациональном, биотопическом) уровне организации детритной пищевой сети в лесных экосистемах умеренного климатического пояса.

ВЫВОДЫ

1. По данным изотопного анализа, структура трофических ниш в сообществе почвенных беспозвоночных детритного блока в бореальных и гемибореальных лесах весьма однородна и мало зависит от локальных условий.
2. Хищных беспозвоночных можно разделить на три трофические гильдии: (1) хищники, потребляющие преимущественно сапрофагов (в эту группу входят Lithobiidae, Geophilidae, Elateridae и Rhagionidae); (2) хищники, трофически связанные с сапрофагами, фитофагами и/или растениями (Cantharidae, Linyphiidae, Thomisidae и Carabidae); (3) хищники-полифаги, в рацион которых входят сапрофаги, фитофаги и хищники (Lycosidae, Gnaphosidae, Staphylinidae и Asilidae).

3. Подвижные подстилочные хищники из семейств Carabidae, Lithobiidae, Lycosidae, Thomisidae связывают локальные пищевые цепи, поддерживая функциональное единство детритных сетей в пределах биотопа (или соседствующих биотопов).
4. В условиях средней тайги численность почвенной мезофауны в валеже значительно выше, чем в почве. Однако доминирующие в древесине сильной степени деструкции специализированные базидиомицеты не служат пищевым ресурсом для большинства почвенных сапрофагов, за исключением личинок жуков-щелкунов.
5. По данным полевого эксперимента, почвенные водоросли не играют значительной роли в энергетике почвенных беспозвоночных (коллембол, проволочников, косянок).
6. Органические вещества, поставляемые в почву живыми корнями древесных растений, играют заметную роль в энергетике почвенной мезофауны. Внесенная в крону ели ^{13}C - CO_2 метка уже через 3-4 дня была обнаружена в тканях почвенных сапрофагов и хищников. Тесная трофическая связь с корнями выявлена у личинок мух-толстоножек (*Bibio* sp., метка обнаружена у 32% особей), косянок (*Lithobius curtipes*, 19%), личинок жужелиц (*Amara brunnea*, 16%) и имаго жуков-стафилинид (25% особей).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах

1. **Гончаров А.А.**, Кузнецов А.И., Дьяков Л.М., Тиунов А.В. Трофические связи почвенных членистоногих с водными экосистемами в Окском заповеднике (по данным изотопного анализа) // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 333-340.
2. **Гончаров А.А.**, Тиунов А.В. Трофические цепи в почве // Журнал Общей Биологии. 2013. Т.74, №6. С. 450-462.
3. **Гончаров А.А.**, Храмова Е.В., Тиунов А.В. Микростациональные различия трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных в лесах Печоро-Илычского заповедника // Почвоведение. 2014. №5. С. 571-579.

Материалы и тезисы конференций

4. **Гончаров А.А.** Изучение таксоценоза жужелиц Окского заповедника по данным изотопного анализа // Тезисы докладов XVII конференции "Ломоносов". Москва, 12-15 апреля 2010. С. 121.
5. **Гончаров А.А.** Трофическая структура комплекса хищников - полифагов в биотопах разной степени увлажнённости (по данным изотопного анализа) // Материалы IV Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола, 22-26 сентября 2010. С. 351-353.
6. **Гончаров А.А.** Изучение латеральных связей между болотной и лесной экосистемами с помощью метода стабильных изотопов // Тезисы докладов XVIII конференции "Ломоносов". Москва, 11 – 15 апреля 2011. С. 115.
7. **Гончаров А.А.** Особенности изотопного состава ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) жужелиц (Carabidae) // Тезисы докладов 15 Международной школы-конференции молодых ученых «Биология – наука 21 века». Пущино, 18-22 апреля 2011. С. 262.
8. **Гончаров А.А.**, Храмова Е.Ю. Структурно-функциональная организация сообщества почвенных беспозвоночных в трех автоморфных типах леса Печоро-Илычского заповедника // Материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2-6 апреля 2012. с. 120-123.

9. **Гончаров А.А.** Пространственное разделение трофических ниш у наземных хищных беспозвоночных // Тезисы докладов XIX конференции "Ломоносов". Москва, 9-13 апреля 2012. С. 113.
10. **Гончаров А.А.** Спектр питания трёх видов дождевых червей (Lumbricidae) по данным масс-спектрометрического анализа // Тезисы докладов 16 Международной школы-конференции молодых ученых «Биология – наука 21 века». Пущино, 16-21 апреля 2012. С. 352.
11. **Goncharov A.A., Tiunov A.V.** Species composition and trophic structure of soil invertebrates inhabiting coarse woody debris in an old-growth forest // XVI International Colloquium on Soil Zoology. Coimbra, Portugal, 6 – 10 August 2012. P. 127.
12. **Gongalsky K.B., Tiunov A.V., Goncharov A.A., Korobushkin D.I.** Stable isotope (^{13}C and ^{15}N) composition of tissues and organs of soil living macroinvertebrates // XVI International Colloquium on Soil Zoology. Coimbra, Portugal, 06-10 August 2012. P. 140.
13. **Гончаров А.А.** Изучение типа питания жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) методом масс-спектрометрического анализа // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа-1 сентября 2012. С. 112.
14. **Гончаров А.А.** Сравнение размера трофических ниш сапрофагов и хищников в детритных пищевых сетях // Тезисы докладов XX конференции "Ломоносов". Москва, 8-13 апреля 2013. С. 119.
15. **Гончаров А.А.** Изучение трофической структуры беспозвоночных-сапроксилофагов в бореальном и тропическом лесах // Материалы докладов II Всероссийской молодежной научной конференции «Молодежь и наука на севере». Сыктывкар, 22-26 апреля 2013. С. 29-30.
16. **Гончаров А.А., Цуриков С.М., Потапов А.М., Тиунов А.В.** Оценка вклада корневых выделений растений в энергетику сообщества лесных почвенных беспозвоночных с применением изотопной метки (^{13}C) // Тезисы докладов VI Международной конференции молодых ученых „Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция”. Одесса, Украина, 13-17 мая 2013. С. 88.
17. **Гончаров А.А.** Распределение беспозвоночных в еловых валежинах сильной степени деструкции в высокотравных лесах Печоро-Илычского заповедника // Сборник материалов первой Всероссийской школы-конференции по лесной экологии. Томск, 25-30 августа 2013. С. 48-50.
18. **Tiunov A.V., Goncharov A.A., Korobushkin D.I.** Short-distance aquatic subsidy and spatial compartmentalization of soil food webs: isotopic evidence // The 43rd Annual Meeting of the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland. Potsdam, Germany, 9-13 September 2013. P. 407-408.
19. **Makarov K.V., Matalin A.V., Goncharov A.A., Tiunov A.V.** Influence of diet composition on the dynamics of stable isotopes in different tissues of ground beetles // XVIth European Carabidologists Meeting: Carabids and man – Can we live with(out) each other? Book of Abstracts with Conference Programme. Prague, Czech Republic, 22-27 September 2013. P. 44.
20. **Гончаров А.А.** Разделение трофических ниш ключевых таксономических групп хищных почвенных беспозвоночных // Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. Москва, 23-25 апреля 2014. С. 52-53.