

На правах рукописи

КОРОБУШКИН Даниил Игоревич

**РОЛЬ ВОДНОЙ СУБСИДИИ В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ БАЛАНСЕ И
ФОРМИРОВАНИИ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

**Специальность – 03.02.08 – Экология
(биологические науки)**

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2016

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

Научный руководитель: **Тиунов Алексей Владимирович**

доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Маталин Андрей Владимирович**

доктор биологических наук,
директор УНЦ экологии и биоразнообразия
ФГБОУ «Московский педагогический
государственный университет»

Кудрин Алексей Александрович

кандидат биологических наук, научный сотрудник
ФГБУН Институт биологии Коми научного центра
УрО РАН, отдел экологии животных, лаборатория
наземных и почвенных беспозвоночных

Ведущая организация:

ФГБОУ ВО Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова (Биологический
факультет)

Защита состоится 16.02.2016 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук, на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33 и на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН по адресу www.sevin.ru.

Автореферат разослан 15.01.2016 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета
кандидат биологических наук

Кацман Елена Александровна

Общая характеристика работы

Актуальность исследований

Исследование функциональных связей между живыми организмами и косными компонентами биогеоценозов обычно ведутся в пределах более или менее естественно выделенных биотопов или экосистем. Однако экосистемы не изолированы друг от друга; они связаны потоками энергии, биогенных элементов, живых организмов (Tansley 1935, Polis et al. 2004, Hoekman et al. 2012, Seifert and Scheu 2012). Детритные (почвенные) пищевые сети базируются преимущественно на первичной продукции, формируемой растениями в пределах экосистемы (Paetzold et al. 2008). Тем не менее, привнос вещества и энергии из соседних биотопов может существенно повлиять на структуру и динамику детритных пищевых сетей (Gratton et al. 2008). Поступление аллохтонного вещества и энергии (\approx углерода) в локальную пищевую сеть часто обозначается термином «субсидия» (Odum et al. 1979, Polis et al. 1996).

Хорошо известно влияние водных объектов на формирование климата, рельефа, геохимического круговорота целого ряда элементов (Na, S, Cl, K, I и др.) наземных биогеоценозов (Качур 1973, Перельман 1999, Михайлов и др. 2005, Добровольский 2008). В свою очередь, энергетический баланс водных сообществ часто основан на привнесённом с суши органическом веществе (Cole et al. 2002, 2006, Nakano et al. 1999, Baxter et al. 2005). Значительно хуже изучено влияние поступающего из водоемов органического вещества на наземные экосистемы и, в частности, на сообщества почвенных животных.

Из пресных водоемов в наземные экосистемы органическое вещество поступает в виде наилка и растительных остатков в результате сезонных затоплений прибрежной зоны, действия ветра и колебаний уровня воды (Polis et al. 1997, Перевощиков 2006). Привнос вещества из морских экосистем обусловлен волновой активностью и приливно-отливными явлениями. В итоге на супралиторалях морей образуются скопления (до 2000 кг/м побережья*год) органического вещества (Кузнецов 1960). Поступающее на побережья водоемов аллохтонное вещество может служить источником пищи для прибрежных и наземных сапрофагов (например, мокриц, двукрылых, бокоплавов, моллюсков), которые, в свою очередь, являются пищевым ресурсом для почвенных и наземных хищных беспозвоночных (Anderson and Polis 1998, Colombini et al. 2011).

Важным агентом обмена веществом и энергией между экосистемами служат амфибиотические насекомые, личинки которых преобладают в составе сообществ макрозообентоса большинства водоемов умеренной зоны, а также развиваются в выбросах органики на побережьях морей (Polis and Hurd 1995, Batzer and Wissinger 1996, Wissinger 1999, Демина и др. 2013). После вылета имаго насекомые переносят накопленное в воде вещество и энергию в наземные экосистемы (Сазонова 1970, Ballinger and Lake 2006, Попова и Харитонов 2012, Демина 2013).

Площадь, занимаемая прибрежными экосистемами, очень велика (только на территории России протекает более 2,8 млн. рек, а суммарная протяженность береговой линии морей составляет около 61 тыс. км) (Государственный доклад... 2010), однако степень влияния аллохтонного вещества и энергии на функционирование сообществ наземной макрофауны (= мезофауна по Гилярову 1941) прибрежных экосистем изучена слабо. Большая часть опубликованных работ, посвященных влиянию «водной субсидии» на наземных беспозвоночных и

позвоночных животных, рассматривает воздействие аллохтонных ресурсов на отдельные группы животных (в основном хищников) (например, Polis et al. 1997, Collier et al. 2002, Sanzone et al. 2003, Marczak and Richardson 2007), но не на почвенные сообщества в целом.

Исследование экологической значимости латеральных связей между водными и наземными экосистемами требует количественной оценки мощности водной субсидии. Такая оценка может быть проведена с использованием методов изотопного анализа углерода (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, обычно выражается относительной величиной $\delta^{13}\text{C}$). Морские экосистемы существенно обогащены ^{13}C по сравнению с наземными (Хёфс 1983), а органическое вещество пресных водоемов, особенно эвтрофных, часто обеднено ^{13}C по сравнению с органическим веществом суши (France and Schlaepfer 2000). Таким образом, изотопный состав углерода удобен для идентификации водной субсидии, поступающей в наземные пищевые сети. Изотопный состав азота (соотношение $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$, выражается величиной $\delta^{15}\text{N}$) для этих целей менее пригоден, однако он позволяет определить позицию животного в трофической цепи (Peterson and Fry 1987, Post 2002), что помогает идентифицировать различия в освоении водной субсидии представителями различных функциональных групп организмов. Оценка экологической значимости водной субсидии требует, очевидно, параллельного исследования функциональной структуры сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах и на приводораздельных участках, в условиях отсутствия существенного поступления ресурсов из водоемов.

Цель работы

Оценить вклад углерода, поступающего из водных экосистем, в энергетический баланс педобионтов в прибрежных биотопах и влияние водной субсидии на формирование функциональной и таксономической структуры почвенного населения.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Исследовать изотопный состав азота и углерода наземных и водных беспозвоночных и их основных ресурсов в парах модельных (водных и прибрежных) экосистем. Определить типичный изотопный состав углерода и азота почвенных беспозвоночных (макрофауна) в условиях отсутствия водной субсидии.
2. На основании данных об изотопном составе углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) оценить роль водной субсидии в энергетическом балансе основных трофических групп и доминирующих видов почвенных беспозвоночных в прибрежных биотопах модельных экосистем.
3. Провести сравнительный анализ структуры почвенного населения (макрофауна) на ландшафтной катене – от водораздела до водоема; выявить пути поступления аллохтонного углерода в локальные пищевые сети и его влияние на структуру населения педобионтов прибрежных биотопов.
4. Определить зону влияния водной субсидии на наземные сообщества почвенных беспозвоночных

Научная новизна работы

Произведена количественная оценка функциональной значимости водной субсидии для организации сообщества педобионтов в ряде модельных прибрежных биотопов. Впервые рассчитана доля пищевых ресурсов, происходящих из водоемов, в питании массовых видов почвенных макробеспозвоночных прибрежных лесных экосистем Европейской части России. Установлено, что в прибрежных экосистемах с

относительно бедными органическим веществом почвами пища ресурсы водного происхождения осваиваются всеми видами хищных беспозвоночных. Выявлено, что наземные сапротрофные беспозвоночные играют важную роль в интеграции водной субсидии в наземные пищевые сети. Установлено, что поступление водной субсидии может оказывать влияние на структуру сообщества крупных почвенных животных. Обозначена пространственная зона влияния водной субсидии на наземные пищевые сети.

На основании собственных и литературных данных вычислены типичные диапазоны величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенной макрофауны в лесах умеренного климатического пояса северного полушария; эти данные широко применимы для любых экологических исследований с использованием изотопного анализа.

Теоретическое и практическое значение работы

Результаты работы позволяют уточнить и расширить представления о пространственных связях между водными и наземными экосистемами; об интенсивности притока аллохтонного вещества водного происхождения в наземные пищевые сети, и о роли водной субсидии в формировании структуры почвенного населения прибрежных биотопов. Полученные выводы необходимы при разработке систем рационального использования и воспроизводства природных ресурсов. Наше исследование позволило очертить зону наибольшего воздействия водной субсидии на наземные экосистемы, что важно для оценки и устранения последствий экологических катастроф, а также предотвращения переноса загрязняющих веществ из водных объектов на сушу.

Результаты работы были использованы при выполнении Государственного контракта «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем», реализованного 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. Изотопный состав углерода и азота почвенных беспозвоночных лесов умеренного пояса в приводораздельных условиях попадает в ограниченное поле значений, отклонение от которого может служить индикатором поступления аллохтонных ресурсов (в том числе водной субсидии) в локальные пищевые сети.
2. Активными акцепторами водной субсидии являются беспозвоночные-сапрофаги, разлагающие поступающие на берег органические выбросы, хищники-гигрофилы и пауки, специализирующиеся на питании летающими насекомыми. Хищники-генералисты осваивают водную субсидию в меньшей степени, но поступление аллохтонных ресурсов может определять повышенную долю их численности и биомассы в составе почвенного населения прибрежных биотопов.
3. Значительное влияние водной субсидии (>20% «водного» углерода в тканях беспозвоночных) распространяется только на первые десятки метров от водоемов.

Апробация работы

Основные материалы диссертации были представлены на Второй Всероссийской конференции «Биогеография почв», посвященной 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д.А. Криволуцкого (Москва, 2009); 12-м симпозиуме по биологии почв Северной Европы (Тарту, Эстония, 2009); 2-й Полевой школе по

почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (Пенза, 2011); 20-й Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2012); 16-м Международном коллоквиуме по почвенной зоологии (Коимбра, Португалия, 2012); 17-й международной Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология-наука XXI века» (Пущино, 2013); 3-й Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2013); 3-й Полевой школе по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых (Архангельск, 2013); 43-м ежегодном совещании Экологического сообщества Германии, Австрии и Швейцарии (Потсдам, Германия, 2013); 1-й Всероссийской молодежной школе-конференции «Современные концепции и методы лесной экологии» (Томск, 2013); 4-й молодежной школе конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2014), XVII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Сыктывкар, 2014), 1-й Всемирной конференции по биоразнообразию почв (Дижон, Франция, 2014).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 14 печатных работ, из них 3 в журналах, рекомендованных ВАК.

