

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ
ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РАН

На правах рукописи

Гончаров Антон Александрович

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

03.02.08 – экология
(биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук А.В. Тиунов

Москва

2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1. Особенности среды обитания почвенных беспозвоночных.....	12
1.2. Основные источники органического углерода в детритных пищевых сетях	14
Растительный опад	16
Прижизненные выделения корней растений.....	19
Органическое вещество почвы	20
Почвенные водоросли	21
1.3. Обзор экологических классификаций почвенной фауны	23
1.4. Трофические связи почвенных беспозвоночных	26
Малощетинковые черви	27
Коллемболы	29
Многоножки	30
Пауки	32
Насекомые	33
Мокрицы	37
1.5. Понятия «пища» и «источник энергии» в детритных пищевых сетях.....	38
1.6. Современные представления о функционировании детритных пищевых сетей	40
1.7. Фракционирование стабильных изотопов углерода и азота в пищевых цепях	44
ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ	47
2.1. Полевые исследования.....	47
2.2. Полевые эксперименты.....	54
2.3. Изотопный анализ	58
2.4. Статистическая обработка результатов.....	58
2.6. Изотопный состав разных частей тела почвенных беспозвоночных	59
Carabidae	60
Curculionidae	62
Elateridae	63
Scarabaeidae	65
Tenebrionidae.....	68
ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЧВ	70
3.1. Окский заповедник.....	70
3.2. Полистовский заповедник	79
3.3. Печоро-Илычский заповедник.....	93
3.4. Черноголовская биостанция	100
3.5. Разделение трофических ниш ключевых таксономических групп почвенных беспозвоночных	105
3.6. Различия пространственной организации трофических ниш хищников и сапрофагов	111
3.7. Обсуждение результатов главы 3	113
ГЛАВА 4. ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА В ДЕТРИТНЫЕ ПИЩЕВЫЕ СЕТИ....	119
4.1. Оценка роли валежа ели сибирской (<i>Picea obovata</i>) в энергетике почвенных беспозвоночных (полевое исследование)	119
4.2. Оценка роли наземных водорослей в энергетике подстилочных беспозвоночных (полевой эксперимент).....	123

4.3. Оценка роли свежезафиксированного углерода ели европейской (<i>Picea abies</i>) в энергетике почвенных беспозвоночных (полевой эксперимент).....	127
4.4. Обсуждение результатов главы 4.....	136
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	143
ВЫВОДЫ.....	145
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	147
ПРИЛОЖЕНИЕ	166

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы

В наземных экосистемах сосуществуют две взаимосвязанных пищевых сети: пастбищная и детритная. В состав пастбищной сети входят высшие растения, фитофаги и консументы более высоких порядков. Продуценты в пастбищной сети выступают первичным источником органического углерода в экосистеме. Сапротрофные микроорганизмы, беспозвоночные и их потребители формируют детритную пищевую сеть. Этот компонент ответствен за минерализацию органического вещества, высвобождение и круговорот биогенных элементов в экосистеме. Взаимодействия, которые возникают внутри этих двух типов пищевых сетей и между ними определяют функциональное единство наземной экосистемы (Гиляров 1973, Wardle 2002, Shurin et al. 2006).

Таксономический состав организмов, обитающих в почве, чрезвычайно широк и включает бактерий, простейших, грибы, почвенные водоросли, беспозвоночных и позвоночных животных. Большинство типичных педобионтов наземных экосистем – гетеротрофы (за исключением многих почвенных водорослей) (Гиляров 1949, Swift et al. 1979). Почти все организмы, входящие в детритные пищевые сети наземных экосистем, на определенной части жизненного цикла топически и трофически связаны с почвой или растительными остатками (Ghilarov 1977). Основным источником энергии для низших звеньев детритных пищевых сетей выступает органическое вещество, содержащееся в растительных остатках, почве, а также корневых выделениях высших растений (Hättenschwiler et al. 2005, Kuzyakov and Gavrichkova 2010, Schmidt et al. 2011). Мощность потока мертвого органического вещества, поступающего в почву, чрезвычайно высока и достигает 99% от общего количества органики, ассимилированной продуцентами (Begon et al. 1996). Вследствие этого в почве доминируют организмы, трофически связанные с детритными пищевыми цепями. Однако, многие представители почвенного населения – фитофаги (т.е. элементы пастбищных пищевых сетей), питающиеся живыми тканями продуцентов, которые расположены в толще почвы или на ее поверхности: корнями и корневищами растений, клетками почвенных водорослей и др. (Стриганова 1980). Ряд групп педобионтов, потребляющих связанную с корнями микрофлору (в том числе микоризную), сложно отнести к определенному типу пищевой сети (Bonkowski et al. 2009): с одной стороны, они энергетически связаны с живыми растениями, а не с растительными остатками, но, с другой стороны, они не питаются живыми тканями продуцентов. Кроме того, среди педобионтов, в том числе консументов первых порядков, широко распространена полифагия и лабильность пищевого поведения (Стриганова 1980). Таким образом, многочисленные связи между пастбищной и детритной пищевой сетями присутствуют уже на нижних трофических уровнях.

Среди хищных беспозвоночных, занимающих верхний трофический уровень в детритных пищевых сетях, широко распространена полифагия (Wardle 1995, Thompson et al. 2007). Принято считать, что почвенные хищные беспозвоночные сдерживают численность ряда групп почвенных сапрофагов (Определитель обитающих... 1964, Wise et al. 2006, Minelli 2011). Несмотря на то, что локальное видовое разнообразие и обилие хищников в почве очень велико, вопрос о принципах разделения трофических ниш хищных беспозвоночных разработан лишь для отдельных семейств (Шарова 1981, Тихомирова 1967, 1973, 1982), но не для целого сообщества. С позиций теорий, разработанных на примере водных экосистем (Nesky and Hesselein 1995), важна роль высших хищников при поддержании функционального единства сообщества (Rooney et al. 2006), а также интеграции экосистем разных типов (Vannote et al. 1980, Junk et al. 1989, Thorp and DeLong 1994, Anderson and Polis 1998, Bouchard and Bjorndal 2000, MacAvoy et al. 2000). Тем не менее, роль консументов верхних трофических уровней в детритных пищевых сетях исследована слабо (Kato et al. 2010). С учетом того, что для ряда таксономических групп почвенных хищников известно питание растительной пищей наряду с животной, а также фитофагами (Lewis 1965, Hengeveld 1980, Lindroth 1992), следует полагать, что почвенные хищники играют важную роль в интеграции пастбищных и детритных пищевых сетей на верхних трофических уровнях.

В рационе крупных (мезофауна) почвенных сапрофагов присутствует значительное количество органического вещества, произведенного микроорганизмами (Стриганова 1980, Тиунов 2007а). Углерод и азот, содержащийся в растительных остатках, потребляется этой трофической группой беспозвоночных преимущественно не напрямую, а опосредованно, через микробное звено (Swift et al. 1979, Hunt et al. 1987). Вследствие этого большинство сапрофагов, обитающих в бореальных лесах, по типу питания относятся к микробофагам. Непосредственным источником энергии для этих беспозвоночных служат сапротрофные микроорганизмы (Moore et al. 2004).

Структура пищевых связей и видовой состав сообщества почвенной биоты в значительной степени определяют степень устойчивости детритных пищевых сетей (Wardle 2002). В лесных экосистемах умеренных широт достаточно полно исследованы таксономический состав и обилие почвенных водорослей (Алексахина и Штина 1984), беспозвоночных животных (например, Добровольский и др. 2003, Стриганова и Порядина 2005), много внимания уделялось изучению видового разнообразия почвенных грибов (Марфенина 2005, Stenlid et al. 2008) и бактерий (Добровольская и Звягинцев 2002, De Vos 2011). Подробно исследованы физико-химические характеристики разных типов мертвого органического вещества, которые служат источником углерода (= энергии) для этих почвенных организмов: растительного опада (Lorenz and Lal 2010), корневых выделений растений

(Kuzyakov and Domanski 2000), стабилизированного органического вещества почвы (Карпачевский 1981, Gleixner 2013). В ряде прямых экспериментов было продемонстрировано, что активность почвенных организмов-деструкторов (как микроорганизмов, так и более крупных животных) лимитирована доступностью углерода (напр. Scheu and Schaefer 1998, Tiunov and Scheu 2004).

Однако общие принципы функционирования детритных пищевых сетей изучены в очень малой степени, в результате чего этот компонент наземных экосистем в течение уже многих десятилетий рассматривается экологами как «черный ящик» (Одум 1975, Wardle 2002). Причиной наличия обширных лакун в понимании внутреннего устройства детритных пищевых сетей выступает значительное своеобразие их основных свойств: отсутствие обратных связей в системе «ресурс – первичный консумент» (Pimm 1982) и пищевой специализации на базовых трофических уровнях (Begon et al. 1996), невозможность или значительная ограниченность возможности прямых наблюдений за жизнедеятельностью большинства педобионтов (Wardle 2002). Вследствие этого, результаты исследований трофических взаимодействий в сложных модельных сообществах, включающих три и более трофических уровня, зачастую неожиданны или противоречивы (Begon et al. 1996).

Большинство экологических теорий разработано на сравнительно простых для наблюдений сообществах: поверхностном слое водных экосистем, пастбищных пищевых цепях наземных экосистем, и не всегда приложимо к почвенным системам (Wardle 2002). В частности, конкурентно-равновесная теория Хейрстона, Смита и Слободкина (Hairston et al. 1960) не полностью согласуется с данными, получаемыми при исследовании детритных пищевых сетей (Wardle 2002, Кузнецова 2005, Стриганова 2006).

Помимо недостаточной разработанности теоретической базы, исследование функционирования детритных пищевых сетей затруднено высоким уровнем видового разнообразия почвенного населения (Anderson 1975), сильно выраженной сезонной и пространственной гетерогенностью физико-химических свойств почвы, основной среды обитания педобионтов (Berg and Bengtsson 2007, Покаржевский и др. 2007), а также неоднородностью распределения основных источников энергии (Ананьева и др. 2011, Смирнова и др. 2011). Кроме того, для педобионтов из разных размерных групп почва имеет принципиально разные физические свойства (Гиляров 1949).

Считается, что крупные почвенные беспозвоночные из размерной группы мезофауны (Гиляров 1941), или макрофауны (Swift et al. 1979), в качестве основного пищевого субстрата используют лиственный опад и органическое вещество почвы (Стриганова 1980). Однако в лесных экосистемах существует ряд других источников органического углерода, имеющих значительное обилие и потенциальную доступность для крупных почвенных беспозвоночных,

например, стволовой опад древесных растений (валеж), выделения корней высших растений, почвенные водоросли.

Из-за химической инертности структурных компонентов древесины (целлюлозы и лигнина), крупный валеж формирует долговременно существующий концентрат органического вещества в лесных экосистемах (Мамаев 1977, Никитин и др. 1978, Ефремов и др. 1998, Кузнецова и др. 2001). Упавшие стволы деревьев создают особую экологическую нишу со стабильной влажностью субстрата, низким содержанием углерода в почве, своеобразным видовым составом травянистой растительности и грибной флоры (Радюкина 2007, Stenlid et al. 2008, Луговая и др. 2013). По мере деструкции валежа закономерно изменяется видовой состав беспозвоночных-ксилобионтов, и на конечных стадиях разложения колоды заселяются почвенными беспозвоночными (Мамаев 1977). Известно, что ряд групп эпигейных и эндогейных педобионтов имеет выраженную топическую приуроченность к крупному валежу (Семенюк 2012, Persson et al. 2013). Однако вопрос о трофических связях почвенных беспозвоночных с мертвой древесиной и ксилотрофной микрофлорой исследован лишь на примере панцирных (Erdmann et al. 2007, Fisher et al. 2010) и гамазовых (Gwiazdowicz et al. 2011) клещей, а также некоторых жесткокрылых (Щигель 2002). Принимая во внимание, что запас мертвой древесины в бореальных лесах составляет 2200 ± 250 г С/м², достигая в старовозрастных лесах величины 3220 г С/м² (Прокушкин и др. 1998, Ваганов и др. 2005, Трефилова 2007, Ефремова и др. 2009, Модели изменения... 2009, Мазуркин и Михайлова 2009), изучение пищевых связей, видового состава и обилия почвенных беспозвоночных, населяющих валеж, имеет важное значение для получения объективных представлений о функционировании детритных пищевых сетей.

Почвенные водоросли – единственная группа специализированных педобионтов, представленная преимущественно автотрофными организмами (Штина и Голлербах 1976). Богатые жирами и витаминами клетки большинства почвенных водорослей имеют слабо склеротизированные стенки и образуют в почве и опаде скопления, поэтому они могут быть важным пищевым ресурсом для немикроскопических почвенных беспозвоночных (Штина 1985, Lukesova and Frouz 2007). В тундровых сообществах почвенные водоросли составляют важную часть рациона многих представителей мезофауны (Стриганова 1980). Кроме того, в ряде лабораторных опытов выявлена значительная доля почвенных водорослей в рационе коллембол (Schmidt et al. 2003, Scheu and Folger 2004). Эти данные, однако, свидетельствуют лишь о потенциальной важности почвенных водорослей в энергетике почвенных беспозвоночных. В лесных экосистемах основная часть первичной продукции приходится на высшие растения, а активность альгофлоры, населяющей подстилку и почву, в значительной степени ограничена недостатком света и питательных веществ (Штина и Голлербах 1976). Вследствие этого

важность почвенных водорослей в рационе немикроскопических педобионтов в реальных сообществах может быть значительно ниже по сравнению с данными лабораторных экспериментов.

