

На правах рукописи

Семенюк Ирина Игоревна

**Трофическая и топическая специализация диплопод
(Diplopoda, Myriapoda) как механизм поддержания видового
разнообразия таксоцена**

Специальность 03.02.08 – экология
(биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель:

Тиунов Алексей Владимирович

Д.б.н., в.н.с. лаборатории почвенной зоологии и энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**Официальные
оппоненты:**

Кузнецова Наталия Александровна

Д.б.н., профессор кафедры зоологии и экологии
Федерального государственного бюджетного
Образовательного учреждения высшего
профессионального образования Московского
педагогического государственного университета

Гонгальский Константин Бронеславович

К.б.н., ст.н.с. лаборатории изучения экологических
функций почв Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Института проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение
высшего профессионального образования
«Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова» (Биологический факультет)

Защита состоится 23 октября 2012 г. в 14 часов на заседании Совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата биологических наук в ФГБУН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Тел./факс. (495) 952 35 84, www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения Биологических Наук РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан « » сентября 2012 г.

Учёный секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы

Почвенные сапрофаги являются одним из звеньев детритной пищевой цепи и играют важную роль в деструкции органических остатков (в основном растительного происхождения), в формировании почв и в поддержании круговорота вещества и энергии в экосистемах (Гиляров и Стриганова 1978). Для почвенных сапрофагов характерно формирование локальных таксоценов высокого видового разнообразия без ярко выраженной специализации отдельных видов, что не вполне согласуется с теорией конкурентного исключения (Anderson 1975, Maraun et al. 2003). Диплоподы являются типичными представителями первичных почвенных сапрофагов, формирующих многовидовые таксоцены. В лесах умеренного климата локальное разнообразие диплопод обычно не превышает 10–20 видов, тогда как в тропических лесах оно значительно выше и достигает 50 и более родов (Golovatch 1997, Minelli and Golovatch 2000, Hoffman et al. 2002). Аналогичная закономерность распределения видового разнообразия характерна и для многих других почвенных животных (De Deyn and Van der Putten 2005, Meyer and Yeung 2011). Большинство гипотез, объясняющих высокое локальное разнообразие таксоценов наземных животных в приэкваториальных широтах, связывают разнообразие животных с высоким разнообразием растений. Эти гипотезы в основном были разработаны на примере фитофагов или животных, тесно с ними связанных, для которых характерна тенденция к трофической специализации вплоть до монофагии (Murdoch 1972). Однако для почвенного сообщества разработанные гипотезы не вполне применимы, поскольку многие сапрофаги считаются малоспециализированными в трофическом плане животными (Стриганова 1980). Закономерности формирования и поддержания биологического разнообразия сообществ почвенных сапрофагов на данный момент изучены слабо, не вполне понятны механизмы связи почвенного сообщества с растительным (De Deyn and Van der Putten 2005, Donoso et al. 2010).

Недавние исследования трофической структуры сообществ почвенных сапрофагов с помощью изотопного анализа (соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) выявили наличие трофических группировок, иногда трактуемых как трофические уровни, в таксоценах коллембол, орибатид и других групп (Schneider et al. 2004, Chahataghi et al. 2005 и др.). Обнаруженные трофические различия подтверждают наличие механизмов межвидовой дифференциации ниш в сообществах сапрофагов.

Среди диплопод выделяют отдельные «морфотипы» – юлоидный, полидесмоидный, поликсеноидный и т.п., для которых предполагаются различные пространственно-экологические предпочтения (Kime and Golovatch 2000). Однако работ по выявлению трофической или топической специализации на видовом уровне среди представителей одного морфотипа в таксоценах диплопод практически не проводилось. Исследований возрастных изменений экологических характеристик крупных долгоживущих видов диплопод также крайне мало, хотя известно, что развитие некоторых видов занимает несколько лет и сопровождается сменой среды обитания (Hashimoto et al. 2004). Сосуществование большого числа морфологически близких видов, а также сложность циклов развития делает группу двупарноногих многоножек интересным модельным объектом для исследования механизмов формирования и поддержания высокого видового разнообразия почвенных сообществ.

Таким образом, актуальность данного исследования определяется недостаточностью знаний о механизмах поддержания высокого видового разнообразия таксоценов диплопод и в целом сообществ почвенных сапрофагов.

Цель работы

Выявление степени трофической и топической специализации видов в таксоценах двупарноногих многоножек разного видового разнообразия.

Для достижения этой цели были выполнены следующие **задачи**:

1. Адаптировать методику масс-спектрометрического изотопного анализа для исследования крупных почвенных сапрофагов, обладающих мощными кальцинированными покровами.
2. Провести анализ трофической структуры таксоценов диплопод разного видового разнообразия с помощью изотопного анализа.
3. Путём микроскопического анализа состава экскрементов выявить основные пищевые субстраты массовых видов диплопод тропического леса.
4. Соотнести вариации строения ротовых аппаратов с трофической специализацией у модельных видов диплопод тропического леса.
5. Исследовать сезонные и возрастные изменения изотопного состава тканей диплопод.
6. Исследовать топическое микрораспределение разных видов диплопод в таксоценах разного видового разнообразия.

Научная новизна работы

Впервые проведены комплексные сравнительные исследования таксоценов диплопод разного видового разнообразия, совместившие анализ трофической и топической структуры популяций. Выявлены не только функциональные комплексы видов, но и механизмы экологической дифференциации отдельных, морфологически сходных, видов. Получено прямое подтверждение положительной связи между шириной диапазона осваиваемых топических и трофических ниш и количеством сосуществующих видов. Получены данные по биологии и экологии ряда малоизученных видов тропического региона. Описано пять новых видов диплопод из Южного Вьетнама. Для сапрофагов, обладающих мощными кальцинированными покровами, разработан метод математической коррекции первичных данных изотопного анализа, позволяющий сравнивать изотопный состав животных разных видов и разного возраста. Впервые для почвенных животных отмечены изменения изотопного состава тканей с возрастом животного, а также со временем года, по-видимому связанные с изменениями в составе рациона.

Теоретические и практическое значение работы

Методы изотопного анализа адаптированы для применения в исследованиях трофических связей крупных почвенных беспозвоночных. Результаты, полученные при комплексном исследовании структуры сообщества диплопод, позволяют лучше понять принципы организации богатых видами тропических сообществ, что необходимо при разработке природоохранных мероприятий, в том числе лесовозобновительных работ в тропических областях. 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».

Апробация работы

Основные материалы диссертации были представлены на XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008); Всероссийской полевой школе по почвенной зоологии для молодых ученых (биостанция Малинки, 2009); конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2010); XVII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2010» (Москва, 2010); IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010); 15-том Международном мириаподологическом конгрессе (Австралия, 2011); 13-том Северном симпозиуме по почвенной зоологии (Финляндия, 2011); 2-ой Полевой школе по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (Пенза, 2011); XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2012), семинаре «Почвенная экология на северо-востоке Китая» (Китай, 2012); 16-том Международном коллоквиуме по почвенной зоологии (Португалия, 2012).

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 13 печатных работ, из них 3 в журналах, рекомендованных ВАК.