Объем и структура работы

Диссертация изложена на 200 страницах печатного текста, состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы (323 источника, из которых 182 на иностранных языках) и приложения; текст снабжен 12 таблицами и 78 иллюстрациями.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю А.В. Тиуну, а также К.Б. Гонгальскому, без участия и помощи которых работа не могла бы быть выполнена. Я благодарю В.П. Иванчева, М.Н. Кожина, Н.М. Коровчинского, А.А. Котова, Л.М. Мухаметова, А.С. Шаповалова за содействие в организации полевых работ; М.Н. Кожина – за определение сосудистых растений и водорослей; П.В.Матёкина и Ю.И. Кантора – за определение моллюсков; М.Г. Кривошеину – за помощь в определении личинок двукрылых; И.О. Камаева и А.В. Пономарева – за определение пауков и сенокосцев; А.И. Бастракова, А.А. Гончарова, А.А. Колесникову, В.Б. Семенова, Д.Н. Федоренко – за определение жесткокрылых и их личинок; М. Берга, И.И. Семенюк, И.Х. Туфа – за определение многоножек, А.А. Прокина – за определение водных насекомых и их личинок; А.А. Гончарова, А.С. Зайцева, А.Ю. Короткевич, А.А. Панченкова, А.М. Потапова, Р.А. Сайфутдинова, С.Э. Семенину, С.М. Цурикова, О.Л. Шиленкову – за помощь в обработке и сборе материала. Работа не была бы выполнена без всесторонней поддержки со стороны семьи и друзей.

На разных этапах работа была поддержана РФФИ (проекты №11-04-00948, 11-04-00245 и 14-04-01824), 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).

Содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

Дана общая характеристика наземных детритных пищевых сетей. Рассмотрены особенности таксономической, функциональной и пространственной структуры сообществ почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем пресных водоемов и морей. Описаны основные пути поступления органического вещества водного происхождения в наземные детритные пищевые сети. Проанализированы имеющиеся сведения о динамике, мощности и пространственной протяженности потоков аллохтонного вещества водного происхождения в наземные экосистемы в виде органических остатков, амфибиотических насекомых и других организмов.

Очерчен круг основных потребителей водной субсидии в наземных экосистемах. Рассмотрена гипотеза зависимости важности латеральных связей от продуктивности соседствующих водных и наземных систем. Рассмотрены результаты применения изотопного анализа для решения задач по выявлению латеральных связей между экосистемами, охарактеризованы основные принципы метода, отмечены его ограничения и недостатки.

Глава 2. Материал и методы

Сбор материала

Экосистемы без водной субсидии. В анализ вошли данные об изотопном составе почвенной макрофауны из пяти опубликованных работ (Halaj et al. 2005, Abd El-Wakeil 2009, Okuzaki et al. 2009, Pollierer et al. 2009 и Гончаров и др. 2011). Собственные данные об изотопном составе почвенных беспозвоночных в удаленных от водоемов местообитаниях собраны в 2008 г. на трех лесных модельных территориях: в Краснодарском крае, Белгородской и Калужской областях.

Прибрежные экосистемы. Для сбора материала применяли стандартные методы почвенно-зоологических исследований (Гиляров 1975) – отбор почвенных проб для количественных учетов почвенного населения и установку почвенных ловушек Барбера. В приморских экосистемах сбор проводили вручную на площадках 3х3 м (качественные пробы), при визуальном осмотре травяного яруса были отобраны тенетные пауки. Также произведен отбор коллембол (как одного из основных пищевых ресурсов хищных представителей макрофауны), водных беспозвоночных, амфибиотических насекомых, наземных и водных растений и растительных остатков, органического вещества почвы и донных отложений.

Материал собран в прибрежных экосистемах четырёх водных объектов – двух пресноводных водоёмов и двух морей.

1. Окский государственный природный биосферный заповедник (Рязанская область, 54°24`с.ш., 40°23`в.д.). Пробы были отобраны в мае-июне 2011 и 2012 гг. по двум трансектам от старицы реки Пры, на каждой из которых было заложено по 4 пробные площадки: на расстоянии 0,5, 5, 30 и 2000 м от уреза воды. Также были отобраны пробы в пределах березового леса (далее «березняк»), расположенного в заболоченной низине (500 м от старицы), заливаемой полыми водами во время весенних разливов реки Пры. Почвенные пробы (25х25 см) отбирали в 2012 г.: по 10 проб на пробных площадках у уреза воды (0,5 м), в 5 м и 30 м; в приводораздельном сосновом лесу (2000) и в заболоченной низине – по 5 проб. На каждой пробной площадке в 2011 и 2012 гг. было отработано по 100 ловушко-суток (далее л-с). В пойменных экосистемах произрастают дубовые леса с сосной и березой, в приводораздельных – сосновые леса, в пределах низины – березовые. В целом для

исследованной территории Мещерской низменности характерны бедные органическим веществом почвы, развивающиеся на песчаных отложениях (Заповедники 1983).

2. Гидробиологическая станция «Глубокое озеро» ИПЭЭ РАН (Московская область, 55°45'с.ш. и 36°31'в.д.). Сбор материала проводили в июне 2012 г. по двум трансектам от озера Глубокое, на каждой из которых было заложено по 3 пробные площадки: у уреза воды (0,5 м), в 5 м и 50 м от озера, в пределах каждой отобрано по 10 почвенных проб, отработано 100 л-с. Для территории характерны елово-березовые леса, произрастающие на торфяно-подзолистых оглеенных почвах.

3. Кандалакшский государственный природный заповедник (Мурманская область, 67°5'с.ш.; 32°45'в.д.). Качественные пробы были отобраны в июле-августе 2009 г. по двум трансектам от Белого моря: в 5 м (супралитораль), в 15 м, 50 м, 100 м и в 2 км от уреза. Для побережья характерны приморские луга, далее следует зона березово-сосновых, березово-еловых и елово-сосновых лесов. Для литорали и супралиторали характерны большие скопления водорослей, среди которых преобладали *Fucus vesiculosus*.

4. Утришская морская станция ИПЭЭ РАН (Краснодарский край, 44°42'с.ш., 37°28'в.д.). Материал был собран в июне 2009 г., методика отбора проб аналогична описанной для территории Кандалакшского заповедника. Для прибрежных экосистем Черного моря характерны голые галечниковые пляжи, а на небольшом удалении от воды – галечниковые пляжи с витексом священным и злаками, далее 50 м начинается зона пушистодубово-грабинниковых лесов.

В общей сложности собрано более 10000 особей макро-беспозвоночных, относящихся к 230 видам, 93 семействам. Для разделения макрофауны на экологические категории использовали литературные данные: для жуужелиц – Шарова 1981, Lindroth 1985, 1992, Koch 1989, Гусева 2014, пауков – Wiehle 1965, Тыщенко 1971, Schaefer 1972, Arndt et al. 2007, Lemke et al. 2014, Nentwig et al. 2015; личинок щелкунов – Долин 1978.

Изотопный анализ. Материал высушивали в течение 4-5 дней при температуре 50°C. У крупных беспозвоночных животных для анализа отбирали преимущественно мышцы тела и ноги. Животных небольших размеров анализировали целиком. Для измерения соотношения стабильных изотопов использовали масс-спектрометр Thermo Finnigan Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН, г. Москва. Для калибровки оборудования применяли стандарты МАГАТЭ USGS40 и USGS41, в качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид (C₈H₉NO). Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (‰). Аналитическая ошибка определения величины $\delta^{15}\text{N}$ не превышала 0,2‰, $\delta^{13}\text{C}$ – 0,15‰. В рамках настоящей работы проведен анализ 2712 проб беспозвоночных, опада, наземных и водных растений, почвы.

Статистическая обработка. Обилие почвенной макрофауны (численность, биомасса, динамическая плотность) в тексте приводится как среднее для каждой пробной площадки по трансекте (n=10), а также истинной повторности между двумя трансектами (n=2) ± стандартное отклонение (SD). Данные изотопного анализа и расчетные доли водного углерода в тканях – в виде средней между двумя трансектами в пределах одной пробной площадки ± стандартная ошибка среднего (SE). Статистическую обработку данных проводили в пакете STATISTICA 8.0 с помощью

дисперсионного анализа, непараметрических тестов, многомерного шкалирования, дискриминантного и канонического анализа. За уровень значимости принят $p < 0,05$.

В случаях статистически значимых отличий изотопного состава азота опада между биотопами, для сравнения величин $\delta^{15}\text{N}$ почвенных беспозвоночных была применена процедура нормализации по отношению к опаду: $\text{LC-}\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{животного}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{опада}}$ (Korobushkin et al. 2014).

Долю «водного» углерода в тканях наземных беспозвоночных оценивали по естественной разнице изотопного состава углерода тканей наземных беспозвоночных и представителей водных экосистем с использованием линейной модели смешивания (Тиунов, 2007): доля $V = (\delta^{13}\text{C}_{\text{животное}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{В}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Н}})$, где V представляет собой «водный углерод», $\delta^{13}\text{C}_{\text{В}}$ которого соответствует средней $\delta^{13}\text{C}$ водных беспозвоночных, а ресурс H – «наземный углерод», $\delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}$ которого равен средней $\delta^{13}\text{C}$ наземных животных соответствующего таксона (например, пауки или косянки) из наиболее удаленной от воды точки ($V = 0$).

Глава 3. Изотопная ниша (значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) почвенной макрофауны лесов умеренного климатического пояса в условиях отсутствия водной субсидии

На основании собственных и литературных данных выявлены средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенной макрофауны лесов умеренных широт, не подверженных влиянию водной субсидии (рис. 3.1). В 95% случаев изотопный состав углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) тканей беспозвоночных попадает в диапазон от -27,9 до -22,5‰. Изотопный состав азота опада и животных значительно варьировал между биотопами, однако при применении коррекции величин $\delta^{15}\text{N}$ макрофауны на $\delta^{15}\text{N}$ опада (LC- $\delta^{15}\text{N}$) дисперсия сокращалась. 95% скорректированных значений LC- $\delta^{15}\text{N}$ попадает в диапазон от 0,8 до 9,6‰.

Полученный результат позволяет принять данный диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в качестве типичного изотопного состава углерода и азота тканей почвенной макрофауны лесов умеренных широт в условиях отсутствия водной субсидии. Существенное отклонение от этих значений может служить индикатором поступления аллохтонного углерода и азота в локальные пищевые сети.