В лесных экосистемах высшие растения выделяют в почву через корни значительное (от 10 до 50% зафиксированного углерода) количество низкомолекулярных органических соединений (Гродзинский 1965, Persson 1978, Kuzyakov and Domanski 2000, Jones et al. 2009). Эти вещества утилизируются микрофлорой и микрофауной, населяющей ризосферу, в том числе бактериями, простейшими, микоризными грибами и почвенными нематодами из разных трофических групп (Norton et al. 1990; Kuzyakov and Domanski 2000, Bonkowski et al. 2009, Kuzyakov and Gavrichkova 2010). Кроме того, в последнее десятилетие опубликован ряд работ, в которых активно обсуждается заметный вклад корневых выделений в энергетику ряда групп крупных почвенных беспозвоночных (Ostle et al. 2007, Pollierer et al. 2007, 2012, Eissfeller et al. 2013, Гончаров и Тиунов 2013). Однако полученные в разных исследованиях данные значительно различаются и в некоторой степени противоречат друг другу, что свидетельствует о недостатке понимания роли корневых выделений, которую они играют в жизнедеятельности почвенных беспозвоночных.

Количественная оценка вклада разных источников углерода в энергетику сообществ почвенных беспозвоночных затруднена разнообразием педобионтов и потенциальных пищевых субстратов, а также неравномерностью их доступности в пространстве и времени (Стриганова 1980, Wardle 2002). Вследствие этого количественные оценки параметров жизнедеятельности педобионтов (физиологические характеристики, численность и др.) имеют выраженные различия, зависящие от локальных условий биогеоценоза (Ghilarov 1977, Begon et al. 1996). Поэтому важную роль в понимании принципов функционирования детритной пищевой сети играют качественные оценки трофических связей почвенных беспозвоночных, основанные на регистрации наличия/отсутствия или увеличения/уменьшения изменений изучаемой характеристики объекта (обилие, пространственное распределение, средний размер или вес особи в популяции и т.п.) при манипулировании доступностью изучаемого пищевого субстрата.

Поступление энергии в детритные пищевые сети происходит в составе нескольких в значительной степени независимых потоков, представленных растительным опадом (надземным и подземным), органическим веществом почвы, корневыми выделениями, почвенными водорослями. Эти потоки имеют разную мощность: наибольший вклад вносят углерод растительного опада и гумуса (Кузнецова и др. 2001, Ермоленко 2002, Wardle 2002, Berg and McClaugherty 2008, Gleixner 2013). С точки зрения теории энергетических каналов (Moore et al. 1988, 1989, 1993), для стабильного функционирования детритного блока экосистем и поддержания высокого видового разнообразия входящих в него организмов важную роль

играют отсутствие синхронизированности сезонной динамики проходящих через него потоков энергии, а также различия химического состава веществ, слагающих каждый из этих потоков (Rooney et al. 2006). Вследствие этого такие относительно маломощные источники энергии, как крупный валеж, корневые выделения или почвенные водоросли могут иметь большое значение для поддержания функционального разнообразия детритных пищевых сетей, дополняя мощные потоки из опада и почвенного гумуса. Степень важности этих маломощных источников энергии в функционировании детритных пищевых сетей слабо изучена, так как при функциональных исследованиях основное внимание обычно уделяется опаду и органическому веществу почвы. Наличие разнообразных и неоднородно распределенных в пространстве источников энергии в сочетании с малоподвижностью почвенной фауны приводит к компартментализации локальных пищевых цепей. В этой ситуации активно перемещающиеся почвенные хищники могут играть ключевую роль в интеграции детритной пищевой сети.

Можно полагать, что важность корневого углерода и углерода мертвой древесины особенно велика в бореальных лесах, где доминируют облигатно эктомикоризные породы, продуцирующие большое количество корневых выделений (Kuzyakov and Domanski 2000), а темпы деструкции крупных растительных остатков невелики, вследствие чего накапливаются огромные запасы валежа, потенциально доступные для почвенных беспозвоночных (Мамаев 1977). Степень важности этих маломощных источников энергии в функционировании детритных пищевых сетей слабо изучена, так как при функциональных исследованиях детритного блока экосистем основное внимание уделяется опаду и органическому веществу почвы.

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

Цели и задачи исследования.

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

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

1. Исследовать трофическую (по данным изотопного анализа) структуру почвенного населения в бореальных и гемибореальных лесах.
2. Оценить различия трофических ниш, занимаемых представителями разных таксономических групп хищных почвенных беспозвоночных.

3. Исследовать видовой состав и трофическую структуру сообщества почвенных беспозвоночных, заселяющих валеж ели сильной степени деструкции.
4. В полевом эксперименте исследовать роль почвенных водорослей в питании подстилочных беспозвоночных.
5. В полевом эксперименте оценить эффективность освоения почвенными беспозвоночными органического углерода, поступающего в почву через корневую систему ели.

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

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные результаты позволяют расширить представления о принципах функционирования детритных пищевых сетей как на локальном (микростациональном), так и на более высоком (биотопическом) уровне организации. Полученные данные необходимы для разработки и совершенствования методов оценки роли почвенных животных в функционировании бореальных лесов. Результаты исследования могут быть использованы при моделировании широкого круга процессов, связанных с детритными пищевыми сетями: динамики органического вещества почвы (в том числе процессов депонирования и эмиссии углерода), сукцессионных изменений видового состава и трофической структуры сообщества почвенной мезофауны, биологического контроля сельскохозяйственных вредителей со стороны почвенных хищников. Усовершенствованы методы применения изотопного анализа в почвенно-экологических исследованиях. Результаты работы были использованы при выполнении Государственного контракта «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем», выполненного в рамках федеральной

целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2013 годы».

Положения, выносимые на защиту.

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

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Особенности среды обитания почвенных беспозвоночных

Почва служит средой обитания для большинства организмов, входящих в детритные пищевые сети (Swift et al. 1979, Wardle 2002). Почва представляет собой полидисперсную трехфазную систему, твердая фаза состоит из частиц различной величины, промежутки между которыми заполнены водой или воздухом. Благодаря большому количеству полостей разного размера между почвенными частицами почва пронизана большим количеством ходов, расположенных в направлении всех трех измерений. Вследствие этого в почве возможно многоярусное существование организмов (Гиляров 1949).

Трофические и топические взаимоотношения обитающих в почве организмов (бактерий, простейших, грибов, растений и животных) служат основой для формирования структуры детритной пищевой сети. Детритная пищевая сеть – важная функциональная часть наземных экосистем, ответственная за минерализацию мертвого органического вещества и возвращение биогенных элементов в биологический круговорот (Гиляров 1951). В детритных пищевых сетях утилизируется от 70 до 99% энергии, накапливаемой наземными растениями в луговых или лесных сообществах (Begon et al. 1996, Wardle 2002). Детритному блоку свойственна сложная структурно-функциональная организация, важнейшими аспектами которой выступают (1) тесная связь категорий «пища» и «среда обитания», (2) значительная неоднородность пространственного распределения основных энергетических ресурсов и живых организмов, (3) большое разнообразие видов и жизненных форм почвенных организмов, часто проявляющих значительную пластичность пищевого поведения (Гиляров 1944, Anderson 1975, Стриганова 1980).

Так как детритные пищевые сети локализованы преимущественно в почве, ее физико-химические характеристики определяют многие свойства этого компонента наземных экосистем. В почве умеренных широт наблюдается вертикальный нисходящий градиент уменьшения температуры в летний период и его инверсия зимой, а уже на глубине около 15 см суточные и сезонные изменения температуры сглаживаются по сравнению с поверхностью почвы или атмосферной температурой. Как правило, при повышении температуры почвы уменьшается ее влажность и увеличивается степень аэрации. Кроме того, в почве наблюдается вертикальный градиент уменьшения содержания кислорода и увеличения содержания углекислого газа. Все эти свойства почвы естественным образом ограничивают глубину распространения аэробных педобионтов (Гиляров 1949).

Присутствие в почве большого количества ходов и полостей, формирующихся как вследствие структурных свойств почвы, так и благодаря жизнедеятельности растений и животных, обеспечивает наличие значительного количества топических ниш, поддерживающих

видовое разнообразие педобионтов (Гиляров 1949, MacArthur 1964). При этом микроскопические формы (бактерии и простейшие) обитают в водных пленках, расположенных в полостях между частицами почвы, мелкие беспозвоночные передвигаются по естественным ходам, образующимися между почвенными частицами, а крупные беспозвоночные и позвоночные животные при передвижении в почве формируют новые ходы и полости (Гиляров 1949, Swift et al. 1979).

Высокая плотность почвы (по сравнению, например, с водой или воздухом) препятствует быстрому перемещению вещества как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Вследствие этого в почве наблюдается значительная компартментализация участков, имеющих разные физико-химические и биологические характеристики. Например, в смешанных лесах расположенные на площади 40 – 50 м² соседние участки почвы (до 10 м в поперечнике) могут различаться по содержанию общего углерода в 17 раз, общего азота – в 5 раз, микробиального углерода – более чем в 300 раз, по уровню почвенного дыхания в 6 – 100 раз, по относительной влажности – в 10 раз (Smithwick et al. 2005, Jordan et. al. 2009, Ананьева и др. 2011).

В лесных экосистемах верхний горизонт почвы содержит большое количество органических соединений, служащих источником пищи для почвенного населения. Эти вещества входят в состав разнородных образований: растительные и животные остатки разной степени деструкции, живые ткани и продукты жизнедеятельности микроорганизмов, гумусированное органическое вещество почвы. Перечисленные типы источников пищи, расположенных в почве и на ее поверхности, кардинально различаются по таким важным для консумента свойствам, как химический состав, усваиваемость, обилие, сезонные и пространственные особенности распределения (Кузнецова и др. 2001, Ермоленко 2002, Berg and McLaugherty 2008). Наибольшее количество органического углерода, локализованного в почве и доступного для потребления почвенным населением, находится в составе гумуса (органического вещества почвы) и растительного опада. Важнейшие свойства этих пищевых субстратов для почвенных организмов – широкая распространенность и доступность для обнаружения, а также относительно низкая пищевая ценность, в том числе из-за широкого соотношения C:N и высокого содержания устойчивых полимерных соединений (Wardle 2002, Berg and McLaugherty 2008, Gleixner 2013). С другой стороны, и органическое вещество почвы (из-за свойств окружающей почвы), и растительный опад (из-за особенностей физиологии сформировавшего опад растения, а также степени деструкции) имеют значительные локальные различия химического состава, обуславливающие разную их усваиваемость консументами (Стриганова 1980). Вследствие этого в почве наблюдается пространственная и временная неоднородность свойств пищевых субстратов, что, в совокупности с неоднородностью физико-

химических условий, приводит к локальным различиям видового состава сообщества педобионтов и в конечном итоге к компартментализации локальных пищевых цепей (Kato et al. 2010).

Вышеперечисленные свойства почвы и пищевых субстратов определяют, в свою очередь, ряд особенностей экологии почвенных обитателей. Сочетание структурных особенностей почвы и возможности в некоторой степени обособленного существования локальных пищевых цепей способствуют формированию таксономически и функционально разнообразного сообщества (Anderson 1975). Высокая плотность почвы и низкая энергетическая ценность наиболее распространенных пищевых ресурсов ограничивает появление форм, активно перемещающихся в ее толще. Значительная доля почвенного населения представлена сравнительно малоподвижными (относительно обитателей воздушной или водной среды) животными, способными эффективно использовать широкодоступные, но «низкокачественные» органические соединения. Наконец, важным свойством, объединяющим почву и ее население, выступает возможность непосредственного влияния жизнедеятельности педобионтов на локальные свойства их среды обитания (Darwin 1881, Гиляров 1951), что невозможно в условиях воздушной среды и значительно в меньшей степени выражено в водных экосистемах (Моисеев 1989).

Таким образом, свойства почвы как среды обитания способствуют формированию многочисленных топических и трофических взаимодействий между педобионтами в детритных пищевых сетях.

1.2. Основные источники органического углерода в детритных пищевых сетях

Гетеротрофные аэробные организмы получают всю необходимую энергию в результате окисления органических веществ, получаемых с пищей. В ходе свободного окисления, субстратом для которого выступает широкий круг органических соединений, энергия химических связей в пище преобразуется в тепловую и рассеивается. В ходе окисления, сопряженного с фосфорилированием аденозиндифосфата (АДФ), энергия химических связей накапливается в виде макроэргических связей универсальных переносчиков энергии и используется консументом для поддержания метаболизма. В качестве непосредственных субстратов для этого типа окисления используются глюкоза и триглицериды (Филиппович 1999). Понятия «энергия» и «органический углерод» в случае почвенных гетеротрофных организмов хотя и не тождественны, но очень близки, так как единственным источником энергии для поддержания метаболизма почвенных гетеротрофных организмов выступают органические вещества.