Объём и структура работы

Диссертация изложена на 161 страницах печатного текста, состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы (117 источников на русском и английском языках) и приложения. Текст снабжён шестью таблицами и 43 иллюстрациями.

Благодарности

На разных этапах исследование было поддержано Министерством науки и образования РФ (ГК № 16.515.12.5006), Российским фондом фундаментальных исследований (проекты №08-04-01709-а и 11-04-00948-а), программами «Биоразнообразие» и «Живая природа» Президиума РАН, а также грантом Президента РФ «Ведущие научные школы» (НШ-609.2012.4). Исследования в национальном парке Кат Тьен были организованы Южным отделением Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Научно-Исследовательского и Технологического Центра. Я выражаю искреннюю благодарность А.В. Тиуну, С.И. Головачу, Б.Р. Стригановой, А.Е. Аничкину, Е.Э. Семениной и многим другим коллегам, помогавшим при сборе материала для данной работы, его анализе и работе над текстом.

Содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

Дана общая характеристика группы почвенных сапрофагов и диплопод в частности – почвенно-подстилочных обитателей, потребляющих в основном растительные остатки, поступающие в почвенную систему в виде опада. Проанализировано строение ротовых аппаратов диплопод, рассмотрены особенности их пищеварительной системы и трофическая позиция в сообществах. Оценено обилие и видовое разнообразие двупарноногих многоножек в лесных экосистемах разных климатических зон. Рассмотрены жизненные стратегии и

основные циклы развития, отмечены случаи смены среды обитания и пищевых субстратов в процессе онтогенеза представителей разных отрядов. Очерчена основная проблема – так называемая «загадка разнообразия почвенных животных» (Anderson 1975), которая не укладывается в рамки «классической» теории экологических ниш, особенно при рассмотрении тропических почвенных сообществ. Рассмотрены гипотезы трофической специализации, избыточной ресурсной базы, топической специализации, разработанные для других животных, как наземных, так и почвенных, оценена степень их применимости к таксоценом диплопод в разных широтах. Проанализирована применимость к почвенному сообществу нейтральной, или равновесной, экологической теории (Hubbell 2001).

Рассмотрены результаты применения изотопного анализа (стабильные изотопы С и N) для решения сходных задач в таксоценозах других почвенных сапрофагов, основные принципы метода, отмечены его ограничения и недостатки. Проанализированы другие методы выявления трофической дифференциации видов – анализ состава экскрементов и структуры ротовых аппаратов. Кроме того, проанализированы основные принципы освоения пространства разными почвенными сапрофагами, проанализированы факторы окружающей среды, влияющие на предпочитаемость сапрофагами тех или иных микроместообитаний.

Глава 2. Материалы и методы

Материал был собран на четырёх модельных полигонах, располагающихся в разных типах леса и разных климатических зонах.

1. ГПЗ «Калужские засеки» (Калужская обл.). Материал был собран в августе–сентябре 2007 года, в хвойно-широколиственных лесах. На полигоне было заложено восемь модельных площадок в различных типах леса, на каждой из которых было взято минимум по 10 почвенных проб.

2. Биостанция ИПЭЭ РАН «Малинки» (Московская обл.). Материал был собран в мае – октябре 2010 года и июне – сентябре 2011 года в хвойно-широколиственных лесах. С

периодичностью раз в две недели мы собирали максимально полные наборы возрастных стадий двух видов диплопод – *Leptoiulus proximus* и *Polydesmus denticulatus*, которые составляют локальный таксоцен. Поиск животных был проведён в основном в подстилке и валежинах. Возраст животных определяли подсчётом количества сегментов (*P. denticulatus*) и рядов глазков (*L. proximus*).

3. Заповедник «Утриш» (Краснодарский край). Сбор материала в широколиственных буково-грабовых лесах на склонах холмов был проведен в июне 2011 года. Было заложено две модельные площадки в разных типах леса на ровных участках, проанализированы таксономический состав, численность (при оценке численности были использованы также сборы коллег за разные годы наблюдений) и топическое распределение диплопод, в том числе вертикальное распределение по слоям опада.

4. Национальный парк «Кат Тьен» (Южный Вьетнам). Работа была проведена в тропическом лесу с муссонным климатом, отчётливо разделённом на влажный и сухой сезоны, в мае – июле 2008 года и с ноября 2011 по февраль 2012 автором, кроме того, были использованы материалы, собранные коллегами в разные годы. Работа велась на пяти постоянных модельных площадках, где были взяты серии почвенных проб (минимум по 8 проб на площадку), а также в характерных типах леса на всей территории парка.

Изотопный анализ материалов, предварительно подвергнутых сушке при 50–70°C с последующим хранением в герметичной таре, проводили на масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus и элементном анализаторе (Thermo Flash 1112), находящимися в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного эталона, δ (‰): $\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{эталон}}) - 1] * 1000$, где X – это элемент (азот или углерод), R – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов соответствующего элемента. Для азота эталоном служил N₂ атмосферного воздуха, для углерода – VPDB. Для калибровки оборудования использовали референтные материалы МАГАТЭ. Дисперсия (SD) величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ лабораторного

стандарта ($n = 6-8$) была $<0,2\%$. Параллельно с определением изотопного состава во всех пробах было определено общее содержание углерода и азота (%N, %C). Одна проба включала около 500 мкг животного или 1200–1500 мкг растительного материала.

Для сбора экскрементов свежепойманных диплопод помещали в проветриваемые пластиковые боксы на 1–2 суток, полученные экскременты немедленно фиксировали в 70° этиловом спирте. Анализ состава экскрементов был проведён на микроскопах Nikon Eclipse E600 (Вьетнам, научный центр парка Кат Тьен) и Olympus BX41 (Москва, ИПЭЭ РАН).

Микроскопическое исследование морфологии мандибул было проведено на сканирующем электронном микроскопе Cam Scan MV2300 (Tescan, Brno) в кабинете электронной микроскопии ИПЭЭ РАН. Всего исследовано 10 видов диплопод из Южного Вьетнама.

Визуальные наблюдения за поведением диплопод в естественных условиях были проведены в Южном Вьетнаме, длительность наблюдения за одним экземпляром составляла в среднем 3 часа, смена типа активности фиксировалась с точностью до минуты.

Статистическая обработка результатов была проведена с помощью пакета STATISTICA. Основным методом был регрессионный и дисперсионный анализ (ANOVA). Для множественного сравнения средних использовали критерий достоверно значимой разницы (Tukey's HSD), для сравнения двух выборок – t-тест Стьюдента. За уровень достоверности принят $p < 0,05$.

Глава 3. Общая характеристика исследованных таксоценов диплопод

В окрестностях биостанции Малинки в лесах обитает два вида диплопод, в Калужских Засаках было обнаружено 9 видов, на Утрише было зафиксировано 16 видов диплопод, а таксоцен Кат Тьена включает по меньшей мере 36 видов, половина из которых ещё не описана. Максимальное обилие диплопод в средней полосе составило 81 экз/м², на Утрише – до 700 экз/м² (учёт был проведён в сезон размножения многих видов, когда наблюдались

большие скопления молоди). Максимальное обилие диплопод в Кат Тьене достигало 450 экз/м², однако величина этого показателя значительно колеблется в течение года.