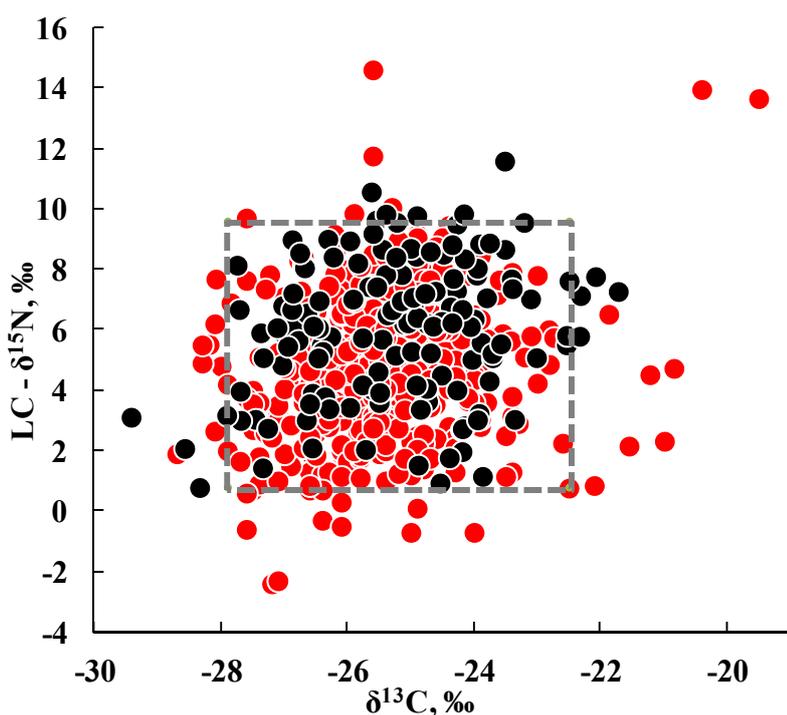


Рис. 3.1. Изотопная подпись макрофауны лесов умеренных широт, изотопный состав азота нормирован по опаду. Серыми символами отмечены данные из литературных источников, черными – собственные данные. Пунктирным прямоугольником ограничена область, включающая 95% всех точек.

Глава 4. Оценка влияния водной субсидии из пресных водоемов на формирование функциональной и таксономической структуры почвенного населения прибрежных биотопов

4.1 Окский заповедник

4.1.1. Почвенное население в градиенте удаления от старицы реки Пры

В пределах катены от приводораздельной до русловой части статистически значимо менялось как таксономическое разнообразие почвенной макрофауны (ANOVA: $F=21,1$, $p=0,002$), так и показатели ее численности ($F=9,3$, $p=0,016$) и динамической плотности ($F=8,9$, $p=0,017$). **Количество видов** всех таксономических групп беспозвоночных снижалось при удалении от водоема (у уреза воды было выявлено 84 таксонов разных порядков, в 5 м от уреза – 66, в 30 м и на приводораздельной площадке – по 56). По количеству учтенных видов преобладали представители хищных беспозвоночных, наибольшее разнообразие которых также было зарегистрировано у уреза воды.

Максимальная **численность** почвенной макрофауны (рис. 4.1 а) отмечена у уреза воды, далее она снижалась и вновь возрастала в приводораздельном сосновом лесу. Среди трофических групп (рис. 4.1 б) преобладали хищные беспозвоночные, максимум которых отмечен у уреза воды старицы (286 ± 28 экз./м², 87% общего обилия). Среди хищников наиболее многочисленны были пауки (до 31%), личинки (до 45%) и имаго жужелиц (>10%), стафилиниды (>22%). При удалении от водоема в сообществе почвенной макрофауны увеличивалась доля сапрофагов (навозники, тараканы, диплоподы) и фитофагов (долгоносики, шелкоуны, клопы). В наиболее удаленных от воды площадках относительная численность хищников не превышала 68%.

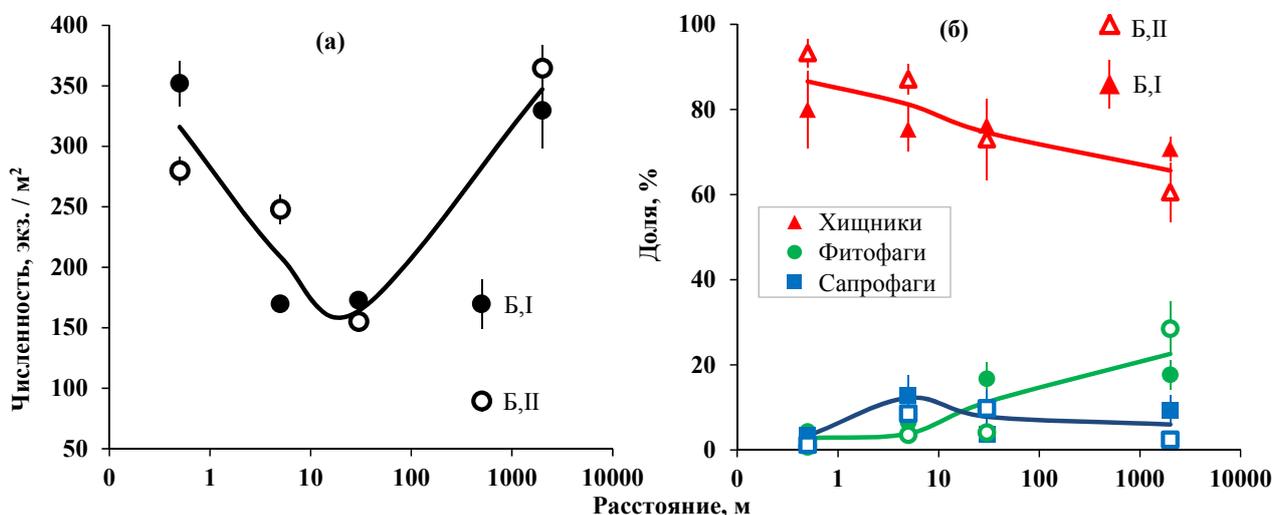


Рис. 4.1. Численность (а) и соотношение численности основных трофических групп (б) почвенной макрофауны в градиенте удаления от воды. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя. Отдельными точками показаны хищные беспозвоночные в заболоченном березняке (БI и БII – по трансектам I и II соответственно).

Суммарная **биомасса** почвенной макрофауны в градиенте удаления от водоема варьировала в пределах от 164 ± 12 мг/м² до 347 ± 25 мг/м², минимум был зафиксирован в 15 м от водоема. Наибольший вклад в общую биомассу вносили хищники (рис. 4.2 а), а именно проволочники (до 85% от общей биомассы), жужелицы (до 29%) и стафилиниды (до 10%). При удалении от водоема увеличивалась биомасса

сапрофагов и фитофагов. В приводораздельных условиях биомасса хищников составляла 60-65% от суммарной.

Наибольшая **динамическая плотность** герпетобионтных беспозвоночных (рис. 4.2 б) также была зафиксирована у уреза воды, затем резко снижалась. В пределах всех пробных площадок преобладали хищные беспозвоночные (у уреза воды доля хищников составляла 96-98%), а именно пауки (26-206 экз./100 л-с) и жужелицы (19-130 экз./100 л-с). Среди фитофагов превалировали долгоносики (до 25 экз./100 л-с) и шелкоуны (до 44 экз./100 л-с), а среди сапрофагов – навозники (до 14 экз./100 л-с) и тараканы (до 6 экз./100 л-с).

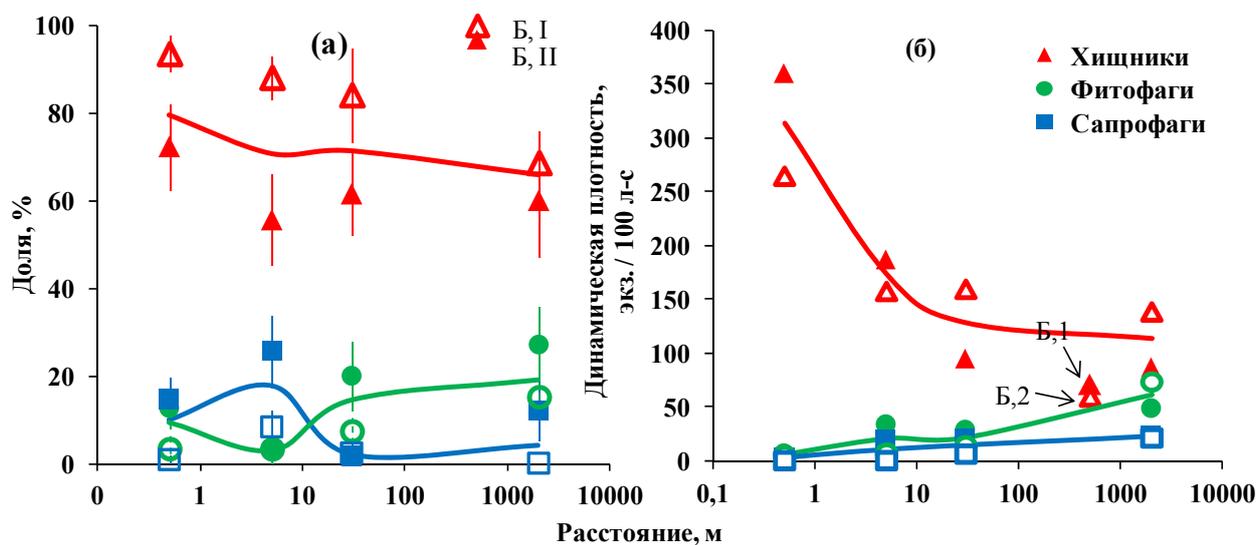


Рис. 4.2. Соотношение биомассы (а) и динамическая плотность (б) основных трофических групп почвенной макрофауны в градиенте удаления от воды. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя. Отдельными точками показаны хищные беспозвоночные в заболоченном березняке (Б I и Б II – по трансектам I и II соответственно).

В пределах пробных площадок в **заболоченном березовом лесу** макрофауна по данным количественных учетов была представлена 23 таксонами, численность в среднем составляла 130 ± 57 экз./м², биомасса – 508 ± 231 мг/м² динамическая плотность – 70 ± 5 экз./100 л-с. Среди трофических групп по обилию и видовому разнообразию преобладали хищники (93-98%): влаголюбивые виды жужелиц (*Platynus assimilis*, *Carabus granulatus*) и пауков (*Pirata hygrophilus*), а также личинки шелкоунов (*Athous niger*, *Selatosomus nigricornis*).