Органический углерод поступает в детритные пищевые сети в составе разнообразных химических соединений, содержащихся преимущественно в растительных остатках (Berg and McLaugherty 2008) и в стабилизированном органическом веществе почвы (Gleixner 2013). Отмершие части растений значительно различаются по таким важным для почвенных беспозвоночных характеристикам, как содержание углерода (%C) и массовое соотношение углерода и азота (C:N). В листовом и корневом опаде %C = 44, C:N = 10, в валеже (крупных стволах деревьев) – 50 и 131 соответственно, однако, конкретные цифры могут колебаться в довольно широких пределах (Никитин и др. 1978, Berg and McLaugherty 2008). Из-за широкого соотношения C:N доступность валежа для консументов невелика: в экосистемах умеренного климата константа разложения листового и корневого опада варьирует в пределах от 0,09 до 0,2 год⁻¹, в то время как для валежа эта величина составляет около 0,008 год⁻¹ (Ваганов и др. 2005, Трефилова 2007, Berg and McLaugherty 2008).

Исследования и эксперименты с использованием меченого углерода (¹³C) выявили важность корневых выделений растений в энергетике почвенных беспозвоночных (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007, 2012; Eissfeller et al. 2013). По данным лабораторных экспериментов, почвенные водоросли могут в значительном количестве присутствовать в рационе почвенных беспозвоночных, прежде всего коллембол (Schmidt et al. 2003, Scheu and Folger 2004).

На основе анализа литературных данных можно сделать оценку относительной мощности разных потоков углерода, поступающих в детритные пищевые сети бореальных лесов (считая, что мертвое органическое вещество, поступающее в почву, полностью утилизируется в детритных пищевых сетях). Расчет мощности потока энергии из подземного, надземного и стволового типов опада, а также ПОВ произведен на основании данных о запасе и скорости разложения субстратов; мощность потока энергии из почвенных водорослей и корневых выделений представлена на основании их годовой продукции. Годовое поступление углерода (рис. 1.1) в детритные пищевые сети происходит в основном в составе листового опада растений (120 г C/м²), отмерших корней (100 г C/м²), стабилизированного органического вещества почвы (50 г C/м²), корневых выделений высших растений (40 г C/м²), валежа (30 г C/м²) и почвенных водорослей (18 г C/м²). Подробное описание методов оценки каждого из рассмотренных потоков приведены в соответствующих разделах данной главы.

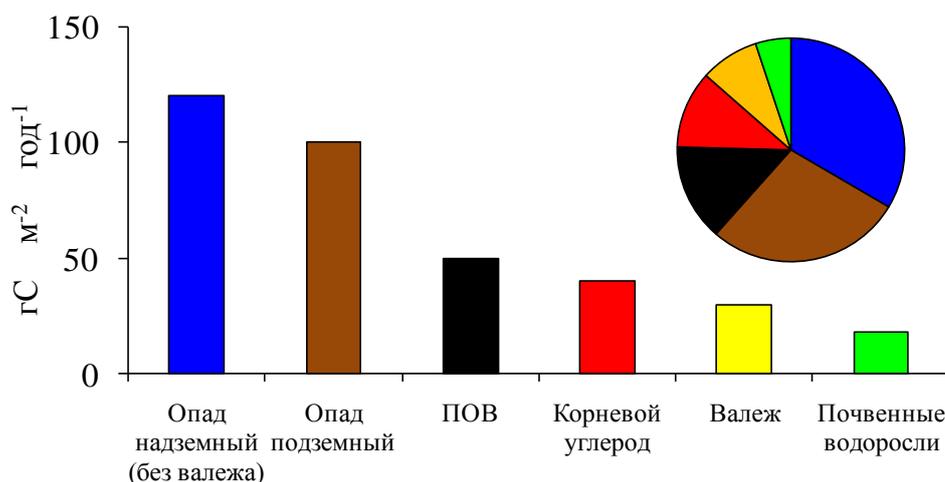


Рисунок 1.1. Оценка годового потока углерода в детритные пищевые сети (по данным Домрачева 1974, Штина и Голлербах 1976, Persson 1978, Штина 1985, Roger et al. 1986, Norton et al. 1990, Прокушкин и др. 1998, Harmon et al. 2000, Kuzyakov and Domanski 2000, Ермоленко 2002, Ваганов и др. 2005, Заварзин и Кудеяров 2006, Трефилова 2007, Berg and McLaugherty 2008, Kominoski 2008, Ефремова и др. 2009, Модели изменения... 2009, Мазуркин и Михайлова 2009, Jones et al. 2009, Kuzyakov and Gavrichkova 2010, Gleixner 2013). ПОВ – почвенное органическое вещество.

Растительный опад

В лесных экосистемах наибольшее количество мертвого органического вещества, поступающего в детритные пищевые сети, формируется за счет остатков тканей древесных растений. По физическим свойствам, химическому составу и степени доступности для почвенных беспозвоночных растительный опад можно разделить на три основных фракции: листовой (лиственный или хвойный) опад, корневой опад и стволовой опад (валеж). Из-за химической инертности структурных компонентов древесины, целлюлозы и лигнина, крупный валеж – это наиболее важный долговременно существующий концентрат органического вещества в лесных экосистемах (Мамаев 1977, Никитин и др. 1978, Ефремов и др. 1998, Кузнецова и др. 2001). Опад крупных ветвей по скорости разложения близок к валежу, а опад мелких ветвей – к листовому опад, при этом ежегодное поступление мортмассы ветвей относительно невелико и составляет менее 7% от опада листвы и валежа (Мазуркин и Михайлова 2009). Для описания совокупности всей мертвой органики, поступающей в детритные пищевые сети лесных экосистем, используют термин «отпад лесного сообщества», который включает в себя «органическую компоненту биогеоценоза (автотрофов и гетеротрофов), с одной стороны утративших способность к фотосинтезирующим и метаболическим процессам и составляющую мортмассу и с другой стороны еще не достигшую

в процессе разложения порога, после которого возможно усвоение автотрофами» (Стороженко 2010).

Наибольшую пищевую ценность для сапротрофных микроорганизмов и связанных с ними микробофагов (сапрофагов, питающихся сапротрофной микрофлорой) представляют полисахариды: целлюлоза и гемицеллюлозы (Никитин и др. 1978). Массовая доля этих веществ в древесине лиственных видов деревьев составляет 35–47%, у хвойных – 11–50%. В опавших листьях содержание полисахаридов варьирует в пределах от 22 до 29%, в хвое – от 17 до 25% (Ефремов и др. 1998, Кузнецова и др. 2001, Berg and Ekbohm 1991). Лигнин, представляющий собой смесь ароматических полимеров, не усваивается почвенными беспозвоночными (Никитин и др. 1978, Стриганова 1980). В древесине массовая доля лигнина составляет 21 – 24% у лиственных видов деревьев и 38 – 41% у хвойных. В листьях на долю лигнина приходится 26 – 33% сухой массы, в хвое – 21 – 38%. Массовая доля органического азота варьирует в пределах от 0,2 до 3% в листьях и хвое, в то время как в древесине его содержание редко превышает 0,02% (Swift 1977, Berg and McLaugherty 2008). Массовое содержание углерода в любом типе растительного опада составляет 45–55% (Berg and McLaugherty 2008, Kominoski 2008). Таким образом, массовое отношение C:N в листовом опаде варьирует в пределах 15 – 250 (в наших образцах оно было равно в среднем 24 ± 3). В валеже эта величина обычно выше 100 (в наших образцах она составила 130 ± 9).

Корневой опад представлен главным образом тонкими корнями, которые содержат значительное количество лигнина – от 25 до 50% сухой массы (Vogt et al. 1991), а также сравнимую с листовым опадом концентрацию органического азота – 1-2% (Fahey et al 1988).

Оценки запаса растительного опада в лесах умеренного пояса значительно различаются, что обусловлено прежде всего локальными различиями видового состава деревьев. На основании анализа литературы, можно оценить запас углерода в опавших листьях и хвое в 1600 ± 400 г С/м², в валеже – 2200 ± 250 г С/м², в корневом опаде – 1800 ± 700 г С/м² (Прокушкин и др. 1998, Ваганов и др. 2005, Трефилова 2007, Ефремова и др. 2009, Модели изменения... 2009, Мазуркин и Михайлова 2009).

При математическом моделировании разложения растительного материала обычно принимается, что его распад описывается экспонентой (Jenkinson and Rayner 1977). В таком случае скорость деструкции растительного опада можно характеризовать константой разложения k , равной натуральному логарифму отношения начальной и конечной (через год) масс определенного типа растительного материала, подвергнутого деструкции в естественных условиях. Для листового и корневого типов опада эта величина составляет порядка 2×10^{-1} год⁻¹, а для валежа константа разложения заметно ниже и равна порядка 8×10^{-3} год⁻¹ (Harmon et al. 2000, Ваганов и др. 2005, Трефилова 2007, Модели изменения... 2009).

Разложение растительного опада осуществляется многими группами педобионтов, характер этого процесса очень изменчив в значительной степени зависит от локальных условий (Berg and McClaugherty 2008). В общих чертах процесс деструкции опада можно описать следующей упрощенной схемой. Первыми растительный опад заселяют неспоровые бактерии, обладающие высокой скоростью размножения и возможностью существовать за счет подвижных органических веществ, содержащихся в неразложившемся растительном материале. Неспоровые бактерии выделяют аминокислоты и витамины, которые служат субстратом для представителей последующей группы, заселяющих опад, споровых бактерий. Эти микроорганизмы-аммонификаторы благодаря развитому ферментативному аппарату способны расщеплять трудноразлагаемые азотосодержащие органические вещества. Кроме того, споровые бактерии используют белки, синтезированные неспорами бактериями. Целлюлозоразрушающим микроорганизмам (бактериям, грибам и актиномицетам) для своей деятельности необходимо присутствие минеральных форм азота, поэтому они появляются в мертвом растительном материале вслед за аммонификаторами. Глубокие стадии разложения растительных остатков осуществляется актиномицетами. Лигнин разрушается преимущественно грибами родов *Nocardia* и *Fluorescens* (Козловская 1976, Stenlid et al. 2008). Таким образом, при разложении растительного опада любого типа сначала утилизируются низкомолекулярные компоненты и целлюлоза. Через несколько месяцев после начала деструкции в листовом и корневом опаде возрастает содержание азота, диффундировавшего из почвы (Albers et al. 2004, Shilenkova and Tiunov 2013), в то время как в валеже этот процесс может нивелироваться постоянным вымыванием растворимой органики с дождевыми водами (Никитин и др., 1978). Параметрами, определяющими скорость разложения мертвого органического вещества в детритных системах, выступают химический состав субстрата, доступность азота для комплекса деструкторов, природа микроорганизмов, поселяющихся на органическом веществе и ряд абиотических условий, прежде всего температура, влажность, кислотность и уровень аэрации (Berg and McClaugherty 2008).

Годовая динамика поступления листового опада различается у лиственных и хвойных видов деревьев. Например, для пихты и кедра показано два пика опадения хвои – в мае (15% от годового опада) и в сентябре (55%), в то время как у березы и осины более 85% опада приходится на сентябрь (Ермоленко 2002). Работ по изучению сезонной динамики стволового опада в доступной научной литературе найдено не было. Процесс продуцирования тонких корней деревьями и кустарниками в бореальных лесах наиболее активен с поздней весны до середины лета, самая высокая скорость отмирания тонких корней отмечена в течение осени (Cheng et al. 2006, Fukuzawa et al. 2007).

С учетом данных о химическом составе и ежегодном поступлении листового опада (Ермоленко 2002, Трефилова 2007, Ефремова и др. 2009), годовой поток этого источника углерода в детритные сети составляет 120 ± 17 г С/м² (рис. 1.1). Годовой поток углерода возможно оценить и косвенно, подставив усредненные данные о запасе (в качестве начальной массы) и константе разложения определенного источника углерода в уравнение разложения по экспоненциальному закону ($m_t = m_0 e^{-kt}$) и подсчитав разность между величинами m_0 и m_t . Для валежа такая оценка годового поступления равна 30 г С/м², для опада корней – 130 г С/м², для листового опада – 155 г С/м².

Прижизненные выделения корней растений

Для многих сапротрофных и даже хищных почвенных животных известна ризофагия (Lewis 1965, Cortez and Bouche 1992, Gunn and Cherrett 1993). Корни растений находятся в тесной ассоциации с микоризными грибами и бактериями ризопланы. Кроме того, для почвы ризосферы характерно высокое обилие разнообразных микроорганизмов, простейших и нематод. Все эти организмы, энергетически зависимые от корней растений, могут входить в рацион беспозвоночных-ризофагов.

Проведенные в последнее десятилетие исследования с применением изотопной метки (¹³C) свидетельствуют, что почвенные сапрофаги способны утилизировать свежезафиксированный высшими растениями углерод, депонированный в почве в составе тканей корней и корневых выделений (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007, 2012). Это позволяет по-новому оценить важность корней и корневых выделений в питании почвенных сапрофагов и микробофагов (например, Baylis et al. 1986, Spain et al. 1990), а также о роли подвижного почвенного углерода в энергетике почвенных сообществ (Шиленкова и Тиунов 2011).

В ряде прямых экспериментов было продемонстрировано, что активность почвенных сапрофагов лимитирована доступностью углерода (напр. Scheu and Schaefer 1998, Tiunov and Scheu 2004). Это связано с тем, что разрушение структурных компонентов растительных тканей требует много энергии, но необходимо для того, чтобы получить доступ к содержимому клеток, богатому азотом и другими биогенными элементами (Swift et al. 1979). В таком случае очень важной может быть возможность получения легкодоступной энергии, позволяющей освоить менее доступные, но более обильные ресурсы органического вещества растительного опада и почвы. Подобный механизм известен под названием «затравочный эффект» («priming effect», Kuzyakov et al. 2000). Поэтому значительная регуляторная роль может быть присуща относительно слабому потоку углерода, содержащему при этом легкодоступные компоненты. Так, микоризные грибы, деятельность которых в значительной степени влияет на динамику деструкции растительного опада в бореальных лесах, получают энергию (углерод) почти

исключительно из живых корней деревьев (Lindahl et al. 2002). Возможно, подобная схема может быть приложима и к комплексу почвенных беспозвоночных–сапрофагов.