Глава 4. Разработка методов масс-спектрометрии применительно к крупным почвенным сапрофитам

Разные ткани и органы беспозвоночных различаются по химическому составу, скорости обмена веществ, что приводит к существенной вариации изотопного состава тканей в пределах одного организма (DeNiro and Epstein 1981, Caut et al. 2009). Так, жировые ткани обеднены ¹³C, а кальцинированная кутикула имеет повышенное содержание ¹³C и пониженное – ¹⁵N (Webb et al. 1998, Post et al. 2007, Logan et al. 2008). Эти закономерности проявляются вне зависимости от изотопного состава потребляемой пищи, что затрудняет интерпретацию полученных данных об изотопном составе животных. Большинство видов диплопод обладает мощными кальцинированными покровами, массовая доля которых значительно отличается у разных видов, кроме того, изменяется с возрастом животного и стадией личиночного цикла. Массовая доля жирового тела в сезонном климате изменяется в зависимости от времени года, а также от этапа репродуктивного цикла (Locke 1969, David and Vannier 1995, Lease 2011). У крупных животных возможно выделение конкретных тканей для изотопного анализа, но мелкие животные анализируются целиком, подвергаясь гомогенизации. За счёт разности относительной доли тех или иных тканей в телах животных разных видов прямое сравнение результатов изотопного анализа с целью исследования трофических взаимоотношений оказывается невозможным.

Исследование модельных видов показало, что различия изотопного состава азота и углерода между разными тканями в пределах одного индивидуума нередко превышают 5‰, однако характер этих отличий был сходен у исследованных видов (Рис. 1).

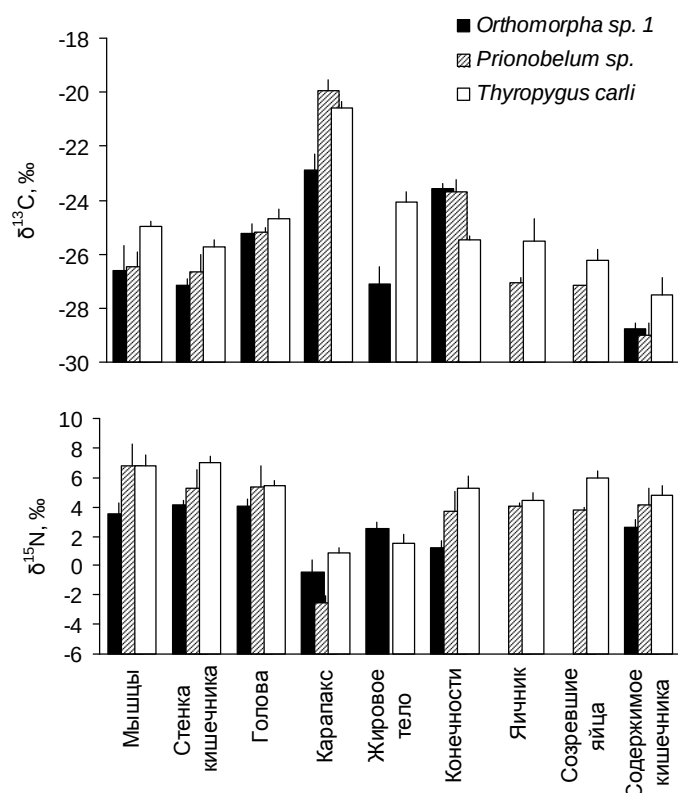


Рисунок 1. Изотопный состав углерода (верхний график) и азота (нижний график) разных частей тела и органов трёх модельных видов диплопод из Южного Вьетнама. Среднее + стандартное отклонение, $n = 5$.

На основании этих данных были рассчитаны поправки, приводящие изотопный состав смешанной пробы тканей животного к изотопному составу мышц, как наиболее метаболически активной и наименее подверженной аккумуляции инертных веществ ткани:

$$\text{П}\delta^{13}\text{C} = 0,12 * \%C - 0,22 * \%N - 0,58 * C/N - 0,11 \quad (R^2 = 0,82)$$

$$\text{П}\delta^{15}\text{N} = -0,17 * \%C + 0,64 * \%N + 1,06 * C/N - 3,37 \quad (R^2 = 0,86)$$

где П это поправочный коэффициент ($\delta_{\text{пробы}} + \text{П} = \delta_{\text{мышц}}$), %C и %N – процентное содержание углерода и азота в материале пробы (общее содержание углерода и азота определяли параллельно с изотопным анализом), C/N – массовое соотношение углерода и азота. Дальнейшая работа с изотопным составом тканей животных происходила с использованием скорректированных значений.

Глава 5. Трофическая дифференциация видов в таксоценозах разного разнообразия по данным изотопного анализа

На модельных полигонах средней полосы России было собрано и использовано для изотопного анализа около 700 проб животного

и растительного материала, на Утрише – около 200, в Кат Тьене – около 500 проб. Средний изотопный состав растительного опада на исследованных территориях использовался для «нормирования» общего изотопного фона и сравнения материалов с разных территорий ($\Delta_{\text{диплопода}} = \delta_{\text{диплопода}} - \delta_{\text{опад}}$).

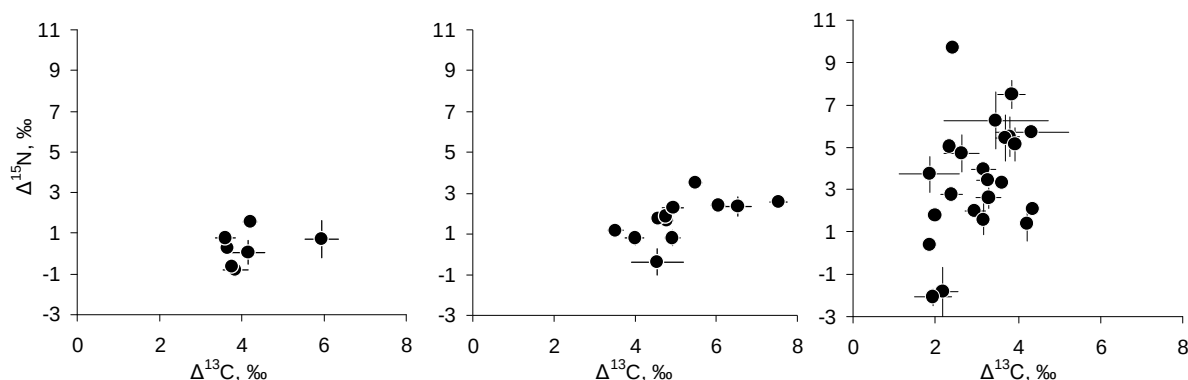


Рисунок 2. Изотопный состав азота и углерода тканей диплопод (скорректировано на опад) в таксоценах разного видового разнообразия – из лесов средней полосы (Калужские Засеки, левая диаграмма), из причерноморских лесов (Утриш, средняя диаграмма) и из тропического леса (Кат Тьен, правая диаграмма). Изотопный состав тканей двух видов из Малинок соответствовал таковому этих же видов в Калужских Засаках, поэтому данные не показаны. Точки соответствуют средним значениям изотопного состава отдельных видов, показано стандартное отклонение (n=2–16).