Таксономическая структура комплексов почвенных беспозвоночных резко различалась в приводных биотопах и на приводораздельном склоне ($Wilk's \lambda = 0,034$, $p < 0,0001$; рис. 4.3). На берегу старицы отмечена высокая численность и динамическая плотность влаголюбивых видов (например, *Porrhomma rugmaeum*, *P. hygrophilus*, *Badister unipustulatus*, *C. granulatus*, *Lathrobium punctatum*, *L. longulum*, *Platynus assimilis* и др.). С увеличением расстояния от водоема обилие гигрофильных видов в сообществах снижалось, увеличивалась доля видов, предпочитающих более дренированные местообитания (*C. arvensis*, *Gnaphosa bicolor*, *L. curtipes* и др.), тяготеющих к сосновым лесам (например, *Strophosoma capitatum*), а также к лесам с развитым моховым покровом (например, пауки *Hahnina sp.*, личинки *Athous subfuscus* и *Dalopius marginatus*). Заболоченный березняк наибольшее сходство по обилию и видовому составу почвенной макрофауны имел с точкой у уреза воды, что закономерно ввиду высокой влажности почвы.

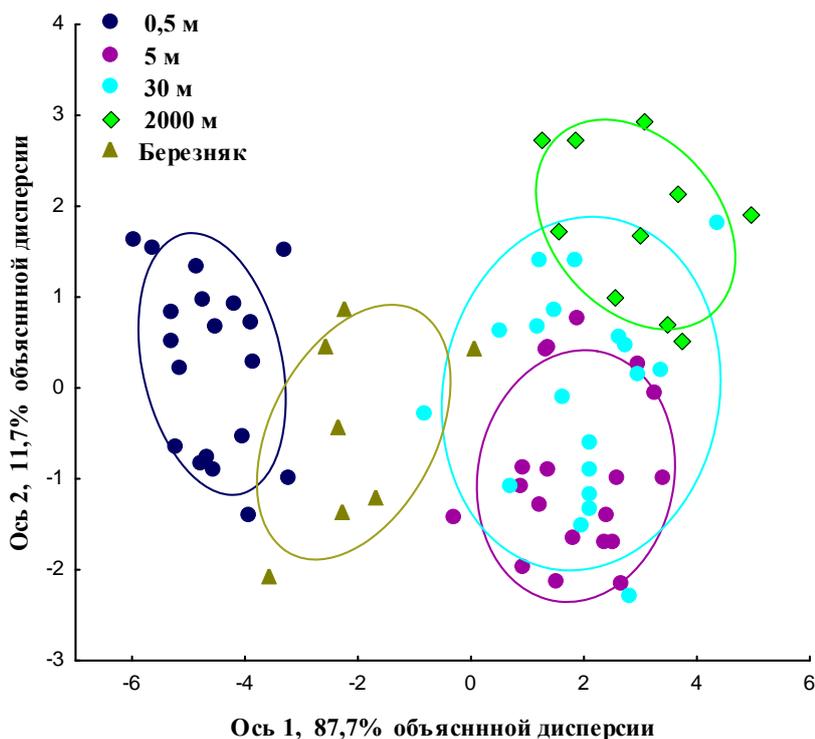


Рис. 4.3. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) пяти пробных площадок Окского заповедника. Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центра группы.

4.1.2. Оценка роли водной субсидии в энергетическом балансе сообществ почвенных беспозвоночных водоемов Окского заповедника (на основании данных об изотопном составе)

Изотопный состав углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) растительного опада и гумусового горизонта почвы не различался между площадками ($p > 0,3$), однако при продвижении вниз по катене содержание ^{15}N увеличивалось в гумусовом горизонте, опаде и тканях животных. Для сравнения изотопного состава азота тканей животных, отобранных в пределах разных пробных площадок, было проведено нормирование величин $\delta^{15}\text{N}$ тканей животных на $\delta^{15}\text{N}$ опада соответствующей пробной площадки (см. Главу 3).

Изотопный состав углерода водных беспозвоночных и амфибиотических насекомых (*Aedes sp.*, *Asellus aquaticus*, *Leucorrhinia sp.*, *Nepa cinerea* и др.) варьировал в пределах от $-32,2$ до $-27,6\text{‰}$, что существенно ниже, чем у большинства наземных беспозвоночных (рис. 4.4.). К обеднению ^{13}C органического вещества водоемов и населяющих их организмов приводит деструкция опада наземных растений, сопровождающаяся выделением обедненного ^{13}C CO_2 с дальнейшей фиксацией фитопланктоном (Finlay 2001), и процессы анаэробной микробной трансформации соединений углерода, включая метаногенез (France 1996, France and Schlaepfer 2000).

Величины $\delta^{13}\text{C}$ почвенных беспозвоночных увеличивались по мере удаления от водоема. Наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ зафиксированы в тканях всех трофических групп животных, отобранных у уреза воды, максимум – в пределах наиболее удаленной площадки. В приводном биотопе изотопная подпись 67,2% особей макробеспозвоночных попадала в диапазон типичных величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ тканей беспозвоночных животных из биотопов, не получающих водную субсидию (рис. 3.1, 4.4а). В пределах приводораздельного сосняка в этот диапазон попало 87,8% животных (рис. 3.1, 4.4в). Общий сдвиг величин $\delta^{13}\text{C}$ педобионтов в сторону обеднения ^{13}C указывает на значительную роль водной субсидии в их питании. Более того, у ряда видов почвенных животных изотопная подпись совпадала с таковой водных беспозвоночных (рис. 4.4а).

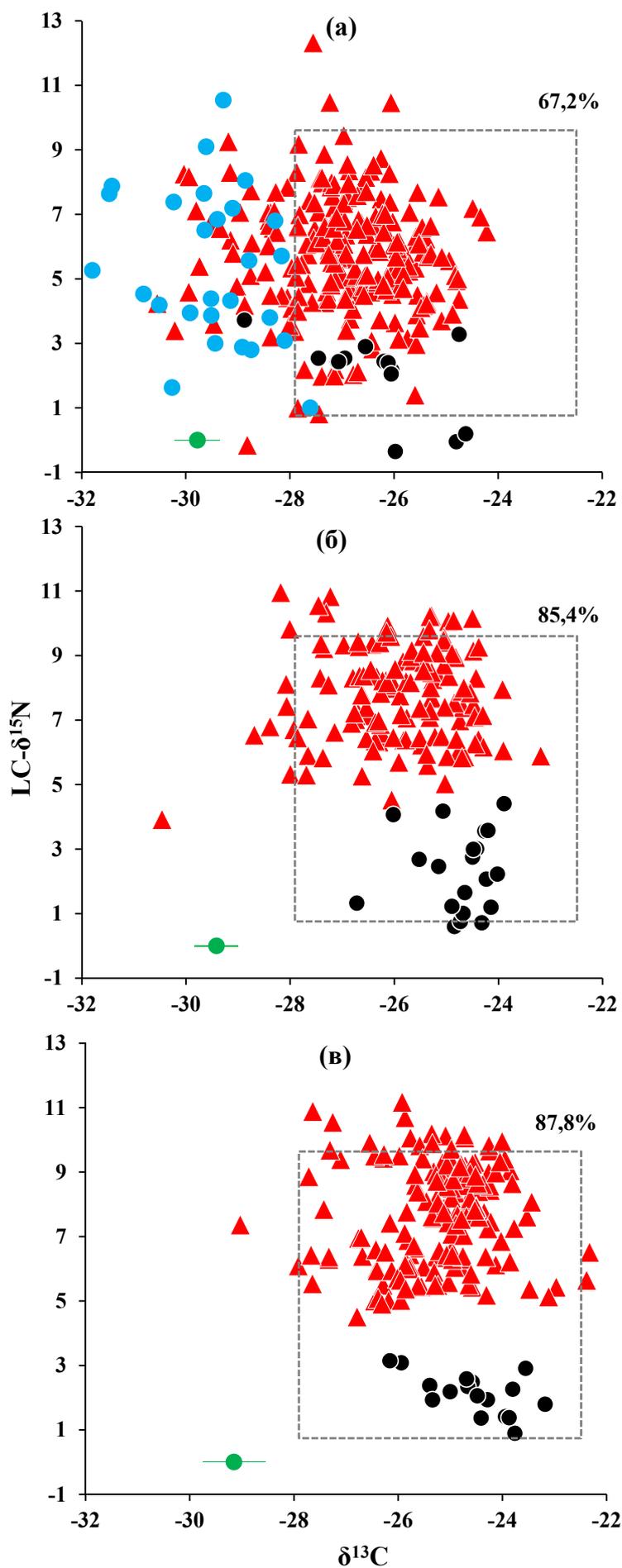


Рис. 4.4. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от старицы реки Пры.; а – площадка у уреза воды (0,5 м), б – 30 м, в – 2000 м. Красными символами обозначены хищные беспозвоночные, черными – сапрофаги, зелеными – опад, синими – водные беспозвоночные. Пунктиром обозначена область, охватывающая диапазон типичного изотопного состава тканей макробеспозвоночных лесов умеренного пояса (см. рис. 3.1). Проценты отражают совпадение изотопного состава макрофауны биотопа с диапазоном типичных величин.

Среди хищных беспозвоночных наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у околоводных и влаголюбивых видов (*Pirata hygrophilus*, *Pardosa prativaga*, *Oodes helopioides*, *Agonum fuliginosum*, *Badister unipustulatus*), наибольшие – у видов, предпочитающих более дренированные местообитания (*Alopecosa aculeata*, *Gnaphosa bicolor*, *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*), а также приуроченных к моховому покрову (*Panatomops mengei*, *Robertus lividus*, *Tapinocyba pallens*). Наименьшая разница $\delta^{13}\text{C}$ между пробными площадками была отмечена в тканях активных напочвенных хищников (например, пауков-волков), наибольшая – у менее подвижных почвенных хищников (например, личинок щелкунов и геофилид). Среди сапрофагов максимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ на всех площадках были характерны для двупарноногих многоножек (*Polyzonium germanicum*, *Rossiulus kessleri*).

На всех пробных площадках изотопный состав азота отражал трофический уровень почвенных беспозвоночных животных (рис. 4.4): максимальные значения $\delta^{15}\text{N}$ были характерны для хищников. Сапрофаги, в свою очередь, были в среднем обогащены ^{15}N относительно опада, но обеднены по отношению хищников.

В заболоченном березняке величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей почвенных хищников, макросапрофагов и коллембол статистически значимо не отличались от величин $\delta^{13}\text{C}$ соответствующих групп беспозвоночных, отобранных у уреза воды ($p>0,12$), но были достоверно ниже, чем у животных с остальных площадок ($p<0,05$). Как и в случае с площадкой у уреза воды, наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у наиболее влаголюбивых видов беспозвоночных, трофически связанных с водной средой (*Dolomedes fimbriatus*, *O. helopioides*, *P. assimilis*).