У древесных растений бореальных лесов ассимилированный в ходе фотосинтеза углерод (от 10 до 60%) в виде олигосахаров поступает в корневую растений, после чего значительная (от 40 до 60%) часть этих веществ локализуется в корневой системе, преимущественно в тонких корнях (Persson 1978, Kuzyakov and Domanski 2000, Jones et al. 2009). Около половины перемещенного в подземную часть растения углерода в течение недели утилизируется гетеротрофной фауной, обитающей в ризосфере, в том числе микоризными грибами (Norton et al. 1990; Kuzyakov and Domanski 2000; Kuzyakov and Gavrichkova 2010). В лесных экосистемах этот подвижный углерод может включаться в детритные пищевые сети несколькими путями, прежде всего через непосредственное потребление подземных частей растений комплексом корневых фитофагов (включая микроорганизмов, нематод, беспозвоночных-ризофагов). Кроме того, не исключена способность представителей почвенной фауны поедать ассоциированную с корнями микрофлору, получающую углерод в виде корневых выделений («корневой углерод»). Количество этих выделений может быть весьма значительно, они играют важную роль в функционировании ризосферного сообщества микроорганизмов и микрофауны (Кузяков 2001, Bonkowski et al. 2009). Однако роль корневого углерода в энергетике более крупных представителей почвенного населения мало исследована (Strickland et al. 2012). Наконец, почвенные беспозвоночные могут усваивать подвижный углерод, потребляя (непосредственное или через промежуточные звенья) микоризные грибы, получающие углерод от растения-хозяина. В бореальных лесах доминирующие виды деревьев облигатно эктомикоризны, и микоризные грибы составляют важнейший компонент микробиоты лесных почв, как по вкладу в общую микробную биомассу, так и по своей функциональной роли. Однако данные о роли микоризы в питании почвенных сапрофагов и микробофагов очень скудны и отчасти противоречивы (Gange 2000, Pollierer et al. 2007, 2012; Remen et al. 2008).

Прямой оценки количества корневого углерода, поставляемого древесными растениями в детритные экосистемы, в доступной литературе обнаружено не было. Для луговых растительных сообществ эта величина составляет от 30 до 50 г С/м² в год (Kuzyakov and Domanski 2000). Эти значения могут быть приняты и для лесных экосистем, так как они соответствуют общим представлениям об особенностях фотосинтеза древесных растений (Kuzyakov and Gavrichkova 2010).

Органическое вещество почвы

Углерод, содержащийся в минеральных горизонтах почвы, составляет основной резервуар органического углерода в наземных экосистемах (Schmidt et al. 2011). В состав

органического вещества минеральных горизонтов почвы входит большая доля устойчивых и стабилизированных соединений (Kleber 2010). Гумусированное органическое вещество почвы представлено главным образом гумусовыми кислотами (Кононова 1980). Кроме того, в почве постоянно присутствуют такие химические соединения, как алканы, органические кислоты, лигнин, жирные кислоты, олигосахара, белки (Schmidt et al. 2011). Запасы углерода в почвах бореальных лесов оцениваются в $24\ 000\ \text{г С/м}^2$ (Заварзин и Кудеяров 2006). Такая огромная масса находящегося в почве углерода, даже при низких темпах деструкции, обеспечивает постоянное возобновление запаса подвижных органических соединений углерода. По разным оценкам, в течение года в лесах умеренного пояса минерализуется $15\text{--}85\ \text{г С/м}^2$ стабилизированного органического вещества почвы (Gleixner 2013).

Растворимые соединения, входящие в состав органического вещества почвы, могут играть важную роль в энергетике почвенных животных, прежде всего эндогеиных дождевых червей и геобионтных энхитреид. Морфологические и физиологические адаптации дождевых червей, например, развитый тифлозоль позволяет этим животным эффективно осваивать органические соединения даже при относительно низких концентрациях (Перель 1975, Tiunov and Scheu 2004).

Симбиотические отношения беспозвоночных с кишечной микрофлорой способствуют освоению стабилизированных органических соединений почвенного углерода. Эффективность ассимиляции органического вещества минеральной почвы дождевыми червями может достигать 10-19% (Barois and Lavelle 1986; Martin et al. 1987). Средний возраст углерода (с момента ассимиляции растением в ходе фотосинтеза), в тканях дождевых червей (Briones et al. 2005, Nyodo et al. 2008), почвенных энхитреид (Briones and Ineson 2002) и термитов-гумифагов (Nyodo et al. 2006) колеблется в пределах от 5 до 13 лет, в то время как у потребителей листовой подстилки средний возраст углерода не превышает трех лет. Таким образом, стабилизированное органическое вещество минеральной почвы включается в почвенные пищевые цепи. Однако, только немногие группы почвенной мезофауны способны эффективно осваивать этот ресурс.

Почвенные водоросли

Под термином «почвенные водоросли» мы понимаем совокупность различных экологических группировок водорослей и иных потенциальных фотосинтезирующих автотрофов, включающих в себя: наземные формы, которые лишь при благоприятных условиях разрастаются в виде корочек или пленок; водно-наземные формы, разрастающиеся на поверхности влажной почвы; а также собственно почвенные водоросли, населяющие толщу почвы. Подавляющее большинство почвенных водорослей представляют собой

микроскопические формы (Голлербах и Штина 1969). Так как в почве сформирована специфическая альгофлора, систематический состав которой ограничен по сравнению с альгофлорой водоемов, почвенные водоросли нельзя рассматривать как некий остаток водных группировок или случайно попавшие в почву гидрофильные водоросли. Водоросли повсеместно распространены в почвах на всех этапах ее формирования. Количество водорослей в почвах очень различно в зависимости от типа наземной растительности, от водного и солевого режима почвы (Штина и Голлербах 1976). Обилие водорослей в верхних слоях почвы (до глубины 10 см) составляет порядка $10^2 - 10^7$ клеток на 1 г почвы, что сравнимо с обилием грибов ($10^3 - 10^6$ КОЕ на 1 г почвы), актиномицетов ($10^5 - 10^7$) и простейших ($10^3 - 10^6$) (Кононова и др. 1972). Водоросли составляют активную часть почвенной микрофлоры, связанную тесными взаимодействиями со всеми компонентами детритных пищевых сетей (Алексахина и Штина 1984). В лесных почвах России обитает более 1000 видов почвенных водорослей, относящихся преимущественно к четырем таксономическим группам: зеленые водоросли (отдел Chlorophyta), сине-зеленые (тип Cyanobacteria), диатомовые (отдел Ochrophyta, кл. Bacillariophyceae) и желто-зеленые (отдел Ochrophyta, кл. Xanthophyceae) (Зенова и Штина 1990).

Почвенным водорослям свойственна фототрофия и хемотрофия (Зенова и Штина 1990). Предполагается, что облигатных автотрофов среди почвенных водорослей немного (Belcher and Miller 1960, Lund 1962). Из сине-зеленых: *Anabaena cylindrica*, *Nostoc punctiforme*, из зеленых: ряд видов *Chlorococcum*, *Chlamydomonas*.

Распределение водорослей в почвенном горизонте неоднородно: наибольшее разнообразие и численность наблюдается в подстилке, а также, в некоторых случаях, на глубине 5 – 10 см (Алексахина и Штина 1984). В ризосфере древесных растений по сравнению с окружающей почвой наблюдается увеличение численности водорослей в 1,7–3,1 раза, причем это явление более сильно выражено при высоком индексе жизнеспособности растения-хозяина (Алексахина 1972; Штина и Голлербах 1976). Ризосфера лиственных видов деревьев в большей степени населена почвенными водорослями по сравнению с хвойными (Алексахина 1972). Считается, что в ризосфере почвенные водоросли используют корневые выделения растений в качестве дополнительного, а иногда и единственного источника пищи.

Основная часть органического вещества, создаваемая водорослями, потребляется почвенными беспозвоночными (Зенова и Штина 1990). Почвенные водоросли богаты витаминами, белками и жирами, имеют узкое соотношение C:N (около 12), а общее содержание углерода в них составляет 44%; таким образом, эти организмы могут формировать ценный пищевой ресурс (Штина 1985, Roger et al. 1986). Альгофагия выявлена у представителей многих групп почвенных беспозвоночных: простейших, нематод, коловраток, коллембол, панцирных

клещей. Среди представителей мезофауны питание почвенными водорослями известно для энхитреид, диплопод, дождевых червей, личинок типулид (Домрачева 1974, Стриганова 1980). Однако, наблюдалось и токсическое влияние некоторых почвообитающих сине-зеленых на личинок Culicidae (Скопинцев и др. 1975).

Биомасса (сухой вес) фотосинтезирующих водорослей в каштановых и темно-каштановых почвах составляет 3–18 г/м² (Штина и Голлербах 1976), преобладающая группа – *Nostoc*. Годовая продукция (сухой вес) водорослей в лесных почвах оценивается в 18 – 65 г/м² (Домрачева 1974). Умножив массовую долю углерода на показатель годовой продукции автотрофных почвенных водорослей, можно оценить в 18 г С/м² годовой поток углерода, поступающий в детритные пищевые сети в составе почвенных водорослей.

Таким образом, представленные данные позволяют рассматривать почвенные водоросли как постоянный компонент наземных биогеоценозов и объект питания почвенных беспозвоночных. Сравнительно низкая биомасса и годовая продукция почвенных водорослей по сравнению с другими источниками органического углерода в лесных экосистемах может компенсироваться высоким качеством этого ресурса и его доступностью на протяжении всего вегетационного периода.

1.3. Обзор экологических классификаций почвенной фауны

Классификация почвенной фауны по длине тела предложена М.С. Гиляровым (1941). К группе нанофауны отнесены бактерии, простейшие, коловратки и прочие микроскопические организмы. Среди немикроскопической (различимой невооруженным глазом) фауны им выделено три группы: микрофауна (до нескольких миллиметров в длину), мезофауна (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров) и макрофауна (позвоночные животные). К микрофауне отнесены крупные нематоды, мелкие энхитреиды, многие клещи и коллемболы, многоножки, пауки и насекомые на первых стадиях развития. В группу мезофауны вошли дождевые черви, крупные энхитреиды, наземные ракообразные и моллюски, многие насекомые и пауки.

В работе Свифта и соавторов (Swift et al. 1979) приводится классификация почвенных организмов, основанная на ширине тела. Выделено три размерных группы: микрофлора и микрофауна (диаметр не превышает 100 мк), мезофауна (100 мк – 2 мм), макрофауна и мегафауна (2 – 20 мм). К микрофауне отнесены нематоды, простейшие, коловратки. В группу мезофауны вошли клещи, коллемболы, энхитреиды. Группу макрофауны составили крупные беспозвоночные: дождевые черви, многоножки, насекомые, пауки, наземные моллюски, ракообразные и др.

В настоящей работе использована традиционная для отечественной почвенной зоологии классификация почвенной фауны, предложенная М.С. Гиляровым.

Предложено большое количество экологических классификаций почвенных беспозвоночных (из размерных групп микро- и мезофауны), основанных на их пищевых предпочтениях и функциональной роли в экосистеме. Среди почвенных беспозвоночных выделяют три основные трофические группы: фитофаги, сапрофаги (*sensu lato*) и хищники (Стриганова 1980).

Одна из первых классификаций почвенных сапрофагов предложена В. Дунгером (Dunger 1958, цит. по: Стриганова 1980). Им выделены группировки первичных и вторичных разрушителей. Первичные разрушители способны усваивать структурные компоненты остатков высших растений (целлюлозу, гемицеллюлозы и пектины). К этой функциональной группе почвенных беспозвоночных В. Дунгер отнес крупных почвенных и подстилочных беспозвоночных, питающихся сохранившими тканевую структуру отмершими частями растений: подстилочных коллембол, эпигейных и норных дождевых червей, диплопод, наземных моллюсков, мокриц, некоторых личинок мух (в том числе из семейств Tipulidae, Bibionidae) и жесткокрылых (например, обитающих в гнилой древесине представителей Scarabaeidae, Cerambycidae). Эти животные размалывают поедаемые растительные ткани, многократно увеличивая площадь поверхности растительных остатков и тем самым делая их более доступными для аэробной микрофлоры. В результате деятельности первичных разрушителей скорость разложения лесной подстилки увеличивается в 3 – 8 раз (Курчева 1971).

Вторичные разрушители потребляют уже размельченные растительные ткани, обработанные ферментами других организмов и усваивают легкогидролизуемые продукты разложения растительных тканей. К этой группе относятся копрофаги и детритофаги: почвенные коллемболы, эндогейные дождевые черви, энхитреиды, диплоподы из семейства Polyzoniidae, личинки мух (например, Sciaridae, Muscidae, Drosophilidae), личинки жесткокрылых (некоторые Elateridae, Scarabaeidae).

Классификация почвенных сапрофагов, основанная преимущественно на их пищевых предпочтениях, предложена Б.Р. Стригановой (1980). Среди сапрофагов выделены три основных трофических группировки: фитосапрофаги, микробофаги (микрофитофаги) и детритофаги.