Анализ изотопного состава тканей диплопод позволил выявить наличие межвидовой трофической дифференциации и сравнить её степень в таксоценах разного видового разнообразия. Ткани диплопод Калужских Засек в среднем были обогащены относительно опада по ^{13}C на 4‰, что, по всей видимости, связано со значительной долей в питании диплопод сапротрофной микрофлоры, которая активно фракционирует изотопы углерода (Тиунов и др. 2011). Величина $\delta^{15}\text{N}$ тканей была сходна с таковой опада, что согласуется с литературными данными об относительно слабом обогащении ^{15}N тканей первичных сапрофагов по сравнению с опадом (Seeber et al. 2005, Hishi et al. 2007, Okuzaki et al. 2009). Виды образовали единую изотопную группу (диапазон $\delta^{15}\text{N}$ не превышал 2‰), что с большой вероятностью указывает на отсутствие трофической

дифференциации (Рис. 2). По изотопному составу выделялся только один вид, *Nemasoma varicorne*, который был ассоциирован с гниющими древесными остатками, диета этого вида по видимому основана на ксилотрофной микрофлоре, которая обладает повышенным по сравнению с листовым опадом содержанием ^{13}C (Taylor 2008). Изотопный состав тканей диплопод Малинок совпадал с таковым этих же видов из Калужских Засек.

Ткани диплопод Утриша также были обогащены ^{13}C по сравнению с опадом (в среднем на 5,1‰). Ткани *Nemasoma caucasicum*, ассоциированной с гниющей древесиной, были обогащены ^{13}C по сравнению с остальными видами таксоцена. Вид *Trachysphaera costata* обладал повышенной $\delta^{15}\text{N}$, по всей видимости это связано с присутствием в его диете значительной доли почвы. *Chordeumatida* gen. sp. показал $\delta^{15}\text{N}$ ниже, чем в опаде, что предполагает наличие других основных источников питания. Остальные виды образовали плотную группу без заметной трофической дифференциации.

Ткани всех видов диплопод Кат Тьена были обогащены ^{13}C относительно опада в среднем на 3,5‰. Диапазон содержания ^{15}N в тканях диплопод (без учета пещерных видов) составил более 9‰, что предполагает значительную трофическую дифференциацию (среднее трофическое обогащение ^{15}N на один уровень в наземных экосистемах составляет около 2–3,5‰) (Tiunov 2007). Пул видов можно разделить на три трофические группы, для которых предполагаются разные основные источники питания – водоросли и лишайники для видов, обеднённых ^{15}N по сравнению с опадом, минеральная почва, животные ткани – для видов с высокой $\delta^{15}\text{N}$ и опад для «средних» видов. Ткани видов, найденных в пещере, были значительно обогащены ^{15}N (около 8‰) по сравнению с животными из опада, поскольку основной пищевой источник этих диплопод – экскременты насекомоядных летучих мышей *Hipposideridae*, а также останки самих мышей.

Таким образом, таксоцены диплопод умеренных широт, включающие около 10 видов, демонстрируют отсутствие явной трофической дифференциации, за исключением единичных

специализированных видов. По мере увеличения видового богатства таксоцена (вплоть до >36 видов в муссонном лесу) увеличивается и диапазон осваиваемых трофических ниш и степень трофической дифференциации; проявляются чёткие различия между несколькими гильдиями видов, осваивающих разные пищевые субстраты.

Глава 6. Возрастные и сезонные изменения изотопного состава тканей диплопод

Несмотря на отсутствие в жизненном цикле диплопод полного превращения и радикальной смены среды обитания, для многих видов характерно изменение пищевых субстратов и местообитания как в течение жизни, так и на протяжении сезона (Lewis 1971, Spaul 1976, Hashimoto et al. 2004, Toyota et al. 2006). Возрастные изменения могут быть одной из причин высокой внутривидовой дисперсии изотопного состава тканей диплопод (диапазон $\delta^{15}\text{N}$ до 6‰ в тропическом таксоцене и до 5,3‰ в таксоценах средней полосы). У двух видов диплопод из Малинок были выявлены достоверные изменения изотопного состава азота с возрастом животных (Рис. 3), что предполагает изменения в рационе (например, переход с сапротрофных на микоризные грибы), а также накопление ^{15}N у животных одной возрастной стадии в течение тёплого сезона с последующим обеднением в зимнее время, связанное, видимо, с динамикой развития жирового тела.

Из таксоцена Утрища было исследовано три массовых вида, только у одного из них – *Polydesmus muralewiczii* – изотопный состав C и N достоверно зависел от возраста. Однако у всех видов обнаружена тенденция увеличения $\delta^{13}\text{C}$ с возрастом. Величина $\delta^{15}\text{N}$ понижалась с возрастом у *Cylindroiulus* sp. 1 и повышалась у *Julus colchicus* и *P. muralewiczii*. В Кат Тъене один из двух исследованных видов – *Nedyopus dawydoffiae* – показал достоверные изменения изотопного состава тканей с возрастом, которое выражалось в повышении содержания тяжёлых изотопов в тканях у животных на средних стадиях развития.

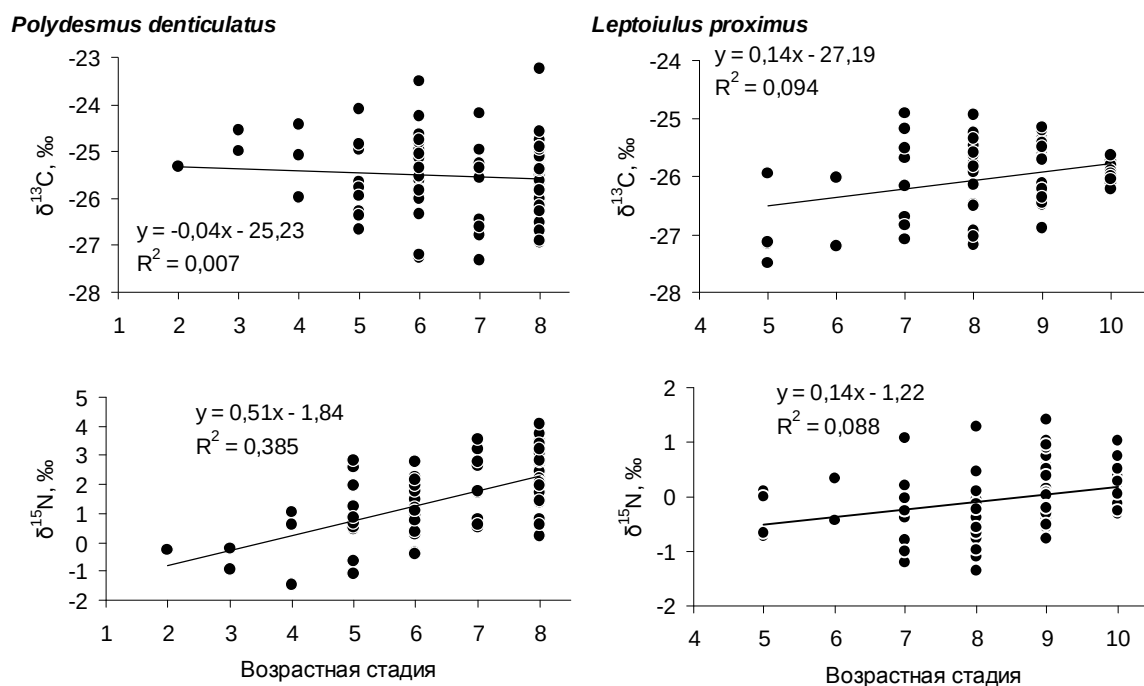


Рисунок 3. Изотопный состав тканей (^{15}N и ^{13}C) животных разных возрастов двух видов диплопод из Малинок. Одна точка соответствует одной пробе (2–5 экземпляров животных на ранних и одно животное – на поздних стадиях развития).