Общее содержание «водного» углерода в тканях хищников, макросапрофагов и коллембол было наибольшим на площадках у уреза воды (рис. 4.5 а) и статистически значимо убывало с расстоянием (ANOVA: $F=111$, $p<0,0001$, $F=27,7$, $p<0,0001$, $F=28,8$, $p<0,0001$ соответственно). Однако «скорость» уменьшения вклада водного углерода в питании различных функциональных групп отличалась. Высокое содержание водного углерода ($>20\%$) в тканях макросапрофагов и коллембол было отмечено только у уреза воды и в заболоченном березняке. У хищников заметный вклад водного углерода ($19\pm 2\%$) прослеживался и на расстоянии 30 м от водоема.

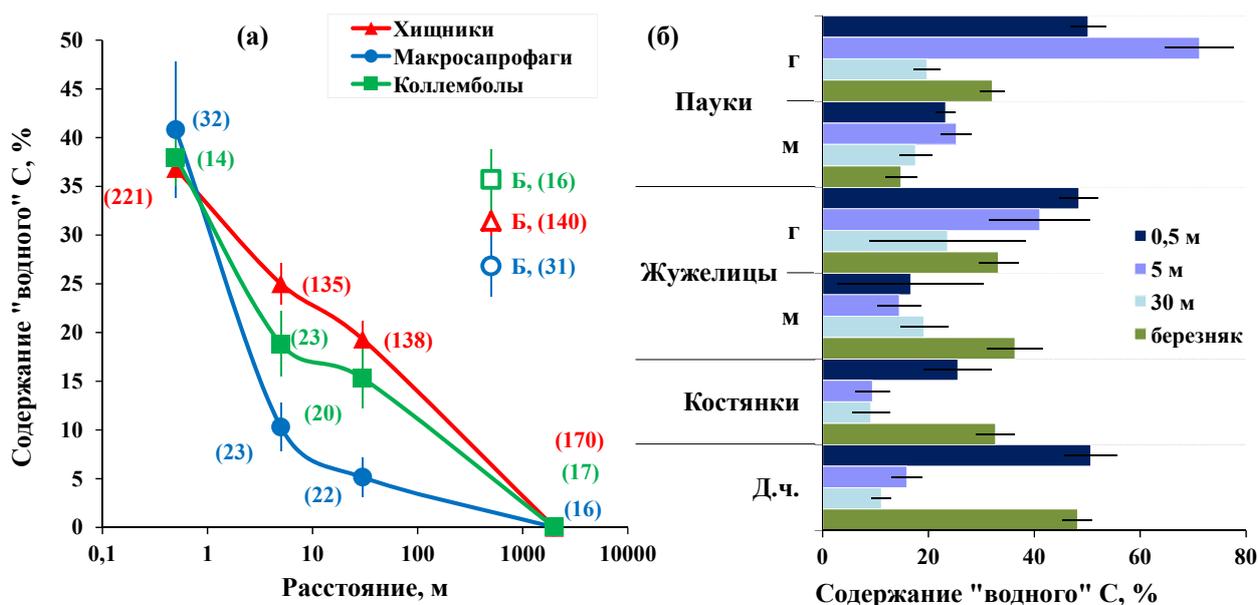


Рис. 4.5. (а) – содержание в тканях хищников, макросапрофагов и коллембол водного углерода ($\% \pm \text{SE}$) в градиенте удаления от старицы реки Пры (а) и в пределах заболоченного березняка. Полыми символами с литерой Б обозначены значения животных из березняка. В скобках указано количество проанализированных проб. (б) – расчетное содержание водного углерода в тканях основных групп почвенных беспозвоночных. д.ч. – дождевые черви; г – виды, предпочитающие влажные местообитания в пределах исследуемой территории, м – умеренно увлажненные и дренированные. Здесь и далее: при расчетах доли водного углерода принято, что она равна 0 на расстоянии 2000 м от водоема.

«Водная метка» была зафиксирована в тканях всех хищных представителей макрофауны (за исключением *Pterostichus niger*), включая даже обыкновенно трофически не связанных с водоемами видов (например, *Xysticus bifasciatus*, *X. luctator*) (рис. 4.5 б). Наибольшее содержание «водного» углерода было отмечено на побережье старицы в тканях гигрофильных видов жужелиц (*Oodes helopioides* – $79\pm 9\%$, *Badister unipustulatus* – $75\pm 12\%$, *Agonum fuliginosum* – $70\pm 9\%$) и пауков (*Pirata*

hygrophilus – 65±4%, *Pardosa prativaga* – 51±3%), многие представители которых специализируются на питании водной добычей. У активных герпетобионтных мезофильных и мезо-ксерофильных хищников величины были существенно ниже: например, максимальная доля водного углерода у мезофильных пауков *Pardosa lugubris* составляла 40±3% (5 м от старицы), у ксерофильных пауков *Gnaphosa bicolor* – 23±3% (5 м) и жуужелиц *Carabus arvensis* – 23±4% (0,5 м). Снижение доли водного углерода в тканях подвижных беспозвоночных хищников может быть связано с питанием в пределах нескольких биотопов, в том числе и удаленных от водоема (Гончаров и Тиунов 2013). В приводных биотопах пища, связанная с водной средой, составляла также существенную часть диеты почвообитающих и подстилочных хищников, в том числе проволочников *Athous niger* (55±8%) и *Ampedus balteatus* (45±8%).

Зона влияния водной субсидии на наземные детритные пищевые сети в пределах исследованной территории оказалась относительно невелика: она была значима только в пределах первых десятков метров от водоема (рис. 4.5). В отличие от предыдущих исследований (Henschel et al. 2001, Collier et al. 2002, Paetzold et al. 2005) мы показали, что значительная роль в распространении водной субсидии в наземные пищевые сети принадлежит наземным сапрофагам и микробофагам, которые осваивают околководный детрит и остатки водной растительности. Обильное поступление этих субстратов на сушу определяется регулярными весенними паводками, характерными для водоемов Мещерской низменности.

Высокая доля хищных беспозвоночных в составе почвенного населения прибрежных биотопов достигается, по-видимому, за счет обилия (или выскокой продукции) легкодоступной пищи в виде обитателей прибрежно-водных субстратов (например, личинок хирономид), имаго амфибиотических насекомых и верхнеподстилочных коллембол. С другой стороны, относительно низкое обилие макросапрофагов и фитофагов может быть результатом значительного давления хищников.

Падение обилия хищных беспозвоночных к 30 м от старицы может объясняться отсутствием вышеуказанных жертв. Поступление водного углерода в трофические сети удаленных участков обусловлено поеданием хищниками имаго амфибиотических насекомых, а также блуждающих хищников более низких порядков. Затрудняет привнос водной субсидии трудность поимки хищниками-стратобионтами летающих насекомых, а также игнорирование мертвой пищи некоторыми группами, например, пауками (Nyffeler et al. 1994).

Помимо трофической регуляции, на структуру населения почвенной макрофауны влияют градиенты абиотических факторов, хорошо выраженные в экосистемах Окского заповедника. С расстоянием от водоема увеличивается дренированность и влажность почвы, что может лимитировать обилие многих групп беспозвоночных уже в 30 м от старицы (Криволуцкий и Рубцова 1987, Конакова и Колесникова 2011). С другой стороны, избыточное увлажнение непосредственно у уреза воды, а также паводковые явления ограничивают распространение многих эврибионтных и обильных в пределах изучаемой территории видов, например, косянок *Lithobius curtipes* (Фарзалиева и Есюнин 2011, 2014).

4.2 Гидробиологическая станция «Озеро Глубокое»

4.2.1. Почвенное население в градиенте удаления от озера Глубокого

Прибрежные экосистемы озера Глубокого характеризуются единством почвенно-растительных, микроклиматических и гидрологических условий. Это, по-видимому, определяло общее сходство структуры почвенного населения между пробными площадками, расположенными на разном расстоянии от водоема. **Количество зарегистрированных видов** беспозвоночных статистически значимо не менялось от площадки к площадке ($F=0,17$, $p=0,97$), всего в ходе исследований было обнаружено 141 вид крупных почвенных беспозвоночных животных.

Статистически значимых изменений в распределении численности почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера (рис. 4.6 а) отмечено не было (ANOVA: $F=1,13$, $p=0,33$). Среди сапрофагов и почвенной макрофауны в целом наиболее многочисленны на всех пробных площадках были дождевые черви (до 41% от суммарной численности), среди хищных беспозвоночных – пауки (13-33%) и губоногие многоножки (4-21%); жужелицы были сравнительно малочисленны (не более 2,4%).

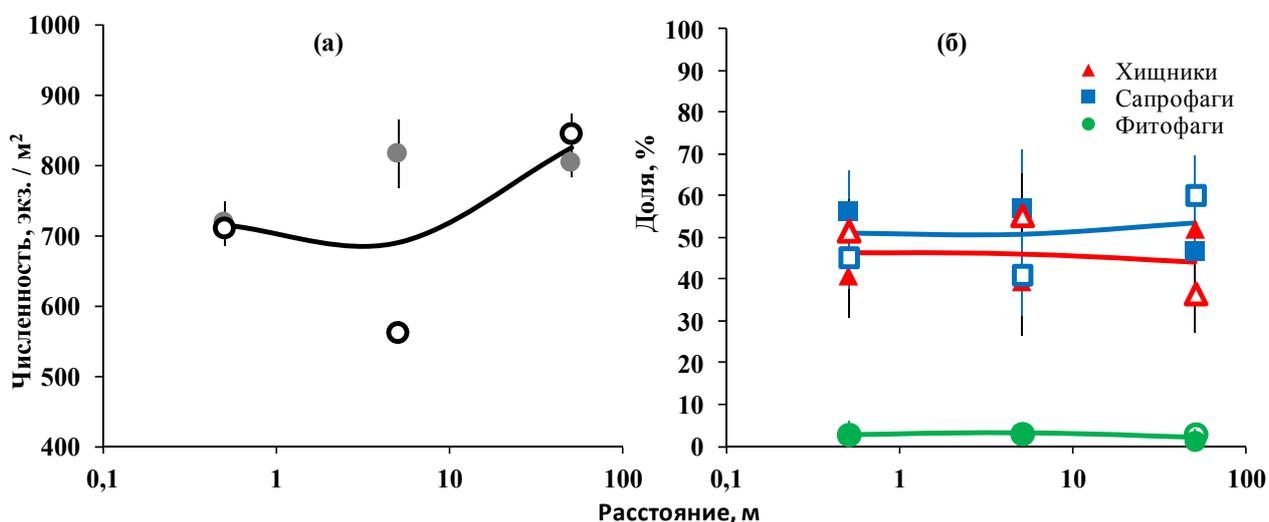


Рис.4.6. Численность (а) и соотношение численности основных трофических групп (б) почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера Глубокого. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя.