Фитосапрофаги утилизируют отмершие ткани сосудистых растений. Эти животные способны использовать клетчатку, гемицеллюлозы, пектины. Наиболее активными разрушителями листового опада являются диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, эпигейные и норные дождевые черви, подстилочные коллемболы, личинки типулид и бибионид. В переваривании грубой растительной пищи у этих форм активную роль играют

кишечные симбионты (бактерии, простейшие, грибы). Кроме того, некоторые беспозвоночные из группы фитосапрофагов (тараканы, термиты, моллюски) способны продуцировать целлюлазу (Watanabe and Tokuda 2001).

Микробофаги (микрофитофаги) — потребители бактериальных пленок, микромицетов, почвенных водорослей. К ним относятся многие виды панцирных и тироглифоидных клещей, нематоды, энхитреиды, коллемболы. Животные отличаются наличием специальных ферментов, расщепляющих оболочки и включения грибных клеток. Для некоторых беспозвоночных из этой группы свойственна альгофагия, которая комбинируется с питанием бактериями и гифами грибов.

Детритофаги потребляют растительные и животные остатки, утратившие исходную структуру и перемешанные с почвой. Эта группа включает эндогеяных дождевых червей и энхитреид, орибатид, личинок некоторых жесткокрылых и двукрылых, диплопод из семейства *Polyzoniidae*, почвенных коллембол. Таким образом, группа детритофагов, выделенная Б.Р. Стригановой, очень сходна с группой вторичных разрушителей, предложенной В. Дунгером.

На основании изучения особенностей питания почвенных беспозвоночных, химических трансформаций органического вещества в результате прохождения их через пищеварительный тракт и взаимоотношений с микроорганизмами Л.С. Козловской (1976) выделено две группы беспозвоночных. Представители группы карболиберантов получают энергию за счет разложения безазотистых углеродсодержащих соединений. Основу их питания составляют углеводы: крахмал, пектин и целлюлоза, содержащиеся в клеточных оболочках, межклеточном веществе и скелетных частях растений. Карболиберанты поедают растительные остатки целиком, включая оболочки и жилки, при этом не полностью их измельчая в пищеварительном тракте, а разложение белков и других веществ, содержащих азот, выражено у них слабо. В кишечниках и экскрементах карболиберантов активизируются крахмало-, пектино- и целлюлозоразрушающие микроорганизмы, в меньшей степени — олигонитрофилы и аммонификаторы. К карболиберантам относятся диплоподы, личинки и имаго многих жуков, моллюски-сапрофаги, мокрицы, некоторые орибатиды и нематоды-сапрофаги.

Другая группа беспозвоночных — нитролиберанты — существует в основном за счет энергии, освобождающейся при разрушении азотсодержащих органических веществ. Все животные этой группы — сапрофаги, охотно поедающие экскременты карболиберантов или же другие затронутые разложением органические остатки. Скелетные образования листьев ими не поедаются. В кишечнике происходит сильное измельчение растительных остатков. Симбиотические отношения выражены наиболее сильно с микробами, участвующими в круговороте азота. На основании взаимоотношений с микрофлорой и химического состава

экскрементов среди нитролиберантов выделяются две группы: гумусообразователи и прогумусообразователи. К гумусообразователям относятся малощетинковые черви: энхитреиды и дождевые черви. У этих животных в кишечнике и экскрементах происходит постоянное разрушение пектина и целлюлозы, в экскрементах образуются гумусовые кислоты. В экскрементах прогумусообразователей происходит только минерализация органического вещества, а в кишечниках и свежих экскрементах активны преимущественно аммонификаторы. К группе прогумусообразователей относятся коллемболы и многие личинки насекомых.

Из хищных представителей мезофауны лишь для жувелиц существует полная экологическая классификация, в которой учтены и морфологические, и экологические признаки (Шарова 1981). Для почвенных хищников используют классификации, основанные на анализе спектра их питания хищников или трофическом статусе жертв. По ширине спектра питания почвенных хищных беспозвоночных разделяют на монофагов, олигофагов и полифагов (Begon et al. 1996). При этом считается, что основная часть представителей хищной мезофауны – хищники-генералисты (Wardle 1995, Thompson et al. 2007). Среди почвенных хищников выделяют три трофических уровня (Scheu and Falca 2000). Рацион хищников первого порядка состоит из сапрофагов и фитофагов, хищники второго порядка способны охотиться на других хищников. К хищникам третьего порядка в детритных пищевых сетях обычно относят позвоночных.

Приведенные выше экологические классификации почвенной фауны в значительной степени условны. Ограниченность знаний о естественной истории подавляющего большинства видов почвенной мезофауны и обусловленное этим широкое распространение экстраполяций данных об одном или нескольких видах на более крупные таксоны в еще большей степени снижает адекватность любых классификаций, касающихся почвенных беспозвоночных. Однако подобные упрощения неизбежны при выявлении основных принципов функционирования детритных пищевых сетей без наличия исчерпывающих знаний об их структурной организации. Кроме того, качество классификаций повышается при добавлении в них новых признаков. Одним из таких признаков может служить трофическая связь почвенных беспозвоночных с разными источниками органического углерода.

1.4. Трофические связи почвенных беспозвоночных

В этом разделе приведены литературные данные о питании и связанных с ним особенностях экологии наиболее распространенных в лесных почвах групп почвенных беспозвоночных. Основное внимание уделено тем таксонам, которые послужили объектом настоящего исследования.

Малощетинковые черви

Из кольчатых червей (тип Annelida) в почве широко распространены малощетинковые черви (кл. Oligochaeta). В лесных почвах наибольшее значение имеют две группы олигохет: дождевые черви и энхитреиды.

Дождевые черви. Огромная роль дождевых червей (отр. Lumbriculida, сем. Lumbricidae) в почвообразовании была отмечена еще в XIX столетии (Darwin 1881). Численность дождевых червей в лесных экосистемах умеренных широт варьирует от 7 до 188, в среднем около 48 экземпляров на квадратный метр, сухая биомасса составляет около 150 мг/м² (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Стриганова и Порядина 2005, Malmström et al. 2009, Gongalsky and Persson 2013, Матвеев 2011). В лиственных лесах эти беспозвоночные обычно более многочисленны, чем в хвойных (Негробов и Негрובהва 2007).

Среди представителей Lumbricidae выделяют три основные экологические группы: подстилочные (эпигейные), почвенные (эндогейные) и норные. Эпигейные дождевые черви питаются преимущественно листовым опадом. К этой группе относятся такие виды, как *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus*, *Lumbricus castaneus*. Эндогейные дождевые черви поглощают почву, перемещаясь в ней и формируя систему временных ходов разного направления. К этой группе относятся, например, *Apporectodea caliginosa*, *A. rosea*, *Octolasion lacteum*. Норные дождевые черви (наиболее массовый представитель в Европе – *Lumbricus terrestris*) роют вертикальные ходы в почве и питаются растительным (прежде всего листовым) опадом, который они затаскивают внутрь своих ходов (Перель 1975, Bouche 1977). Микроорганизмы, простейшие и более крупные почвенные беспозвоночные также входят в рацион представителей Lumbricidae (Стриганова 1980, Pokarzhevskii et al. 1997). Известно наличие конкурентных отношений между разными видами дождевых червей, а также между червями и энхитреидами (Räty and Huhta 2003, Uvarov 2009). Эндогейные черви могут конкурировать за легкодоступный углерод с сапротрофными микроорганизмами (Тиунов and Scheu 2004).

Дождевые черви относятся к функциональной группе "экосистемных инженеров", основная экологическая роль которых состоит в преобразовании среды обитания, в то время как их прямой вклад в метаболизм (дыхание) почвенного сообщества относительно невелик (Lavelle and Spain 2001, Wardle 2002). Измельчение растительных остатков, происходящее в пищеварительном тракте дождевых червей, повышает микробную активность в опаде, изменяет качество пищевых ресурсов и условия жизни обитателей подстилки (Swift et al. 1979). Деятельность дождевых червей влияет на степень неоднородности среды и характер пространственного распределения пищевых и иных ресурсов, что отражается на разнообразии и функционировании почвенной биоты (Sulkava and Huhta 1998, Тиунов 2007а). Дождевые черви

принимают активное участие в развитии почвенного профиля и относятся к группе гумусообразователей (Козловская 1976).

Разные экологические группы дождевых червей способны осваивать широкий круг основных источников энергии в почве. Помимо листового опада и органического вещества почвы, для дождевых червей, обитающих в бореальных лесах, известно питание мертвой древесиной (Мамаев 1977, Стриганова 1980) и почвенными водорослями (Стриганова 1980, Schmidt et al. 2003). Выявлено наличие пищевой связи дождевых червей с прижизненными выделениями корней растений (Ostle et al. 2007, Pollierer et al. 2007, 2012).

Энхитреиды. В лесных почвах и в подстилке энхитреиды (отр. Nematoda, сем. Enchytraeidae) весьма обильны, их численность составляет от 20 до 100 тыс. экз./м², сухая биомасса достигает 700 – 1000 мг/м² (Шилова 1950, Didden 1993, Malmström et al. 2009). В профиле подзолистой почвы основная масса энхитреид располагается в нижней части лесной подстилки и в верхнем слое почвы до глубины 5 — 10 см (Шилова 1951).

Среди энхитреид выделяются две основные экологические группы: почвенные, живущие в толще почвы, и верхнепочвенные, обитающие преимущественно в подстилке на поверхности почвы (Maraldo 2000). Энхитреиды питаются микроорганизмами, колонизирующими мертвое органическое вещество (Didden 1993). В исследовании трофической структуры почвенной фауны буковых лесов энхитреиды отнесены ко вторичным сапрофагам (Scheu and Falca 2000). Однако, состав диеты энхитреид в значительной степени зависит от локальных условий биотопа (Briones and Ineson 2002).

Энхитреиды, как и дождевые черви, напрямую и опосредованно регулируют процессы разложения органического вещества и минерализации питательных веществ в почве (Setälä and Nuhta 1991). И энхитреиды, и дождевые черви даже при относительно небольшой численности могут оказывать значительное влияние на динамику органического вещества почвы (Стриганова и Порядина 2005). Энхитреиды являются доминирующей группой гумусообразователей в почвах северных регионов, где практически отсутствуют дождевые черви (Филимонова 2000, Maraldo 2000).

Некоторый вклад в энергетику энхитреид вносят листовый опад и органическое вещество почвы (Purpe et al. 2012). О важности корневого углерода, почвенных водорослей и валежа в качестве источника пищи энхитреид известно мало (Briones and Ineson 2002). По всей видимости, наибольшую важность в энергетике энхитреид имеет почвенная сапротрофная микрофлора, представители которой, в свою очередь, могут утилизировать любую почвенную органику (Wardle 2002).

Для крупных видов почвенных энхитреид известны антагонистические взаимоотношения с ювенильными особями некрупных видов дождевых червей. Однако, среди

совместно обитающих видов энхитреид, имеющих сходные предпочтения внешних условий среды, подобного антагонизма не обнаружено (Beylich and Graefe 2012). Есть данные о наличии конкуренции между энхитреидами и микроартроподами (клещами и коллемболами) (Huhta et al. 1998).

Коллемболы

Численность коллембол (т. Arthropoda, кл. Entognatha, отр. (п/кл.) Collembola) в лесных почвах составляет 60 – 100 тысяч особей на квадратный метр, сухая биомасса достигает 200 мг/м². Во влажных, богатых органикой местообитаниях их обилие может достигать миллионов на квадратный метр (Кузнецова 2005, Malmström et al. 2009).

По распределению в почвенном профиле коллембол принято разделять на три большие ярусные группы: поверхностно-подстилочную (атмобионтную), верхнепочвенную (гемиэдафическую) и почвенную (эуэдафическую) (Gisin 1943, цит. по: Кузнецова 2005). Среди поверхностно-подстилочных форм много непосредственных потребителей опада, пыльцы, напочвенных водорослей. При этом опад растений потребляется ногохвостками в основном после того, как подвергнется частичной обработке подстилочной микрофлорой (Dunger 1956). Кроме того, атмобионтные коллемболы способны питаться живыми растительными тканями, нектаром, тонкими корнями высших растений, а также, вероятно, мхами и лишайниками (Chahartaghi et al. 2005, Pollierer et al. 2009). Энергетика атмобионтных коллембол в наибольшей степени связана с растительным опадом (Eissfeller et al. 2013). В лабораторных экспериментах показана потенциальная важность почвенных водорослей в рационе коллембол (Schmidt et al. 2003, Scheu and Folger 2004). Такой тип питания характерен для многих представителей семейств Sminthuridae, Entomobryidae, Tomoceridae и Dicyrtomidae.

У обитателей минерализованных слоев преобладает мико- и детритофагия. Среди них есть первичные сапрофаги, которые могут выгрызать мягкие участки разлагающихся тканей растений и скелетизировать листовые пластинки. Верхнепочвенные и почвенные коллемболы (в том числе многие представители сем. Onychiuridae) потребляют растительные остатки, почвенный детрит, экскременты беспозвоночных, бактериальные пленки, гифы и плодовые тела сапротрофных и микоризных грибов. Явление зоофагии зафиксировано у многих ногохвосток как один из типов факультативного питания, но конкретных данных о потреблении коллемболами определенных видов животных или же их остатков до сих пор довольно мало (Стриганова 1980, Чернова и др. 2007). Почвенные ногохвостки в значительной степени связаны трофически со стабилизированным углеродом почвы (Chahartaghi et al. 2005).