Таким образом, изотопный состав тканей некоторых видов диплопод меняется с возрастом, но это не является общим свойством двупарноногих многоножек. Обнаруженные возрастные и сезонные изменения изотопного состава тканей по всей видимости связаны с изменением основных пищевых объектов у ряда видов, а также с физиологическими процессами, такими как динамика развитие гонад или жирового тела.

Глава 7. Трофическая структура модельного тропического таксоцена по данным микроскопического анализа состава экскрементов

Анализ изотопного состава тканей позволяет очертить круг потенциально возможных пищевых ресурсов, однако более детальный анализ рационов тех или иных видов требует привлечения других методов. Микроскопический анализ состава экскрементов позволяет выявить остатки потреблённых материалов, однако некоторые из них, такие, как жидкие продукты гниения, микроорганизмы и т.п., не оставляют

визуально заметных следов в экскрементах. Известная концепция «масла на сухаре» (Cummins 1974, Pokarzhevskii et al. 2003) предполагает, что основной пищей животных-сапрофагов является микрофлора, а растительный материал потребляется сапрофагами лишь как субстрат-носитель, имеющий малую пищевую ценность. Это положение подтверждается совпадением изотопного состава углерода тканей диплопод и сапротрофных микроорганизмов (в обоих случаях $\delta^{13}\text{C}$ на 3–5‰ выше, чем в опаде). На данный момент не вполне ясно, какие факторы являются основными при выборе диплоподами пищевых субстратов – свойства растительного материала или свойства микрофлоры, которая его заселяет (Bonkowski et al. 1998), и какая доля усваиваемого пищевого материала приходится на микрофлору. Однако микрофлора проявляет видоспецифичные предпочтения растительного субстрата (Lodge and Cantrell 1995, Rambelli et al. 2004), и мы расценивали различия в наборе обнаруживаемых в экскрементах растительных остатков именно как различия в составе рациона разных видов диплопод.

В экскрементах диплопод Кат Тьена был обнаружен 71 компонент, которые были сгруппированы в «основные пищевые субстраты»: мох, растительные волокна, остатки членистоногих, эпителий листьев высших растений, минеральная почва, древесина, грибы из термитных садов и аморфный детрит (бесструктурный компонент растительного происхождения). Как правило, какой-либо один компонент оказывался преобладающим в отдельной пробе экскрементов одного индивидуума, остальные встречались в значительно меньшей пропорции. Некоторые виды, такие как *Termitodesmus* sp., ассоциированный с термитниками и их грибными садами, потребляли небольшое число пищевых субстратов. У других видов разнообразие рациона было значительно больше, видами-полифагами оказались *Nedyopus dawydoffiae*, *Orthomorpha* sp. 1, *Thyropygus carli*. Разные виды предпочитали разные пищевые субстраты. Было обнаружено несколько видов, у большинства индивидуумов которых в экскрементах преобладали древесные остатки, эти виды были также близки по изотопному составу тканей (Рис. 4). У *Orthomorpha* sp. 1 основным компонентом

эксскрементов были остатки эпителия, что согласуется с изотопной подписью этого вида. *Desmoxytes pilosa*, также специализированный на опаде, обладает высоким содержанием ^{15}N , что по всей видимости связано с большим количеством опада афзелии (с высоким $\delta^{15}\text{N}$) в его диете. Значительную долю эксскрементов *T. carli* составляла минеральная почва, что согласуется с высоким содержанием ^{15}N в тканях этого вида. Потребление почвы этим видом было также зафиксировано прямыми наблюдениями.

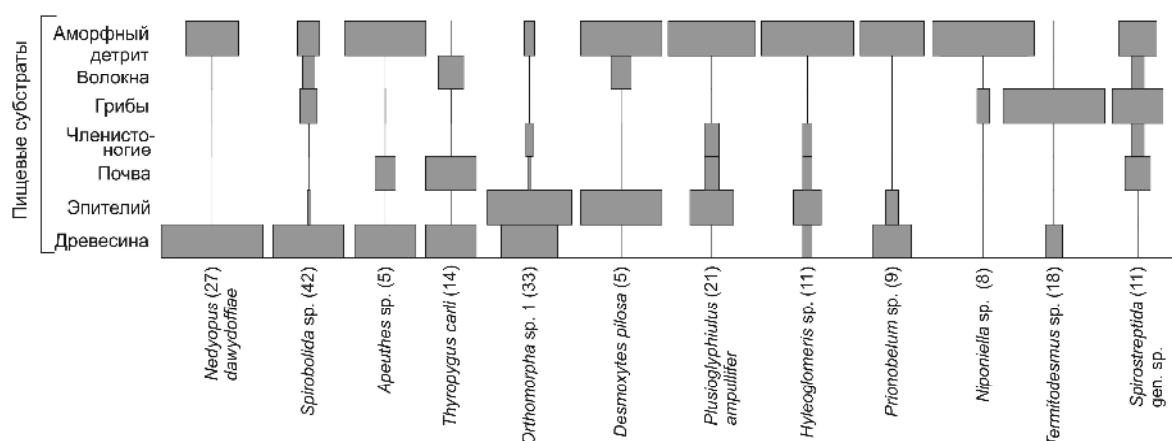


Рисунок 4. Встречаемость преобладающих пищевых субстратов (% от числа исследованных экземпляров, нижний левый блок соответствует 100%) в эксскрементах 12 видов диплопод Южного Вьетнама.

Глава 8. Морфология ротовых аппаратов некоторых видов диплопод тропического таксоцена

Наличие межвидовой трофической дифференциации позволяет предположить морфологическую дифференциацию строения ротовых аппаратов как органов, наиболее тонко приспособленных к пищевому материалу, поскольку других органов, размельчающих и перетирающих пищу, у диплопод нет. Мы обнаружили некоторые различия в морфологии жевательных частей мандибул разных видов, но отчётливой связи трофической специализации видов с ультраструктурой действующих частей мандибул обнаружено не было (Рис. 5). Существенные отличия были связаны скорее с таксономическим положением видов. К сожалению, точная интерпретация тонких межвидовых различий

строения мандибул затруднена практически полным отсутствием сведений о функциональной роли тех или иных структур. Однако подтвердилась связь количества зубчиков на гребенчатой пластинке и степенью размельчения пищевого материала (Kohler et al. 1991).