Основную часть **биомассы** почвенной макрофауны в прибрежных сообществах Глубокого озера составляли беспозвоночные-сапрофаги (дождевые черви, мокрицы и диплоподы) (рис.4.7а); их биомасса, даже без учета дождевых червей, превышала на всех пробных площадках суммарную биомассу хищников и фитофагов.

Динамической плотности макрофауны в градиенте удаления от водоема не претерпевала значительных изменений (рис. 4.7 б). Наиболее высокая уловистость была характерна для жужелиц (104-219 экз./100 л-с) и пауков (80-201 экз./100 л-с), а среди сапрофагов – для мокриц (97-369 экз./100 л-с).

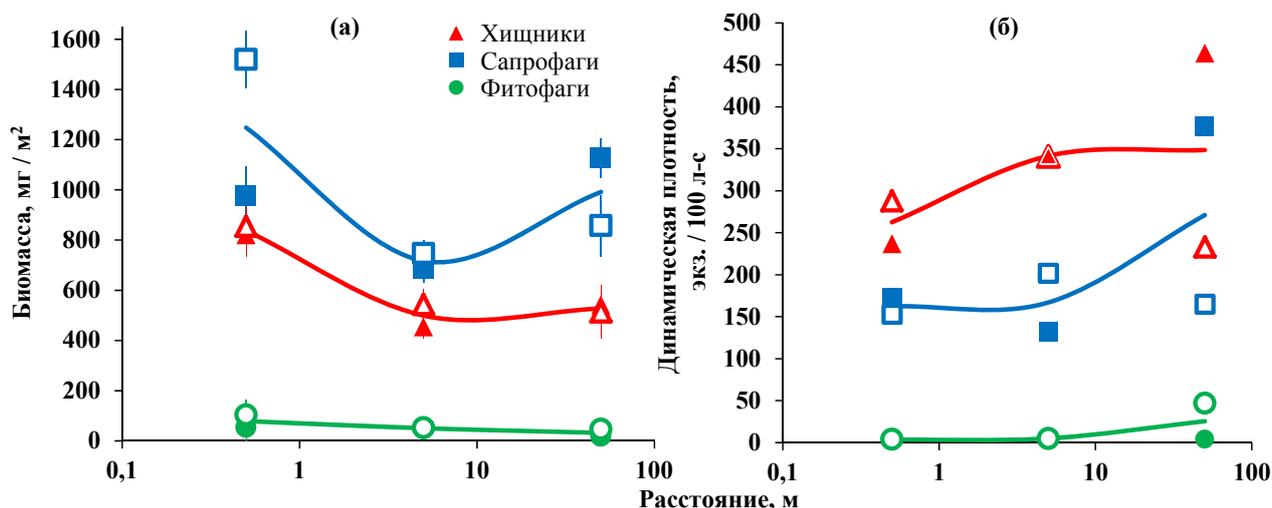


Рис.4.7. Биомасса (а) и динамическая плотность (б) основных трофических групп почвенной макрофауны в градиенте удаления от воды. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя.

Многомерное шкалирование с последующим дискриминантным анализом не выявило значимых различий в видовом составе и относительном обилии почвенной макрофауны между пробными площадками (Wilks' Lambda = 0,93, $p=0,99$; рис. 4.8).

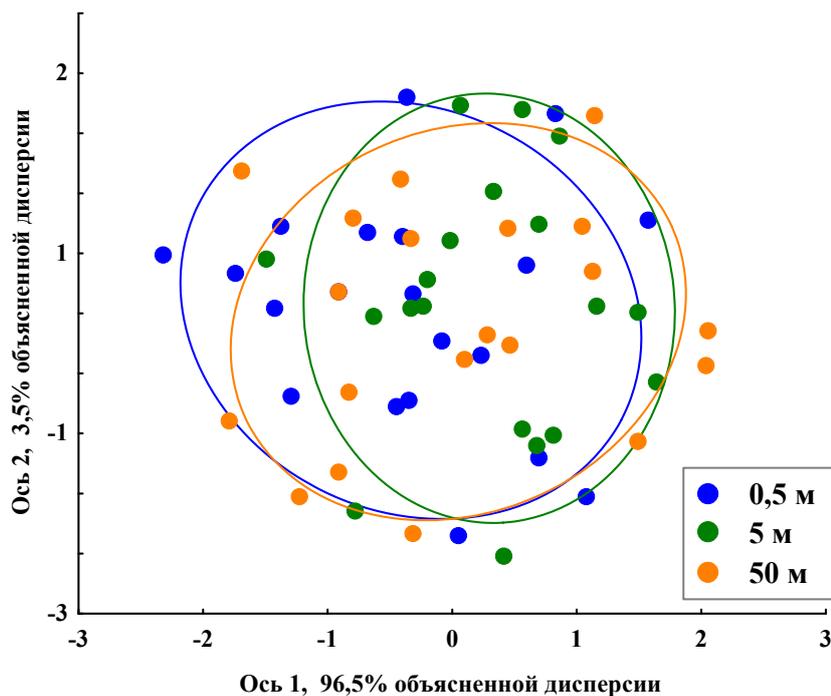


Рис.4.8. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) трех пробных площадок, расположенных на разном расстоянии от озера Глубокого, по данным биомассы макрофауны. Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центра группы

4.2.2. Изотопный состав органического вещества и почвенных беспозвоночных на разном расстоянии от озера Глубокое

Изотопный состав углерода наземного растительного опада не отличался (тест Манна-Уитни: $U=18,0$, $Z=0,0$, $p=1,0$) в пределах исследуемой трансекты и составил в среднем $-29,7 \pm 0,1\text{‰}$. Хотя величина $\delta^{13}\text{C}$ водной растительности ($-27,8 \pm 0,3\text{‰}$) и донного детрита ($-28,3 \pm 0,6\text{‰}$) отличались от $\delta^{13}\text{C}$ наземных растительных остатков ($F=4,08$, $p=0,049$), величины $\delta^{13}\text{C}$ водных и наземных беспозвоночных животных статистически значимо не различались ($F=1,09$, $p=0,3$) (рис. 4.9). Таким образом,

рассчитать **долю водного углерода** в тканях наземных животных при помощи изотопного анализа не представлялось возможным.

Однако незначительные различия структуры почвенного населения в градиенте удаления от водоема предполагают, что водная субсидия не оказывает значимого влияния на сообщества почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем Глубокого озера. Для всех биотопов характерна хорошая увлажненность, почвы богаты органическим веществом, наблюдается мощный слой листового опада. Таким образом, для преобладающей на всех пробных площадках функциональной группе сапрофагов нет недостатка в пище *in situ*, что также позволяет поддерживать высокое обилие хищников. Полученный результат подтверждает предположение о небольшой функциональной значимости латеральных трофических связей смежных экосистем в случае их сходной продуктивности (Marczak et al. 2007; Paetzold et al. 2008).

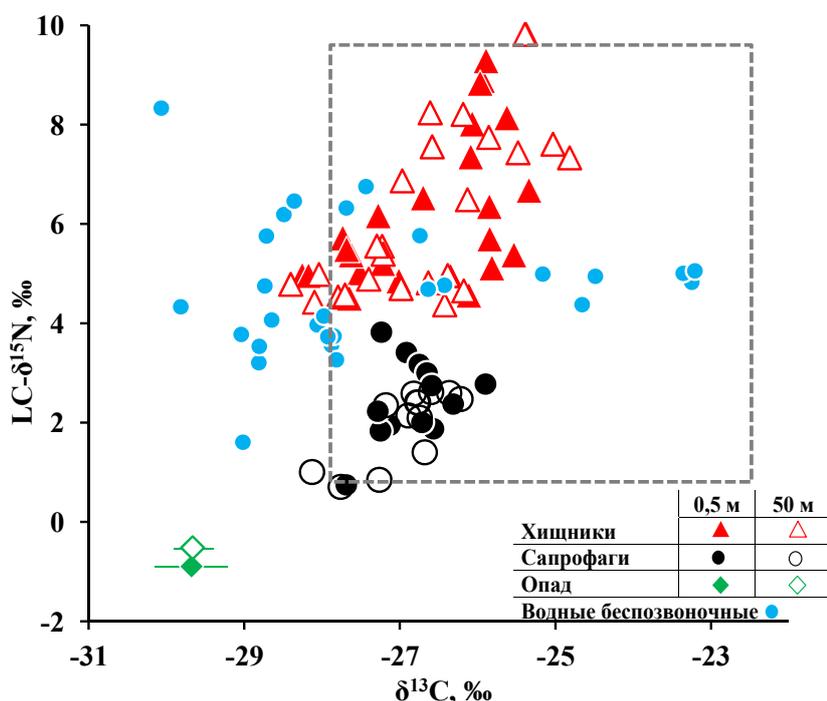


Рис. 4.9. Изотопный состав тканей почвенных и водных беспозвоночных в окрестностях озера Глубокого. Пунктиром обозначена область, охватывающая 95% значений изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) тканей макробеспозвоночных плакорных лесов умеренного пояса.

Описанные в четвертой главе исследования позволяют предполагать, что формирование структуры населения почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем и функциональная значимость водной субсидии определяются несколькими взаимосвязанными факторами:

- Интенсивность пойменных процессов и характер границы между смежными экосистемами. В Окском заповеднике сезонные колебания береговой линии и поступление аллохтонного органического вещества из водоемов во время половодья способствует некоторому повышению обилия сапротрофных беспозвоночных (мезо- и макрофауна) в прибрежных биотопах. Эти животные, а также вылетающие из водоемов имаго амфибиотических насекомых, формируют легкодоступный пищевой ресурс для хищников. За счет этого ресурса общее обилие хищников и их вклад в общую биомассу почвенных макробеспозвоночных в прибрежных биотопах достоверно повышается. Таким образом, водная субсидия поступает в наземные пищевые сети не только за счет потребления хищниками амфибиотических и водных беспозвоночных, но и за счет разложения мертвой органики, поступающей из водоемов, сапрофагами, которые, в свою очередь, являются пищевым ресурсом для хищных животных. Резкая граница между смежными наземными и водными

системами и отсутствие существенного поступления органического детрита из воды на сушу в прибрежных экосистемах Глубокого озера определяют в целом слабое влияние водной субсидии на структуру сообщества почвенных беспозвоночных. Можно полагать, что и в данной ситуации происходит поступление водного углерода в наземные детритные пищевые сети посредством амфибиотических насекомых. Однако мы не смогли оценить мощность этого потока в силу сходства изотопного состава основных продуцентов в водной и наземной экосистемах.