В детритной пищевой сети коллембол можно отнести к первичным или вторичным разрушителям, а также хищникам и/или падальщикам (Wardle 2006) или микробофагам

(Стриганова 1980). Коллемболы входят в группу прогумусообразователей (Козловская 1976), так как стимулируют гумусообразование, имея тесные пищевые связи с микрофлорой (Бабенко 1988).

В бореальных лесах коллемболы служат пищевым субстратом для широкого круга беспозвоночных, относящихся как к микро-, так и к мезофауне: хищных многоножек, клопов и клещей, специализированных видов жужелиц, жуков-стафилинов, пауков (Thiele 1977, Залеская и Титова 1980, McNabb et al. 2001, Wise et al. 2006). Коллемболы служат, таким образом, важнейшим звеном передачи энергии и вещества от сапротрофной микрофлоры к последующим звеньям детритных пищевых цепей.

Многоножки

В зоне бореальных лесов многоножки (тип Arthropoda, н/кл. Myriapoda) наиболее широко представлены двумя группами: диплоподами и губоногими многоножками. Численность многоножек в зависимости от конкретных условий может варьировать от нуля или единиц до сотен особей на 1 м². Многоножки встречаются в лесной подстилке и поверхностных слоях почвы, довольно обычны в гниющей древесине (Залеская и Титова 1980).

Диплоподы. Двупарноногие многоножки (кл. Diplopoda) широко распространены в лесных почвах умеренной зоны (Головач 1980). Численность диплопод в бореальных и гемибореальных лесах достигает 80 экз./м², а сухая биомасса – 13 мг/м² (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Malmström et al. 2009, Gongalsky and Persson 2013, Матвеев 2011).

Диплоподы – типичные сапрофаги, питающиеся в основном листовым опадом, корнями и гниющей древесиной. Однако, представители семейства Polyzoniidae, имеющие ротовой аппарат сосущего типа, способны потреблять только жидкие субстраты (Головач 1980, Стриганова 1980, Hopkin and Read 1992).

У диплопод отсутствуют собственные ферменты, способные расщеплять целлюлозу, гемицеллюлозу или пектин (Byzov 2006). В пищеварительном тракте диплопод обнаружены ферменты, расщепляющие липиды, белки, хитин и простые углеводы (Ineson and Anderson 1985). В кишечнике диплопод формируется специфическое сообщество симбиотической микрофлоры, состоящее в основном из дрожжей и бактерий (Chu et al. 1987, Hopkin and Read 1992). Эта микрофлора вырабатывает ферменты, расщепляющие полимерные органические соединения, а также служит непосредственным пищевым ресурсом для диплопод, причём переваривание одних видов симбиотической микрофлоры может осуществляться другими видами микрофлоры (Szabo et al. 1985). Однако, доля усваиваемой микрофлоры по сравнению с усваиваемыми растительными продуктами неизвестна (Семенюк 2012). Роль диплопод как первичных разрушителей мертвого растительного материала определяет их значение в

процессах поддержания естественного плодородия почв и почвообразования (Головач 1980, Стриганова 1980).

В рационе двупарноногих многоножек присутствуют почвенные водоросли, однако вклад этого источника органического углерода в энергетику диплопод, по-видимому, не велик (Семенюк 2012). Органическое вещество почвы также может служить важным источником питания для отдельных видов (Hashimoto et al. 2004). В полевых экспериментах выявлена слабо выраженная трофическая связь диплопод (*Glomeris* sp.) с корневым углеродом (Pollierer et al. 2007, Eissfeller et al. 2013).

Губоногие многоножки. Среди хищных почвенных беспозвоночных равнинных лесов умеренного пояса губоногие многоножки (кл. Chilopoda) имеют наиболее длительный цикл развития, который может достигать 6 и более лет (Залеская и Титова 1980, Зенкова и Петрашова 2008). Численность губоногих многоножек в бореальных лесах достигает 102 экз./м², сухая биомасса –61 мг/м² (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Стриганова и Порядина 2005, Malmström et al. 2009, Gongalsky and Persson 2013, Матвеев 2011)

Костянки (отр. Lithobiomorpha, сем. Lithobiidae) – активные подстилочные хищники (Minelli 2011). Излюбленной пищей костянок служат олигохеты, пауки и коллемболы (Lewis 1981, Eitzinger 2013). В желудках костянок находили также остатки клещей, слизней, мокриц, личинок мух, чешуекрылых и жесткокрылых (Залеская и Титова 1980). Известно, что костянки употребляют растительную пищу (опавшая листва, тонкие корни, гифы грибов) (Lewis 1965). Эксперименты по изучению питания свидетельствуют о том, что костянки предпочитают добычу, размер которой на два порядка меньше их собственного (Rall et al. 2011).

Землянки (отр. Geophilomorpha, сем. Geophilidae) обитают в толще почвы и питаются преимущественно крупными и относительно малоподвижными животными, в том числе молодыми дождевыми червями, энхитреидами, личинками насекомых (в основном двукрылых) и костянок (Залеская и Титова 1980, Poser 1988, Minelli 2011). В отличие от остальных хилопод, геофиломорфные многоножки не поедают своих жертв целиком, а выедают сочные ткани (Manton 1977 цит. по: Залеская и Титова 1980). Известны случаи питания геофилид диплоподами. По-видимому, землянки могут употреблять и растительную пищу, в частности подземные живые ткани растений (Тишлер 1971). Землянок находили в плодовых телах шампиньонов, которыми они питались (Каплин 1978, цит. по: Залеская и Титова 1980), что свидетельствует о возможности микофагии среди геофилид. Скорость метаболизма землянок в два раза ниже по сравнению с почвенными хищными личинками насекомых (Waldner et al. 2013), в связи чем они могут длительное время обходиться без пищи (Залеская и Титова 1980).

Значительна роль хилопод как хищников, контролирующих численность многих насекомых и наземных хелицерных (Определитель обитающих... 1964, Minelli 2011). В

старовозрастных буковых лесах на долю губоногих многоножек приходится от 17 до 27% энергии, ассимилированной всеми почвенными хищными беспозвоночными (Albert 1983).

В рацион хищных многоножек входит широкий круг жертв, связанных с различными основными источниками углерода в детритных пищевых сетях. Согласно данным экспериментов, в энергетику эпигейных костянок значительный вклад вносит углерод наземного растительного опада и корневых выделений (Pollierer et al. 2007, Eissfeller et al. 2013).

Пауки

Пауки (тип Arthropoda, кл. Arachnida, отр. Araneae) – типично наземные хищные животные, отличающиеся сложным поведением и высоко развитыми инстинктами. По способу охоты среди пауков выделяются две основных экологических группы: бродячие и тенетные (Тыщенко 1971).

Бродячие пауки. В бореальных и гемибореальных лесах эта экологическая группа наиболее широко представлена пауками из семейств Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae и Thomisidae. Численность бродячих пауков в бореальных лесах варьирует в пределах от 50 до 400, в среднем около 158 экз./м², сухая биомасса составляет от 50 до 200 мг/м² (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Стриганова и Порядина 2005, Malmström et al. 2009, Gongalsky and Persson 2013). По спектру питания бродячих пауков можно отнести к хищникам-полифагам. При кормлении представителей этой группы жертвами одного вида у пауков происходит угнетение жизненных функций (Uetz et al. 1992, Oelbermann and Scheu 2002). Бродячие пауки чувствительны к соотношению белков и углеводов в пище: представители *Pardosa prativaga* (Lycosidae) при выкармливании мухами, выращенными на обогащенной углеводами среде, развивались медленнее, чем особи, питающиеся мухами, выращенными на обогащенной белками среде (Mayntz and Toft 2000). Бродячие пауки поедают широкий круг почвенных беспозвоночных: дождевых червей, коллембол, сверчков, тараканов, личинок чешуекрылых и жесткокрылых, личинок и имаго двукрылых (Uetz et al. 1992, Maloney 1999, Mayntz and Toft 2000, Nyffeler et al. 2001). Каннибализм среди бродячих пауков носит факультативный характер (Rypstra and Samu 2005, Roberts et al. 2003). Однако, питание другими хищниками (в том числе неконспецифическими пауками) широко распространено среди крупных бродячих пауков, преимущественно из семейств Lycosidae и Gnaphosidae (Nentwig 1986). В рационе пауков-крабов (Thomisidae) значительную часть составляют насекомые-фитофаги и имаго двукрылых (Nentwig 1986, Hladilek 2008). Бродячие пауки-пигмеи (Linyphiidae) питаются преимущественно почвенной микрофауной, в том числе клещами, коллемболами и энхитреидами (Hladilek 2008).

Тенетные пауки. Как и бродячие пауки, тенётные пауки по спектру питания относятся к хищникам-полифагам. Таксономический состав жертв тенётных пауков в значительной степени зависит от местообитания, в котором сплетена ловчая сеть, а также от прочности паутины: чем меньше размер паука, тем более ограниченный круг жертв он может поймать (Craig et al. 2000). Среди жертв пауков из семейства Araneidae примерно по 25% от общего числа приходится на представителей отрядов Coleoptera, Hymenoptera и Homoptera, около 15% – на имаго двукрылых, и менее 15% на прочих насекомых (Wise and Barata 1983).

Пауки играют важную роль в детритных пищевых сетях, контролируя численность почвенных сапрофагов (Wise et al. 2006). Будучи высшими хищниками, пауки интегрируют потоки энергии, утилизируемые разными группами почвенных сапрофагов (Kato et al. 2010). Однако, относительная важность этих потоков, получаемых сапротрофными консументами из разных источников, в энергетике пауков изучена слабо (Wardle 2002).

Насекомые

Среди насекомых (тип Arthropoda, кл. Insecta) наиболее распространены в почвах бореальных и гемибореальных лесов представители Holometabola, прежде всего жесткокрылые и двукрылые.

Жесткокрылые. Среди почвенных жесткокрылых (отр. Coleoptera) непосредственно с почвенными трофическими сетями часто связаны только личинки. Однако, у ряда семейств и имаго, и личинки трофически связаны с детритными пищевыми сетями.

Жужелицы. Семейство жужелиц (Carabidae) – одно из самых многочисленных в отряде Coleoptera. Численность личинок жужелиц в бореальных лесах варьирует в пределах от 2 до 33 экз./м², сухая биомасса составляет около 17 мг/м² (Рыбалов 1991, Malmstrom et al. 2009, Матвеев 2011, Рыбалов и Камаев 2011). Обилие имаго жужелиц в почве оценивается в 1 – 5 экз./м² (Стриганова и Порядина 2005, Рыбалов и Камаев 2011). Пищевые связи в пределах семейства жужелиц очень разнообразны. Первая работа, посвященная изучению питания имаго жужелиц, написана Форбсом (Forbes 1883, цит. по: Lindroth 1992). С тех пор было произведено большое количество исследований, посвященных этой теме (например, Жаворонкова 1969, Соболева-Докучаева 1975, Hengeveld 1980, Federmann 1983). Характер питания жужелиц положен в основу системы жизненных форм имаго жужелиц, разработанной И.Х. Шаровой (1981). Автор делит всех представителей семейства на три основных класса: зоофаги, миксофитофаги и симфилы-мирмекофилы. А.Д. Соболева-Докучаева и Т.А. Солдатова (1983) разделяют жужелиц на следующие группы: полифаги с явной склонностью к зоофагии, полифаги со скрытой склонностью к зоофагии и полифаги с явной склонностью к фитофагии. Анализ данных разных авторов показывает, что четкие различия в питании между разными

группами в рассмотренных классификациях характерны лишь для типичных представителей групп. Так, по данным Р. Хенгевельда (Hengeveld 1980), в рацион 25% собранных особей *Harpalus 4-punctatus* и 23% особей *Pterostichus niger* входили растения, однако Шарова (1981) относит представителей рода *Harpalus* к классу миксофитофагов, а рода *Pterostichus* – к зоофагам.

Добычей жужелиц служат практически все беспозвоночные, сопоставимые с жужелицами по размерам, начиная от коллембол и заканчивая гусеницами, дождевыми червями и слизнями. Есть сведения, что средние и крупные жужелицы не способны питаться наиболее мелкими представителями почвенных артропод (клещами и многими коллемболами), несмотря на обилие этих жертв (Federmann 1983). Большинство жужелиц бореальных лесов – хищники-полифаги, но встречаются и специализированные хищники, например представители рода *Calosoma*, поедающие гусениц бабочек; представители родов *Loricera* и *Notiophilus*, основу рациона которых составляют коллемболы; *Cychrus caraboides*, питающийся моллюсками (Bauer 1979, 1986). В кишечниках большинства жужелиц-полифагов обнаружены растительные остатки, которые по частоте встречаемости опережают представителей любого отряда почвенных беспозвоночных (Hengeveld 1980). Кроме того, в кишечнике хищных жужелиц из рода *Carabus* были найдены целлюлазы, что свидетельствует о важном значении растительной пищи в их рационе (Lindroth 1992). Среди жужелиц встречаются растительноядные формы, большинство из них относятся к трибам Harpalini (в том числе представители рода *Harpalus*) и Zabritini (например, из рода *Amara*). Однако, облигатные фитофаги редко встречаются среди жужелиц (Шарова 1981). Для жужелиц характерно внекишечное пищеварение, которым обладают как личинки, так и имаго многих видов (Hengeveld 1980).