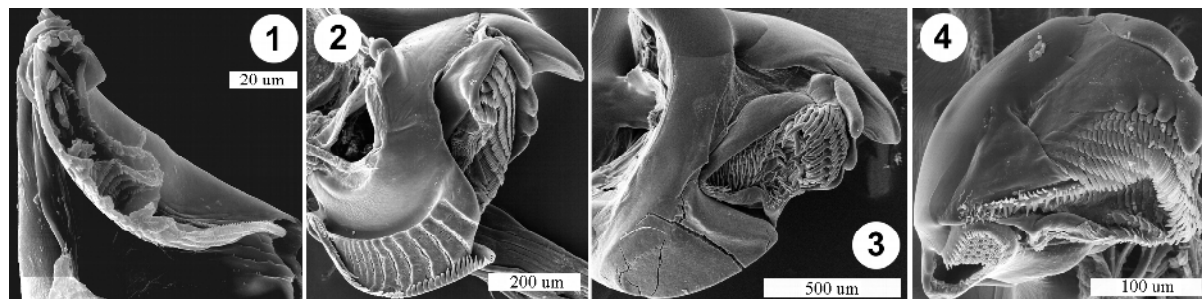


Рисунок 5. Ультраструктура мандибул некоторых видов диплопод таксоцена Южного Вьетнама: 1 – *Pseudodesmus* sp., 2 – *Helicorthomorpha holstii*, 3 – *Prionobelum* sp., 4 – *Plusioglyphiulus ampullifer*.

Глава 9. Микробиотопическое распределение диплопод в таксоценах разного видового разнообразия

На исследованных территориях были выделены различные микроместообитания, заселённые специфическим набором видов диплопод, отличающиеся доступностью пищевых субстратов и физическими параметрами окружающей среды – влажностью, температурой, колебаниями этих величин (Рис. 6). Диплоподы обоих исследованных таксоценов средней полосы России не проявили выраженных межвидовых различий в пространственных предпочтениях, большинство видов встречалось в листовом опаде и в меньшей степени – в минеральной почве, лишь один вид в Калужских Засаках, *Nemasoma varicorne*, был встречен исключительно в подкоровом пространстве гниющих валежин (Рис. 6А).

Диплоподы на Утрище встречались в основном в опаде, толщина слоя которого часто превышает 15 см и подразделяется на несколько слоёв со специфическим режимом влажности, размером фрагментов листьев и принципом их укладки.

Некоторые виды демонстрировали чёткие предпочтения того или иного слоя опада, так, *Julus colchicus*, как правило, встречался в мацерированном слое опада, а *Hirudisoma roseum* – в опаде, заселённом грибным мицелием. Вид *Trachysphaera costata* предпочитал нижние слои опада и минеральную почву, что согласуется с изотопным составом его тканей. *Nemasoma caucasicum* и *Nopoiulus kochii* встречались исключительно под корой. Однако большинство видов не демонстрировало чётких предпочтений и встречалось во всех влажных слоях опада (Рис. 6Б).

В тропическом лесу Кат Тьена было выделено 19 микроместообитаний, заселённых специфическим набором видов (Рис. 6В). Виды проявляли чёткие пространственные предпочтения. «Древесинные» виды – *Apeuthes* sp., *Nedyopus dawydoffiae* и др. предпочитали поверхность или внутреннее пространство валежин, подвешенные почвы и встречались под корой, причём предпочтения разнились среди видов. Как правило, основу их диеты составляла древесина. Виды-«эврибионты», в большинстве своём мобильные полифаги, встречались в широком наборе микроместообитаний, это были *Orthomorpha* sp. 1, *Desmoxytes pilosa*. У некоторых из них была обнаружена возрастная смена предпочитаемого набора микроместообитаний. Кроме того, было обнаружено несколько специализированных видов – *Spirostreptida* gen. sp., ассоциированный с навозом крупных травоядных млекопитающих, пещерный *Plusioglyphiulus ampullifer*, *Termitodesmus* sp., встреченный исключительно в термитниках, обитатель открытых пространств *Thyropygus carli* и другие.

Количество занятых видом микроместообитаний положительно коррелировало со средним числом разных пищевых субстратов, потребляемых одним экземпляром (Рис. 7).

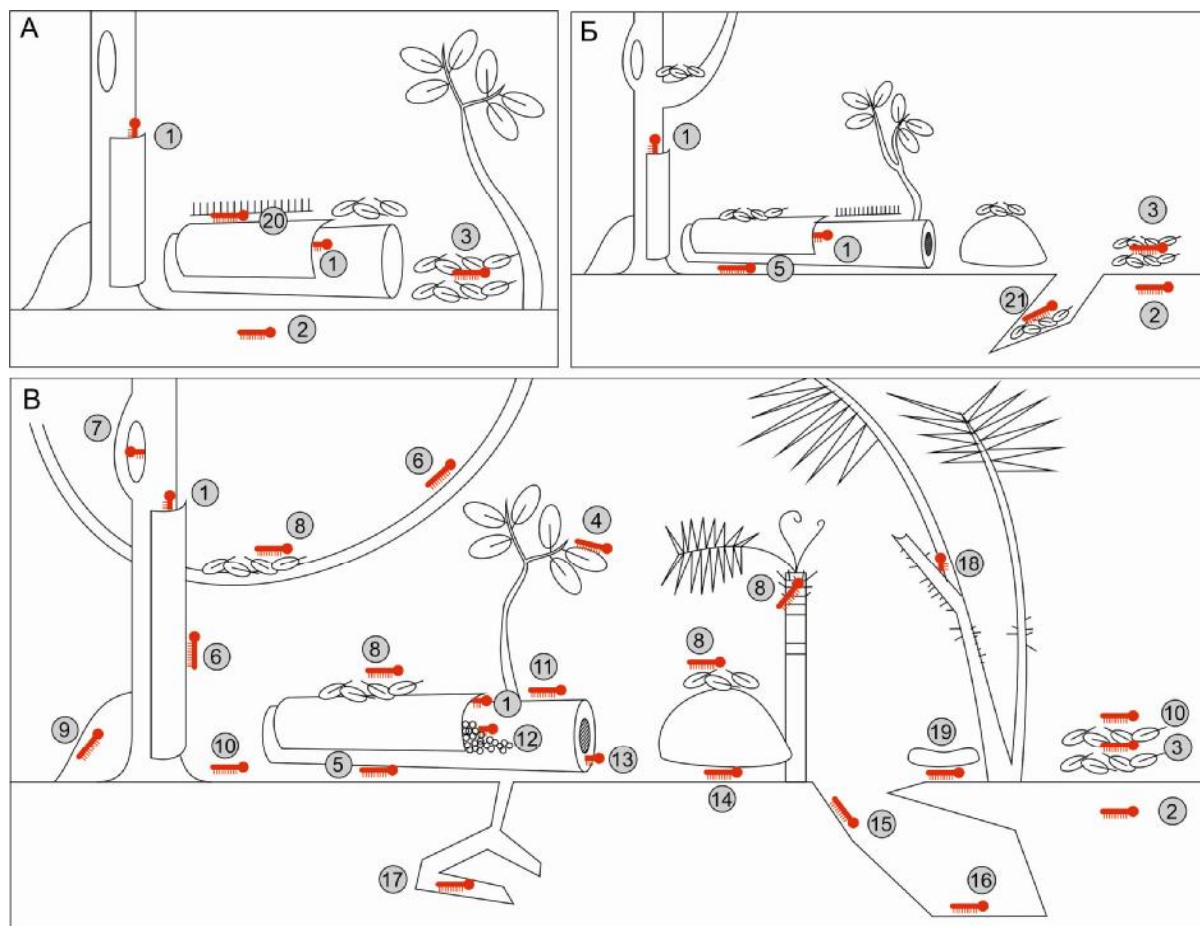


Рисунок 6. Наборы микроместообитаний (обозначены арабскими цифрами), заселенных диплоподами в лесах средней полосы (А), на Утрише (Б) и в муссонном тропическом лесу (В).