- Обеспеченность почвенных сообществ энергетическими ресурсами. Влияние водной субсидии не сказывается на структуре сообществ почвенных беспозвоночных в случае высокой обеспеченности наземных экосистем легкодоступными ресурсами энергии (растительный опад, органическое вещество почвы), которые позволяют поддерживать высокую долю сапрофагов и фитофагов в сообществе. Эта ситуация зафиксирована в окрестностях Глубокого озера. В условиях Окского заповедника энергетическая ценность преимущественно хвойного опада мала, скорость его деструкции на приводораздельных склонах сдерживается недостаточной влажностью, и общее содержание органического вещества в почве невелико. В этих условиях водная субсидия может стать важным ресурсом для наземных почвенных беспозвоночных в прибрежных биотопах.

- Специфика структуры почвенного населения. Ширина зоны влияния водной субсидии на структуру почвенного населения зависит от присутствия мобильных организмов, миграции которых связывают трофические сети приводных и удаленных от воды местообитаний. В исследованных нами системах большинство мобильных и активно мигрирующих видов относилось к хищникам-генералистам. В Окском заповеднике доля углерода водного происхождения в энергетике популяций хищников приближалась к 35% в приводных биотопах, и плавно снижалась при удалении от водоема (около 20% на удалении 30 м). Вклад водного углерода в энергетику почвенных сапрофагов существенен только в непосредственной близости от береговой линии; уже в 5 метрах от водоема он составляет всего около 10%. В целом, зона выраженного влияния водной субсидии на сообщества почвенных беспозвоночных ограничивается первыми десятками метров.

Глава 5. Трофическая структура почвенного населения и оценка роли водной субсидии в энергетике приморских сообществ почвенных беспозвоночных

В прибрежных экосистемах Белого и Черного морей изотопный состав морских водорослей и наземных растений (рис 5.1) резко различались по величине $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA: $F=111,4$; $p<0,0001$; $F=21,8$; $p<0,0001$ соответственно). Также статистически значимо ($F=58,3$; $p<0,0001$; $F=44,9$; $p<0,0001$) различался изотопный состав углерода тканей морских и наземных беспозвоночных животных. Величина $\delta^{13}\text{C}$ наземного растительного опада в градиенте удаления от Белого ($F=0,4$; $p=0,7$) и Черного морей ($F=1,7$; $p=0,227$) достоверных отличий не имела. Описанные закономерности позволили использовать изотопный состав углерода для идентификации субсидии из морских экосистем, поступающей в наземные пищевые сети.

Хищные беспозвоночные, отобранные на побережье, были значительно обогащены ^{13}C относительно хищников из более удаленных биотопов (рис 5.1). Так, в пробах, отобранных на расстоянии 5 м от Черного моря, средняя величина $\delta^{13}\text{C}$ тканей пауков составила $-20,4\pm 0,7\%$, а на более удаленных от моря площадках (50 и 100 м) $-24,6\pm 0,3\%$ и $-24,3\pm 0,2\%$ соответственно. Изотопный состав углерода тканей сапротрофных беспозвоночных, за исключением мокриц *Chaetophiloscia hastata*, не

менялся с расстоянием отводы. Например, величина $\delta^{13}\text{C}$ тканей дождевых червей *Dendrobaena octaedra*, отобранных в непосредственной близости от литорали Белого моря и в наиболее удаленных биотопах, был практически идентичен ($-25,7 \pm 0,2\text{‰}$).

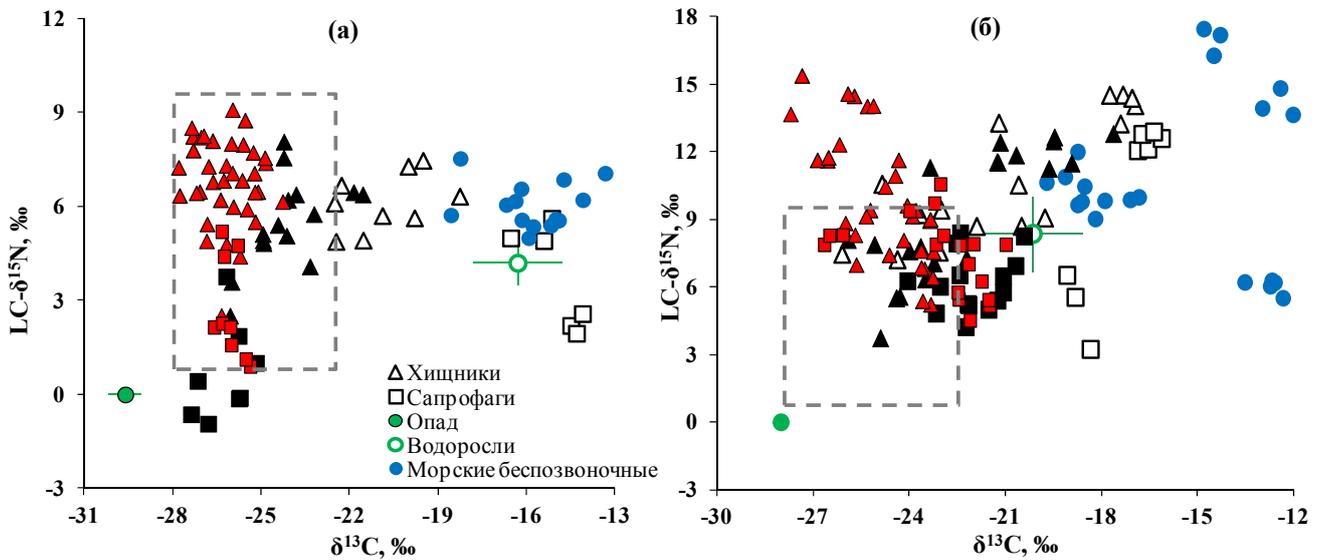


Рис. 5.1. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) растений и беспозвоночных животных в градиенте удаления от Белого (а) и Черного (б) морей. Белыми символами отмечен изотопный состав животных в 5 м от моря, черными – в 15 м, красными – в 3 км, синими – морских беспозвоночных.

Изотопная подпись тканей 98% и 55% макробеспозвоночных из наиболее удаленных от Белого и Черного морей точек попадала в область типичных для животных лесов умеренных широт величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 5.1). «Нетипичный» изотопный состав макрофауны удаленных от моря субсредиземноморских экосистем определяется преимущественно большой величиной $\delta^{15}\text{N}$ хищников. Это может отражать целый ряд явлений, в том числе особенности физиологии животных в условиях жаркого и относительно сухого климата, малое участие обедненных ^{15}N коллембол в трофических цепях, общее увеличение длины трофических цепей или расширение спектра занимаемых почвенными животными трофических ниш (De Deyn and Van der Putten 2005, Meyer and Yeung 2011, Семенюк и Тиунов 2011).

Однако изотопный состав углерода беспозвоночных в удаленных от моря биотопах был вполне типичен. Напротив, в непосредственной близости от Белого моря ни одно животное не попало в область типичных величин $\delta^{13}\text{C}$, а у уреза воды Черного моря в эту область попали лишь 20,8% всех особей. Доля углерода «морского» происхождения в тканях пауков (рис. 5.2), отобранных в 5 м от Белого моря составляла от 53% до 97%, а на побережье Черного моря – от 42% до 97%. Это достоверно ($F=13,2$; $p=0,001$ и $F=49,6$; $p<0,0001$ соответственно) выше, чем у пауков из более удаленных местообитаний. В 100 м от берега Белого моря пища «морского» происхождения составляла не более 19% рациона пауков, а в 100 м от Черного моря она не превышала 22%. Доля морского углерода в телах других хищных беспозвоночных была значительно ниже и не превышала на побережьях Белого и Черного морей 23% (*Lithobius curtipes*) и 37% (*Scolopendra cingulata*).

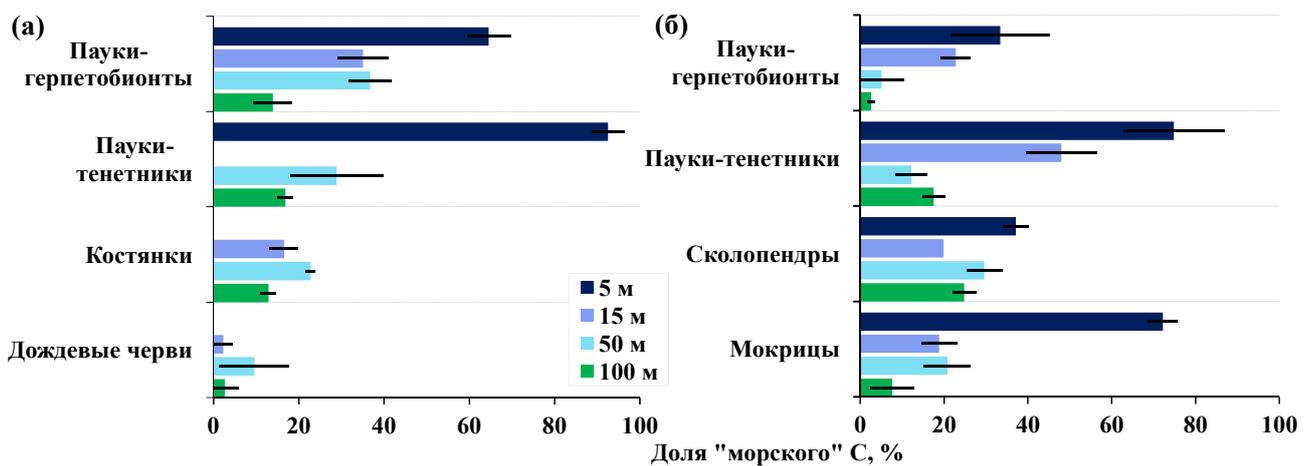


Рис. 5.2. Расчетное содержание «морского» углерода в тканях почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем Белого (а) и Черного (б) морей

В тканях представителей сапротрофных беспозвоночных прибрежных экосистем Белого моря доля морского углерода не превышала 5% (*Arion subfuscus*). На побережье Черного моря рацион мокриц *Ch. hastata* состоял в среднем на 72% из «морской» пищи, однако уже в 100 м доля морского углерода в тканях мокриц составляла всего $8 \pm 5\%$.