Жужелицы, как и пауки, интегрируют потоки энергии, утилизируемые разными группами почвенных сапрофагов (Kato et al. 2010). Однако, в отличие от пауков, жужелицы способны питаться растительной пищей, что, вероятно, отражается на характере трофических связей этих жуков с другими почвенными беспозвоночными.

Жуки-щелкуны. Личинки жуков-щелкунов (сем. Elateridae) встречаются в почвах различных типов. Численность личинок проволочников в бореальных и гемибореальных лесах варьирует в пределах от 15 до 115 экз./м², сухая биомасса составляет около 45 мг/м² (Рыбалов 1991, Стриганова и Порядина 2005, Malmstrom et al. 2009, Матвеев 2011, Рыбалов и Камаев 2011, Gongalsky and Persson 2013). Для всех проволочников в той или иной мере характерна всеядность, большинство из них способны потреблять разлагающиеся органические вещества, пищу животного и растительного происхождения, многим свойственна мицетофагия (Гурьева 1989). Выделяют следующие основные трофические группы проволочников (Долин 1964): 1) всеядные с сильно выраженной фитофагией (*Agriotes*, *Adrastus*); 2) всеядные с сильно

выраженной фитофагией, но требующие для нормального развития белковые вещества животного происхождения (*Selatosomus*, *Dalopius* и другие); 3) всеядные со слабо выраженной фитофагией, предпочитающие гнилые растительные остатки и хищничество (*Limonius*, *Hypnoidus*, некоторые *Melanotus*, *Athous*); 4) хищники и некрофаги с хорошо выраженной способностью к сапрофагии (*Ampedus*, *Prosternon* и другие); 5) облигатные хищники (*Lacon*, *Adelocera*, *Hypoganus*, *Calambus* и другие). Выделяемые среди проволочников трофические группы в значительной степени условны. Наличие преорального фильтра обуславливает питание личинок шелкоунов лишь жидкими фракциями пищи. Характер питания многих сапрофагов и всеядных видов значительно зависит от влажности почвы и содержания в ней органических веществ: сапрофагия возможна только в почвах с быстрым и полным разложением растительных остатков, а в заболоченных почвах преобладает фитофагия (Гиляров 1937, 1949; Стриганова 1980). Кроме того, некоторые растительноядные виды (*Agriotes obscurus*) до 10% энергии могут получать за счет питания животной пищей (Traugott et al. 2008).

Есть данные о том, что некоторые виды личинок Elateridae (например, *Prosternon tessellatum*) используют в пищу почвенные грибы (Kapusinski 1956, цит. по: Гурьева 1989; Козловская и Марьина 1966, цит. по: Стриганова 1980). Наиболее примитивные виды проволочников, обитающие в гнилой древесине (например, *Melanotus rufipes*), являются хищниками (Долин 1964). Для личинок шелкоунов отмечена неизбирательная микрофитофагия и сапроксилофагия: проволочники могут использовать в пищу вторичные органические соединения, возникающие в процессе разложения органических остатков (Стриганова 1980). В лесных экосистемах наиболее распространены сапротрофные, хищные и всеядные личинки шелкоунов (Долин 1964).

К всеядным видам проволочников, широко распространенным в лесных почвах, относятся такие виды, как *Athous niger*, *Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus*. Представители рода *Selatosomus* также всеядны, однако, для *S. aeneus* известно значительное доля фитофагии в питании, в то время как *S. impressus* и *S. nigricornis* всеядны с преобладанием хищничества (Долин 1978).

Таким образом, личинки шелкоунов трофически связаны главным образом с растительным опадом или почвенными сапрофагами. Корневые выделения, почвенные водоросли и органическое вещество почвы, вероятно, имеют незначительный вклад в энергетику проволочников.

Имаго шелкоунов, как правило, являются фитофагами, питаются нектаром и пыльцой, а также тканями вегетативных органов растений: молодыми листьями и стеблями трав, свежими побегами и листвой древесных и кустарниковых растений (Гурьева 1989).

Коротконадкрылые жуки. Жуки-стафилины (сем. Staphylinidae) имеют существенное значение в детритных пищевых цепях, регулируя численность многих беспозвоночных. Численность жуков-стафилинов в почвах бореальных лесов варьирует в пределах от 14 до 108 экз./м², сухая биомасса составляет порядка 40 мг/м² (Рыбалов 1991, Стриганова и Порядина 2005, Malmstrom et al. 2009, Матвеев 2011, Рыбалов и Камаев 2011). В целом ряде эфемерных субстратов (навоз, плодовые тела грибов, трупы и т. д.) они нередко представляют собой основную группу хищников из числа мезофауны (Тихомирова 1982). Жуки из подсемейств Omaliinae и Oxytelinae представлены как зоофагами, так и сапрофагами (Тихомирова 1967, 1973). Представители подсемейств Paederinae, Staphylininae и Xantholininae, как правило, зоофаги (Тихомирова 1967). Многие виды подсемейства Tachyporinae и Aleocharinae достаточно тесно связаны с грибами, входя в группу мицетофилов. Большинство видов ведут хищный образ жизни, но также отмечено питание растительными остатками (Ashe 1984). Представителей Steninae по пищевой специализации были отнесены к фитодетритофагам (Smetana 1958).

Пластинчатоусые жуки. Геобионтные личинки пластинчатоусых жуков (сем. Scarabaeidae) питаются преимущественно подземными живыми тканями растений (Медведев 1952). Средняя численность личинок скарабейд в лесных почвах составляет порядка 1 экз./м² (Стриганова и Порядина 2005, Матвеев 2011). Кроме того, многие виды (например, личинки *Oryctes nasicornis*) заселяют гнилую древесину и, питаясь ею, способны переваривать с помощью симбиотических микроорганизмов не только целлюлозу, но и лигнин (Bayon and Etievant 1980).

Долгоносики. Почвенные личинки жуков-долгоносиков (сем. Curculionidae), например, *Otiorhynchus* sp. – типичные фитофаги, связанные с корнями растений (May 1977, Стриганова и Порядина 2005). Однако, подробных данных об особенностях экологии почвенных личинок Curculionidae, в том числе о питании этих беспозвоночных, весьма мало (Hunter 2001). Обилие личинок долгоносиков в лесных почвах варьирует в пределах от 12 до 32 экз./м², в среднем составляя около 19 экз./м² (Матвеев 2011, Стриганова и Порядина 2005, Рыбалов и Камаев 2011).

Мягкотелки. Личинки мягкотелок (сем. Cantharidae) – хищники, питаются преимущественно яйцами и личинками мелких насекомых, обитают в подстилке и верхнем слое почвы. Численность личинок мягкотелок варьирует в пределах от 20 до 200 экз./м², сухая биомасса составляет порядка 10 мг/м² (Рыбалов 1991, Malmstrom et al. 2009, Рыбалов и Камаев 2011). Для личинок Cantharidae характерно внекишечное пищеварение (Определитель обитающих... 1964). В исследовании с применением электрофореза специфичных ферментов потенциальных жертв из пищеварительной системы личинок *Cantharis fusca*, *C. livida* и *C.*

rustica показано, что их рацион включает дождевых червей, а также личинок двукрылых и чешуекрылых, при этом в рационе этих хищников, по-видимому, отсутствуют слизни, энхитреиды и личинки типулид. Имаго тех же видов мягкотелок питаются в основном объектами растительного происхождения: нектаром, пыльцой, падью (Traugott 2003).

Двукрылые. Среди личинок двукрылых (отр. Diptera), населяющих почву и подстилку, встречаются первичные разрушители, детритофаги, микофаги. Обилие двукрылых значительно варьирует в зависимости от локальных условий биотопа и составляет от 20-50 до 2000 экз./м², сухая биомасса достигает 40 мг/м² (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Стриганова и Порядина 2005, Malmstrom et al. 2009, Матвеев 2011, Рыбалов и Камаев 2011, Gongalsky and Persson 2013). В лесных экосистемах деятельность личинок двукрылых имеет особенно большое значение при деструкции растительных остатков. Кроме того, многие личинки мух принимают участие в заключительных этапах разложения органики (Стриганова 1980).

Личинки комаров-долгоножек (сем. Tipulidae) – важные первичные разрушители наземного опада, обитают в подстилке (Стриганова и Порядина 2005). Личинки мух-детритниц (сем. Sciaridae) и мух-толстоножек (сем. Bibionidae) питаются растительным опадом, а также другими продуктами разложения органики, значительную долю в их рационе могут составлять гифы грибов (Определитель обитающих... 1964, Netrick 1970, Gardiner et al. 1990). Известны случаи питания личинок бибионид живыми тканями растений (D'Arcy-Burt and Blackshaw 1991). Большинство личинок бекасниц (сем. Rhagionidae) известно как хищники. Представители рода *Rhagio* питаются малощетинковыми червями и личинками насекомых с мягкими покровами (Kerr 2004). Личинки ктырей (сем. Asilidae) – хищники почвенных личинок насекомых (Wei et al. 1995).

Тараканы. Рацион большинства видов тараканов (отр. Blattoptera), обитающих в лесах, состоит из объектов растительного происхождения (Schal et al. 1984). Среди представителей рода *Ectobius* не отмечено питание животной пищей (Clements et al. 2013). Для ряда видов тараканов известна мицетофагия (Вишнякова 1980).

Мокрицы

Основной пищей мокриц служит растительный опад. Для восполнения запаса влаги мокрицы могут потреблять живые ткани растений (Стриганова 1980). Перерабатывая опад, массовые виды мокриц выступают, подобно диплоподам, в качестве важных факторов почвообразовательного процесса (Dunger 1956). Микофагия у мокриц носит факультативный характер (Стриганова 1980). Некоторые виды мокриц, обитающие в широколиственных лесах, питаются почвенными водорослями (Brerton 1957, цит. по: Стриганова 1980). Экскременты мокриц непосредственно входят в состав почвы, а также подвергаются дальнейшей переработке

коллемболами, которые их поедают. Практическое значение мокриц в качестве первичных разрушителей растительного опада велико в тех районах, где они достигают большой численности (Залесская и Рыбалов 1982).

1.5. Понятия «пища» и «источник энергии» в детритных пищевых сетях

Основная часть потенциальных пищевых субстратов, доступных для почвенных сапрофагов, представлена химически инертными полимерами (Гиляров 1949, Стриганова 1980, Berg and McClaugherty 2008). Для разрушения этих сложных веществ необходимы ферменты, которые синтезирует сапротрофная или симбиотическая микрофлора (Стриганова 1980, Stenlid et al. 2008, Ekblad et al. 2013). Тем не менее, растительные остатки или почва не полностью усваиваются многими почвенными сапрофагами, и их экскременты сохраняют пищевую ценность для других педобионтов (Козловская 1976, Стриганова 1980). Согласно теории энергетических каналов, в детритных сетях выделяют три потока энергии: бактериальный, грибной и корневой (Hunt et al. 1987, Moore and Hunt 1988). Обилие бактерий, грибов и корней растений в почве определяет присутствие определенных таксономических групп почвенных беспозвоночных, трофически связанных с тем или иным энергетическим каналом (Moore and de Ruiter 1991).

Бактериальный канал, в силу особенностей экологии бактерий, наиболее активен в почвах (или локусах почвы), имеющих высокий уровень содержания питательных веществ. Консументами бактерий выступают простейшие и нематоды-бактериофаги; популяции микробофагов контролируются преимущественно хищными нематодами. Эта система обеспечивает очень быстрый оборот вещества и энергии, а также высокую скорость деструкции органического вещества. В такой ситуации в почве формируется значительное количество низкомолекулярных органических соединений, почвенные малощетинковые черви имеют высокие численность и разнообразие жизненных форм, а обилие членистоногих почвенных сапрофагов невелико.

Грибной канал более развит в относительно бедных почвах с пониженным рН. Считается, что почвенные грибы, в отличие от бактерий лимитированы не «сверху» (выеданием), а «снизу» – конкуренцией за пищевой субстрат (Wardle and Yeates 1993). Вследствие этого скорость разложения опада в почвах с преобладанием «грибного» канала ниже, чем в почвах с преобладанием «бактериального» канала. «Грибной канал» способствует высокому обилию и разнообразию членистоногих-сапрофагов, но не олигохет (Wardle 2002, Crotty et al. 2012). Разумеется, рассмотренная теория идеализирует реальную ситуацию, так как сосуществующие в любых почвах бактерии и грибы взаимодействуют друг с другом (Rooney et al. 2006).

В пищевом субстрате, поглощаемом почвенными сапрофагами, присутствует значительное количество недоступных для усвоения веществ, а доступные соединения (т.е. источник энергии) представляют собой преимущественно либо результаты жизнедеятельности микроорганизмов (свободноживущих или симбиотических), либо собственно микробную биомассу. Следствиями неравнозначности понятий «пища» и «источник энергии» выступают: (1) возможность поочередной утилизации одного и того же пищевого субстрата разными функциональными группами сапрофагов, (2) возможность использования разных энергетических потоков сапрофагами, питающихся сходным пищевым субстратом. Последовательное извлечение энергии, содержащейся в детрите (*sensu lato*), известно для его первичных потребителей – карболиберантов и вторичных потребителей – нитролиберантов (Козловская 1976). Различия непосредственных источников энергии при сходстве пищевых субстратов показано в полевых и лабораторных экспериментах с мечеными ^{13}C и ^{15}N . Например, среди дождевых червей из рода *Aporrectodea* представители *A. longa*, но не *A. rosea* имели трофическую связь с корневыми выделениями (Pollierer et al. 2007). Совместно обитающие диплопеды *Glomeris helvetica* и *G. undulata*, так же как близкородственные виды дождевых червей *Lumbricus rubellus* и *L. terrestris*, значительно различались по количеству усвоенных меченых органических веществ из корневых выделений и опада (Eissfeller et al. 2013).