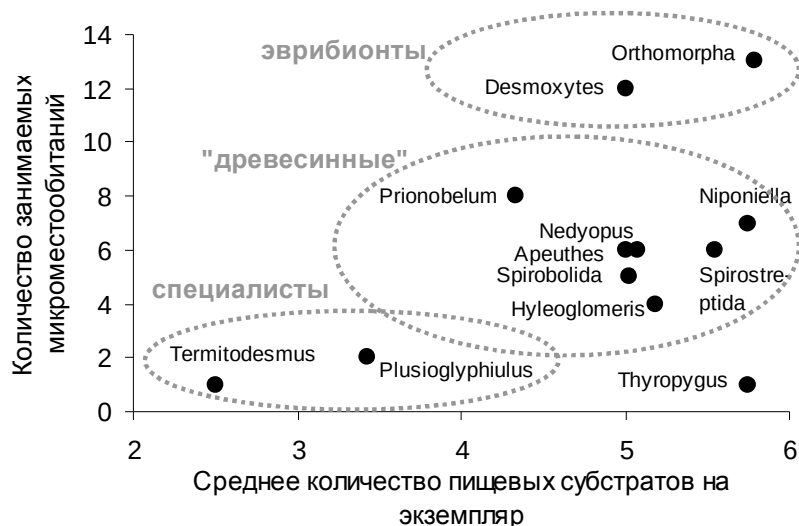


Рисунок 7. Соотношение разнообразия потребляемых пищевых субстратов (среднее число на индивид) и числа микроместообитаний, освоенных видами.

Таким образом, в тропическом таксоцене наблюдается гораздо более выраженная топическая дифференциация видов, чем в

таксоценах более северных широт. Видов, жёстко привязанных к опаду, нет. Многие местообитания, заселённые диплоподами в тропиках, присутствуют и в северных широтах, но специфического комплекса диплопод, связанных с ними, нет. Это может объясняться как климатическими особенностями – промерзанием древесных колод и остальных открытых местообитаний в северных широтах, так и эволюционно-историческими особенностями развития разных таксоценов. В относительно молодых таксоценах нетропических широт диплоподы занимают местообитание, исходно свойственное им – лесную подстилку, тогда как в муссонном тропическом лесу (где подстилка отсутствует значительную часть года) сообщество долгое время эволюционировало без катастрофических нарушений, таких как оледенения (Kime and Golovatch 2008), что стимулировало экологическую радиацию и специализацию видов.

Заключение

В результате анализа таксоценов диплопод разного видового разнообразия была выявлена положительная связь между числом видов в таксоцене, диапазоном осваиваемых пищевых ресурсов, степенью трофической дифференциации и разнообразием занимаемых микроместообитаний. Представления о диплоподах как типичных первичных сапрофагах, обитающих в лесной подстилке, сформированные при исследовании сообществ смешанных и широколиственных лесов (Стриганова 1980), заметно расширились при анализе тропических таксоценов. Значительная трофическая дифференциация многовидового тропического таксоцена диплопод оказалась сравнимой с дифференциацией, характерной для таксоценов микросапрофагов аналогичного видового богатства (Рис. 8). В таксоценах микросапрофагов одним из основных механизмов, с помощью которых достигается трофическая дифференциация, является разделение видов в пространстве (в масштабе, сравнимом с размерами тела исследуемых объектов, Hansen and Coleman 1998). Исследование пространственной структуры тропического таксоцена диплопод выявило чёткую специализацию – лишь небольшая часть видов оказалась «эврибионтами», тогда как

остальные проявили в той или иной степени жёсткую связь со специфическими микроместообитаниями. Таким образом, высокое видовое разнообразие крупных почвенных сапрофагов, особенно в тропическом лесу, по всей видимости, поддерживается сопряжением трофической и топической дифференциации видов в пределах таксоцена.