Таким образом, ресурсы водного происхождения активно осваивают сапрофаги, питающиеся непосредственно морскими выбросами (личинки хирономид, мокрицы) и хищники-полифаги, поедающие их (например, пауки *Pardosa agrestis*, $55 \pm 1\%$ водного углерода на расстоянии 5 м от Белого моря или *Hogna radiata*, $42 \pm 0\%$ на расстоянии 5 м от Черного моря). Водная субсидия весьма значима также для хищных беспозвоночных, специализирующиеся на летающих насекомых (рис. 5.2.), таких как пауки-тенетники, значительную долю рациона которых составляют двукрылые, личинки которых развиваются в скоплениях водорослей. В беломорских экосистемах это *Erigone longipalpis* ($94 \pm 6\%$ водного углерода в 5 м от моря), *Oedothorax apicatus* (до $90 \pm 1\%$ водного углерода в 5 м от моря). В причерноморских – *Neoscona adianta* ($97 \pm 2\%$ водного углерода в 5 м), *Nurscia albosignata* (до $53 \pm 18\%$ водного углерода в 5 м), а также пауки-плеваки *Scytodes thoracica* ($25 \pm 0\%$ водного углерода в 50 м от моря).

Проведенные нами на морских побережьях исследования в основном подтверждают ранее обнаруженные закономерности. В данном случае мы не исследовали таксономическую структуру почвенного населения, но устойчивая разница изотопного состава углерода и азота между морскими и наземными системами дала возможность оценить значимость водной субсидии в энергетике доминирующих групп почвенных беспозвоночных, а также оценить зону распространения влияния водоема. Как и в случае с пресными водоемами, зона влияния водной субсидии была невелика. Она ограничивалась преимущественно супралиторалью и несколькими десятками метров от нее, хотя условия на побережье морей, казалось бы, должны способствовать более активному распространению «водного углерода» вглубь материка (приливы, штормовые выбросы, сильные ветра). На Черном море это можно связать с отсутствием ярко выраженных приливов и отливов, что ограничивает количество выносимых на берег водорослей и другого органического вещества морского происхождения. На Белом море приливно-отливная зона гораздо шире и в пределах супралиторали образуется обширная полоса из вынесенной на берег органики. Однако и в этой ситуации уже в 100 м от берега моря

доля водного углерода в тканях герпетобионтов не превышает 14%. Судя по этим данным, зона влияния водной субсидии на сообщества педобионтов мало зависит от количества выносимой на берег органики.

Заключение

Полученные нами данные указывают на возможность тесной зависимости сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах от аллохтонного органического вещества, поступающего из водных экосистем, хотя значимость этого источника энергии ограничивается весьма узкими границами. Основными акцепторами водной субсидии являются хищные беспозвоночные, специализирующиеся на потреблении вылетающих из воды насекомых и осваивающие прибрежные выбросы сапрофаги и сапро-микробофаги. Роль водной субсидии сильно зависит от интенсивности пойменных процессов, устойчивости границ между смежными экосистемами, обеспеченности наземных экосистем автохтонными ресурсами. Влияние водной субсидии в модельных экосистемах Окского заповедника, для которых характерно поступление водной органики в наземные биотопы во время половодья, а почвы бедны органическим веществом, весьма существенно: энергетический баланс представителей всех функциональных групп почвенных беспозвоночных на побережье в значительной степени основан на аллохтонном веществе. Схожая ситуация характерна для галечниковых побережий Черного моря. В подобных условиях водная субсидия является важным фактором, способным поддерживать высокое обилие и видовое разнообразие почвенной макрофауны. С другой стороны, в экосистемах с обилием автохтонных ресурсов, как в случае с побережьем оз. Глубокого, роль водной субсидии, по-видимому, незначительна. Во всяком случае, ее влияние не сказывается на структуре сообществ беспозвоночных в прибрежных биотопах.

В прибрежных экосистемах пресных водоемов и морей доля водного углерода в тканях сапрофагов составляла 5-50% и 5-100% соответственно. Таким образом, почвенные сапрофаги являются важным звеном поступления и передачи аллохтонного вещества по трофическим цепям. Это объясняет наличие высокой доли углерода водного происхождения как в тканях специализированных охотников на водную добычу (например, *Dolomedes fimbriatus*, *Oodes helopioides*, *Pirata hygrophilus*, *P. piraticus* и др.) и летающих насекомых (например, тенетные пауки *Singa nitidula*, *Erigone longipalpis*, *Neoscona adianta*), так и хищников, обыкновенно трофически не связанных с водными экосистемами (проволочники, хилоподы). Большая часть мертвой органики, поступающей из водоемов, локализуется непосредственно вдоль уреза воды. Этот фактор, очевидно, определяет незначительность зоны воздействия водной субсидии. Зависимые от водных ресурсов наземные сапрофаги, вкупе с вылетающими из водоемов имаго амфибиотических насекомых, являются легкодоступным пищевым ресурсом для почвенных хищников-генералистов, в той или иной степени адаптированных к обитанию в прибрежной полосе. Обилие этого ресурса может являться причиной высокой доли хищных беспозвоночных в сообществе почвенной макрофауны прибрежных биотопов. Заметная доля водного углерода прослеживается в тканях мобильных почвенных хищников на расстоянии до 30 – 50 м от водоема. Таким образом, водная субсидия может влиять на структуру сообщества почвенных беспозвоночных не только путем увеличения общей ресурсной базы, но и путем увеличения пресса хищников на сообщества почвенных сапрофагов и микробофагов.

Выводы

1. Изотопный состав углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) тканей почвенной макрофауны в лесах умеренного климатического пояса варьирует в пределах от -27,9 до -22,5‰. Соответствующий диапазон изотопного состава азота (величина, скорректированная на изотопный состав подстилки, $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) составляет от 0,8 до 9,6‰. Существенное отклонение от этих значений может служить индикатором поступления аллохтонного углерода и азота в локальные пищевые сети.
2. В прибрежных биотопах ресурсы водного происхождения могут составлять значительную часть рациона хищных и сапротрофных почвенных беспозвоночных. В прибрежных экосистемах Мещерской низменности доля «водного» углерода в тканях разных видов хищных почвенных беспозвоночных составляла от 2 до 80% (на удалении до 5 м от воды); в приморских экосистемах – от 25 до 70% (на удалении до 15 м). Доля водного углерода в тканях разных видов почвенных сапрофагов составляла 5-50% и 5-100%, соответственно.
3. Активными акцепторами водной субсидии являются беспозвоночные-сапрофаги, разлагающие поступающие на берег органические выбросы, и хищники, специализирующиеся на питании летающими насекомыми (пауки *Erigone longipalpis*, *Neoscona adianta*, *Nurisia albosignata*) и непосредственно водной добычей (пауки *Dolomedes fimbriatus*, *Pirata hygrophilus*, жужелицы *Oodes helopioides*). Хищники-генералисты (бродячие пауки, хилоподы) осваивают водную субсидию в меньшей степени. Тем не менее, поступление аллохтонных ресурсов может определять повышенную долю численности и биомассы хищников-генералистов в составе почвенного населения прибрежных биотопов.
4. Влияние водной субсидии на энергетический баланс почвенного населения наиболее заметно в экосистемах с относительно бедной органическим веществом почвой, но с выраженными пойменно-русловыми или приливно-отливными процессами, в результате которых на побережья поступает мертвая органика. Осваивающие этот ресурс сапрофаги обеспечивают включение аллохтонного вещества в локальные трофические цепи. Миграционная активность мобильных хищных беспозвоночных определяет распространение влияния водной субсидии в более удаленные от воды местообитания.
5. Вклад водной субсидии в энергетический баланс сообществ педобионтов быстро уменьшается по мере удаления от водоема. Доля водного углерода в тканях почвенных беспозвоночных незначительна уже на расстоянии 30-100 метров от уреза воды.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах из списка ВАК

- 1) **Коробушкин Д.И.**, Гонгальский К.Б., Тиунов А.В. Структура сообществ наземных и прибрежных беспозвоночных тайги Кольского полуострова (по данным анализа $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. Т. 25, с. 353-357.
- 2) **Коробушкин Д.И.** Роль аллохтонного углерода в энергетике сообществ наземных беспозвоночных в градиенте удаления от Черного моря и пресноводного водоема (по данным изотопного анализа) // Экология. 2014. №3, с. 221-229.
- 3) **Korobushkin D.I.**, Gongalsky K.B., Tiunov A.V. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // Rapid Communications in Mass Spectrometry. 2014. Vol. 28. pp. 1303-1311.

Материалы и тезисы конференций

- 4) **Korobushkin D.I.**, Gongalsky K.B., Tiunov A.V. Local vs. geographical variability of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in leaf litter // 12th Nordic Soil Zoology Symposium and PhD course. Tartu, Estonia, 2009. P. 93-95.
- 5) **Коробушкин Д.И.**, Гонгальский К.Б., Тиунов А.В. Географические различия изотопного состава углерода и азота в детритных пищевых цепях // Тезисы докладов Второй Всероссийской конференции «Биогеография почв», посвященной 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д.А. Криволуцкого. М., МГУ, 2009. 41 с.
- 6) **Korobushkin D.I.**, Gongalsky K.B., Tiunov A.V. Where are soil animals? The range of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of soil macrofauna in temperate forests // XVI International Colloquium on Soil Zoology. Coimbra, Portugal, 2012. P. 129.
- 7) 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, 2012. P. 140.
- 8) **Коробушкин Д.И.** Функциональная структура сообществ наземных беспозвоночных лесных экосистем в градиенте удаления от Черного моря (по данным изотопного анализа) // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат-лы докладов XX Всерос. молодежной научной конф. Сыктывкар, 2012. С. 141-144.
- 9) **Коробушкин Д.И.** Обилие хищных почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от водоема (на примере Окского заповедника) // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: мат-лы Всерос. Конф. молодых ученых. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 133-134.
- 10) 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, 2013. P. 407- 408.
- 11) **Коробушкин Д.И.** Обилие хищных почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от водоема // Мат-лы 17-ой международной Пушкинской школы-конференции молодых ученых «Биология-наука XXI века». Пушкино, 2013. С.534-535.
- 12) **Коробушкин Д.И.** Роль «водной субсидии» в энергетике прибрежных сообществ почвенных животных // Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭРАН. Москва, 2014. С. 93-94.
- 13) **Коробушкин Д.И.**, Камаев И.О., Короткевич А.Ю. Трофические ниши герпетобионтных пауков мещерской низменности (по данным изотопного анализа) // Мат-лы XVII Всерос. Сопещания по почвенной зоологии, посвященного 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д.А. Криволуцкого. М.: КМК, 2014. С. 117-118.
- 14) **Korobushkin D.I.**, Gongalsky K.B., Tiunov A.V. The predictability of the functional diversity of soil macrofauna in temperate forest based on isotopic analyses. The First Global Soil Biodiversity Conference. Dijon, France, 2014. P. 197.