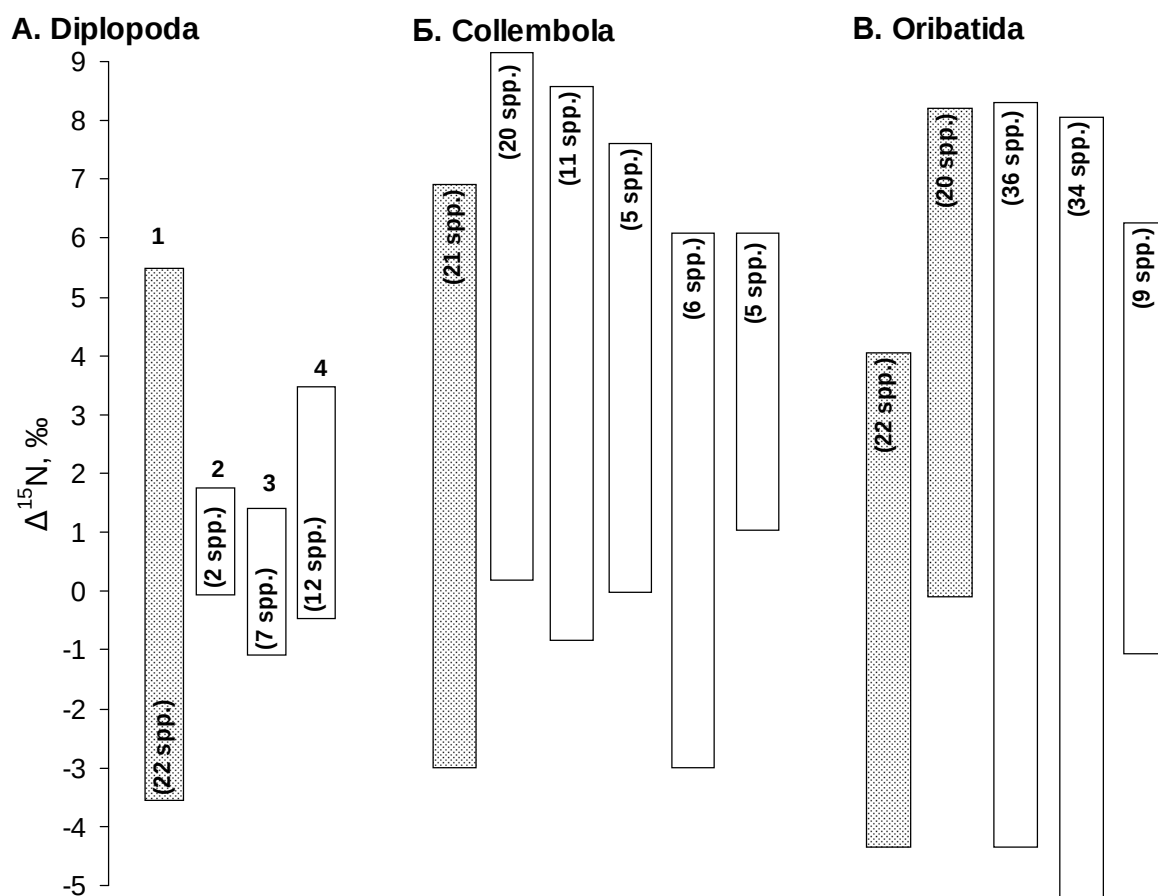


Рисунок 8. Диапазон изотопного состава азота тканей почвенных беспозвоночных в лесных экосистемах тропического (точечная заливка) и умеренного климата (незалитые бруски) по собственным и литературным данным. Ширина диапазона $\delta^{15}\text{N}$ (Δ) расценивается как степень трофической дифференциации. А. Диплоподы (1: Кат Тьен, 2: Малинки, 3: Калужские Засеки, 4: Утриш). Б. Коллемболы. В. Панцирные клещи. Во всех случаях показан диапазон отличий $\delta^{15}\text{N}$ животных от среднего $\delta^{15}\text{N}$ опада. В каждом бруске отмечено число исследованных видов.

Выводы

1. Обнаружены устойчивые различия изотопного состава С и N разных тканей диплопод (мышцы, наружные покровы, жировое тело и др.), разработан метод математической коррекции, позволяющий приводить изотопный состав различных тканей к изотопному составу мышц, что даёт возможность сравнивать изотопный состав животных разных видов и разного возраста.
2. Выявлены изменения изотопного состава тканей диплопод в процессе онтогенеза, которые предполагают возрастные изменения в составе рациона. Однако единых закономерностей изменения изотопного состава тканей с возрастом у разных видов диплопод не обнаружено.
3. Согласно данным изотопного анализа, в таксоценах диплопод умеренного, а также средиземноморского климата, состоящих из 10–15 видов, степень трофической дифференциации видов невелика. Таксоцен муссонного тропического леса, состоящий из более чем 36 видов, характеризуется значительной трофической дифференциацией, в континууме видов выделяются группы с разными основными пищевыми субстратами.
4. В таксоцене диплопод тропического леса с помощью микроскопического анализа состава экскрементов обнаружено разделение видов на полифагов и олигофагов. Выделены группы преимущественных ксилофагов, первичных потребителей опада, копрофагов, специализированных микофагов и др.
5. С помощью электронной микроскопии исследовано строение ротового аппарата (мандибул) 10 видов тропических диплопод. Ультраструктура мандибул варьирует, однако различия связаны в основном с таксономией видов. Функциональная интерпретация морфологических вариаций и трактовка этих различий с точки зрения трофической специализации затруднена из-за отсутствия сведений о функциональной нагрузке тех или иных структур.
6. Популяции диплопод умеренного и в значительной степени средиземноморского климата ассоциированы в основном с лесной подстилкой, за исключением единичных видов,

обитающих под корой. В тропическом таксоцено большинство видов демонстрирует чёткие топические предпочтения, вплоть до жёсткой специализации к конкретному местообитанию.

7. Выявлена прямая корреляция между количеством видов диплопод в таксоцено и степенью трофической и топической дифференциации этих видов. Межвидовая топическая и сопряженная с ней трофическая дифференциация, по всей видимости, являются важным механизмом, поддерживающим видовое разнообразие таксоценов крупных сапрофагов.

Список публикаций по теме диссертации.

1. Семенюк И.И., Тиунов А.В. 2011. Дифференциация трофических ниш в сообществах диплопод лесов умеренной и тропической зоны. Вестник Московского университета, сер. 16. Биология, 2: 29–31.
2. Семенюк И.И., Тиунов А.В. 2011. Сходство трофических ниш диплопод (Myriapoda, Diplopoda) в широколиственном лесу подтверждается изотопным анализом ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Известия РАН. Серия биологическая, №3: 340–349.
3. Семенюк И. И., Тиунов А. В. 2011. Внутривидовая дисперсия и возрастные изменения изотопного состава ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) тканей диплопод (Myriapoda, Diplopoda). Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского, № 25: 428–436.
4. Golovatch S.I., Semenyuk I.I. 2010. On several new or poorly-known Oriental Paradoxosomatidae (Diplopoda: Polydesmida), X. Arthropoda selecta, Vol. 19 (3): 123–127.
5. Golovatch S.I., Semenyuk I.I., VandenSpiegel D., Anichkin A.E. 2011. Three new species of the millipede family Pyrgodesmidae from Nam Cat Tien National Park, southern Vietnam (Diplopoda: Polydesmida). Arthropoda Selecta, Vol. 20 (1): 1–9.
6. Semenyuk I.I., Tiunov A.V., Golovatch S.I. 2011. Structure of mandibles in relation to trophic niche differentiation in a tropical millipede community. International Journal of Myriapodology, 6: 37–49.
7. Семенюк И.И., Тиунов А.В. 2011. Трофическая дифференциация видов в сообществе диплопод (Diplopoda, Myriapoda) по данным изотопного анализа. В кн.: Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса

- (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам): М.: Товарищество научных изданий КМК., стр. 254–273.
8. Семенюк И.И. 2008. Изотопная дифференциация диплопод заповедника Калужские Засеки. Проблемы почвенной зоологии. Материалы XV Всерос. совещания по почвенной зоологии, стр. 209–210.
 9. Семенюк И.И. 2010. Население и изотопная дифференциация диплопод тропического муссонного леса (Национальный парк Кат-Тьен, Южный Вьетнам). В сборнике "Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых" под ред. В.В. Рожнова. Москва, стр. 301–307.
 10. Семенюк И.И. 2010. Дифференциация трофических ниш в сообществах диплопод лесов умеренной и тропической зоны. Тезисы докладов XVII международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2010», секция «биология». Москва, стр. 130–131.
 11. Семенюк И.И. 2010. Дифференциация трофических ниш диплопод (Diplopoda, Myriapoda) в тропическом лесу (по данным изотопного анализа). В кн.: Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы IV Всероссийской конференции, Йошкар-Ола, стр. 384–386.
 12. Semenyuk I.I., Tiunov A.V. 2011. Intra-species variation and age-related changes in the isotopic composition ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of millipedes (Myriapoda, Diplopoda). Abstracts of XIII Nordic Ecology Meeting, 2011. (<https://www.jyu.fi/bioenv/en/research/nssz13>).
 13. Semenyuk I.I. 2012. Mechanisms supporting the diversity of saprotrophic animals in tropical soils: spatial and trophic niche differentiation in a species-rich millipede community. Abstracts of XVI International Colloquium on Soil Zoology, Coimbra, 2012. (<http://www.icszcoimbra.com/joo/index.php>).
 14. Golovatch S.I., Wesener T., Mauriès J.-P., Semenyuk I.I. 2012. On the identities of *Cryxus* Leach, 1814 and *Zephronia* Gray, 1832, the oldest generic names in the millipede order Sphaerotheriida (Diplopoda). *Arthropoda Selecta*, 21 (4) (в печати).