Неточность понятий «пища» и «источник энергии» ограничивает применимость данных о питании почвенных сапрофагов (оперирующих преимущественно понятием «пища») при реконструкции детритных пищевых сетей. Для описания функционирования сообщества почвенных беспозвоночных необходима информация об энергетике (т.е. качественной или количественной характеристике потоков энергии, утилизируемых объектом) ключевых таксонов педобионтов. Мощность разных потоков углерода, проходящих через почву, сильно различается (рис. 1.1), и можно предполагать, что их доля в энергетическом балансе популяций почвенных животных также не равна (возможно, пропорциональна мощности потоков). Однако количественных данных на этот счет в настоящее время нет. С учетом данных о пищевых предпочтениях почвенных беспозвоночных (см. раздел 1.4), обитающих в бореальных и гемибореальных лесах, можно заключить, что с надземным растительным опадом энергетически связаны преимущественно подстилочные сапрофаги-карболиберанты, с подземным растительным опадом – геобионтные сапрофаги-карболиберанты. В энергетике нитролиберантов важную роль играет углерод органического вещества почвы, а также продукты жизнедеятельности сапрофагов-карболиберантов. Почвенные водоросли, в силу их низкой (относительно других потоков энергии) продуктивности, видимо, не имеют большого значения в энергетике каких-либо групп почвенных беспозвоночных бореальных и

гемибореальных лесов, однако, благодаря широкой распространенности в почве, безусловно, являются постоянным компонентом в рационе многих групп педобионтов, прежде всего нитролиберантов и геобионтных карболиберантов. Хищные почвенные беспозвоночные, благодаря широкому распространению среди них полифагии, интегрируют доступные (в соответствии с топической приуроченностью) потоки энергии. Геобионтные хищники энергетически связаны с углеродом растительного опада, органического вещества почвы и почвенных водорослей. Активно перемещающиеся подстилочные хищники способны иметь энергетическую связь со всеми представленными на рис. 1.1 потоками энергии, а также утилизировать пастбищный поток энергии (питаюсь фитофагами или живыми растениями). С пастбищным потоком энергии связаны также почвенные ризофаги (некоторые Curculionidae, Scarabaeidae) и, факультативно, сапроризофаги (некоторые Curculionidae, Scarabaeidae, Elateridae).

Энергия, содержащаяся в валеже сильной степени деструкции и в корневых выделениях деревьев, потенциально может быть утилизирована широким кругом почвенных сапрофагов. Однако, из-за особенностей химического состава соединений углерода в этих потоках (инертные полимеры древесины и низкомолекулярные сахара ризодепозитов), а также неравномерности пространственного распределения валежа и приуроченности корневых выделений к поверхности тонких корней, расположенных в толще почвы, сложно проследить цепь консументов, утилизирующих данные потоки энергии. Недостаток информации о трофических связях между первоначальными потребителями этих потоков (ксилотрофными базидиомицетами и ризосферной микрофлорой) и представителями мезофауны заставляет предполагать значительную сложность трофической цепи, соединяющей валеж или корневые выделения и почвенных хищников. Наиболее перспективным методом исследования этого вопроса является мечение базового субстрата и поиск метки среди потенциально трофически связанных с ним почвенных беспозвоночных.

1.6. Современные представления о функционировании детритных пищевых сетей

Ключевой особенностью детритных трофических сетей выступает присутствие мертвой органики, а не продуцентов, в основе пищевой пирамиды. В связи с этим первичные консументы (сапрофаги *sensu lato*) в детритных экосистемах не могут влиять непосредственно на скорость поступления базовых ресурсов, в то время как доступность этих ресурсов оказывает значительное влияние на обилие и распределение потребителей.

Согласно данным математического моделирования, динамика сообществ, в которых присутствует трофическая связь, регулируемая исключительно доступностью ресурсов, но не потребителем («donor-controlled relationship», Pimm 1982), значительно отличается от динамики,

описываемой моделью Лотки-Вольтерры. Так, стабильность в регулируемом доступностью ресурсов сообществе возрастает при увеличении видового богатства и сложности трофической сети. Кроме того, в случае невозможности прямого влияния потребителей на поступление пищевого ресурса в сообществе может присутствовать значительное количество видов, имеющих смешанный тип питания (Hildrew et al. 1985). В обратном же случае (когда первичные консументы могут влиять на динамику поступления базового ресурса в систему посредством сильных обратных связей), присутствие таких видов дестабилизирует модельное сообщество (Pimm 1982). В детритных сетях почвенные сапрофаги обладают значительной пластичностью пищевого поведения (Стриганова 1980). Даже некоторые хищные почвенные беспозвоночные потребляют в том числе опад или корни растений (Lewis 1965). Таким образом, наблюдаемое высокое видовое разнообразие и пластичность пищевого поведения в первых трофических звеньях детритных пищевых сетей не противоречит модели Пимма (Pimm 1982).

Отсутствие непосредственной обратной связи между динамикой популяций почвенных сапрофагов и обилием их пищевых ресурсов ни в коем случае не означает, что почвенное население не влияет на продуктивность растений и, в конечном счете, на динамику поступления в почву растительных остатков и иных энергетических ресурсов. В многочисленных экспериментах показано, что немикроскопическая почвенная фауна оказывает значительное положительное влияние на рост растений и содержание в их тканях питательных веществ. Так, добавление почвенной фауны в мезокосмы с проростками деревьев привело к увеличению содержания азота в листве в 2,5 раза у сосны (*Pinus sylvestris*) и 1,8 раза у березы (*Betula pendula*), а также увеличению массы побега в 1,8 раз и у сосны, и у березы (Setälä et al. 1997, Setälä and Huhta 1991). Однако, в данном эксперименте положительное влияние педобионтов на развитие проростков сосны наблюдалось лишь в мезокосмах с высоким содержанием питательных веществ почве, в обратном же случае масса побегов при добавлении почвенной фауны снижалась в 0,7 раза, а содержание азота в хвое увеличивалось незначительно, менее чем на 10% (Setälä et al. 1997). Влияние почвенной фауны на растение осуществляется преимущественно за счет увеличения активности микробного сообщества и, как следствие, скорости минерализации питательных веществ (Wardle 2002). Так, Спэйн и соавторы показали, что процесс переноса ^{15}N от почвенных микроорганизмов к растениям усиливался в присутствии дождевых червей. Кроме того, ^{15}N , ассимилированный и микробами, и червями, впоследствии стал доступен для растений (Spain et al. 1992).

Отсутствие четкой границы между категориями «пища» и «среда обитания» является одним из принципиальных свойств детритных трофических сетей (Гончаров и Тиунов 2013). Кроме того, в детритных пищевых сетях очень распространены косвенные взаимоотношения между видами (Sih et al. 1985). Эти свойства поддерживают сложную пищевую структуру в

детритных сетях, которая, в свою очередь, обеспечивает возможность использования входящими в нее организмами практически всей энергии, содержащейся в поступающем в детритный блок мертвом органическом веществе, даже если для этого потребуется несколько циклов прохождения разлагаемого вещества через детритную пищевую цепь (Begon et al. 1996).

Реконструкция структуры трофических сетей в почве в рамках конкурентно-равновесной теории (Стриганова 2006) затруднена высоким видовым разнообразием почвенного сообщества (Anderson 1975) и значительной пластичностью пищевых предпочтений почвенных беспозвоночных (Стриганова 1980). Естественной попыткой выхода из сложившейся ситуации становится объединение видов в гильдии или функциональные группы, преимущественно на основе их таксономического сходства (Mikola et al. 2002, Hättenschwiler et al. 2005), что приводит к существенному упрощению реконструируемой структуры (Andren et al. 1999). При изучении экологии отдельных таксонов почвенных беспозвоночных этот подход весьма плодотворен (Шарова 1981, Кузнецова 2005). Однако, взаимоотношения и разнообразие видов даже внутри выделенных гильдий не всегда находятся в согласии с принципом конкурентного исключения. Подобную «переполненность» экологических ниш возможно объяснить с точки зрения нейтральной равновесной теории (Hubbell 2001, Rosindell et al. 2001, Гиляров 2002), подразумевающей возможность стабильного сосуществования видов, использующих одинаковые ресурсы, но имеющих сходные параметры динамики численности популяции. Важными условиями ее применения выступает малоподвижность видов и достаточно широкий круг ресурсов, который теоретически может осваивать каждый из видов (Гиляров 2007). Этим условиям удовлетворяют далеко не все почвенные беспозвоночные.

Так как разрушающий компонент экосистем тесно и взаимно связан с производящим (Wardle 2002), характер пространственного распределения растительности в лесу выступает важным фактором распределения педобионтов. В ризосфере растений наблюдается значительно большее по сравнению с «обычной» почвой обилие простейших (Bonkowski et al. 2009), почвенных водорослей (Алексахина 1972), нематод (Wardle 2002), дождевых червей (Scheu and Poser 1996). Кроме того, согласно концепции фитогенных полей, предложенной А.А. Урановым (1965), разные виды ключевых видов деревьев формируют в своем подкroновом пространстве участки, имеющие видоспецифичные физико-химические свойства почвы и видовой состав растительности нижнего яруса. Это создает предпосылки для формирования разных комплексов почвенных беспозвоночных в разных микростациях лесных экосистем и тем самым повышает уровень разнообразия сообщества.

Пока открытым остается вопрос о том, влияют ли в лесных экосистемах растения непосредственно на распределение почвенной фауны или же и растения, и педобионты находятся под воздействием общего третьего фактора, например, локальных абиотических

условий (Wardle 2002). Результаты целого ряда экспериментальных работ предполагают, что увеличение доступности ресурсов (прежде всего углерода) не влечет однозначно позитивной (в виде увеличения численности) реакции почвенного населения. Увеличение обилия обычно наблюдается у сапрофагов, в то время как микробофагии могут реагировать на изменение доступности ресурсов по-разному (Ponge et al. 1993, Scheu and Schaefer 1998, Maraun et al. 2001). Можно полагать, что в почвенных сообществах действуют как восходящие (доступность ресурсов), так и нисходящие (контроль со стороны хищников) регуляторные силы. В то же время широкое распространение косвенных (нетрофических) связей в детритных пищевых сетях в значительной степени уменьшает мощность трофического каскада, возникающего между организмами не связанных непосредственно трофических уровней (например, между продуцентами и вторичными консументами или между консументами первого и третьего порядков) (Paine 1980).

Исследование закономерностей функционирования детритных пищевых сетей затруднены наличием значительных лагун в понимании истинных трофических (энергетических) связей между ключевыми элементами: базовыми источниками ресурсов и организмами разных трофических уровней. Эти лагуны особенно заметны при попытке манипулирования некоторыми звеньями детритных пищевых сетей. Например, согласно «мимикрирующему» методу формирования сельскохозяйственных экосистем (Lefroy et al. 1999), считается возможным создать высокопродуктивные сельские угодья, устройство и функционирование которых похоже на таковые в природных сообществах. Однако, одним из основных условий практического применения этого подхода выступает наличие знаний о фенологии и трофических связях всех беспозвоночных в моделируемой системе (Malézieux 2012), которые далеко не исчерпывающи в случае почвенных беспозвоночных. Знание о трофических связях с тем или иным пищевым субстратом важно при разработке биологических методов борьбы с сельскохозяйственными вредителями (Hunter 2001).

Таким образом, трофическая структура почвенных беспозвоночных включает большое количество экологических групп, приспособленных к утилизации определенного типа мертвого органического вещества. В почве присутствуют разнообразные источники мертвой органики, различающиеся мощности потока, временной динамике поступления, химическому составу и ряду других параметров. Эти данные свидетельствуют о наличии нескольких в значительной степени независимых потоков энергии, поступающих в почву: растительного опада (листового, корневого и стволового), корневых выделений, органического вещества почвы, автотрофной продукции почвенных водорослей. Перечисленные потоки служат базовыми источниками энергии в детритных пищевых сетях. Они в неодинаковой степени доступны для потребления разными группами почвенных беспозвоночных (например, карболиберантами и

нитролиберантами, герпето- и геобионтами). Разная степень доступности и неоднородность распределения этих источников энергии в пространстве и времени обеспечивает стабильное присутствие в экосистеме пищевых ресурсов, доступных для консументов разных трофических групп, что может быть одним из важнейших факторов, определяющих наблюдаемое значительное видовое и функциональное разнообразие почвенных беспозвоночных (Rooney et al. 2006).

В таком случае важной задачей экологии выступает изучение трофических связей почвенных беспозвоночных с разными источниками энергии, поступающей в детритные пищевые сети. Решение этой задачи, из-за многообразия и сложности трофических связей в сообществе почвенных беспозвоночных, возможно лишь в естественных экосистемах, но не в лабораторных условиях. Одним из действенных методов для выявления степени связи различных групп почвенных беспозвоночных с базовыми источниками энергии в детритных пищевых может быть метод анализа стабильных изотопов.

1.7. Фракционирование стабильных изотопов углерода и азота в пищевых цепях

Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ отражают изотопный состав биологических образцов. В пищевых сетях происходит закономерное накопление тяжелых и более редких изотопов углерода (^{13}C) и азота (^{15}N) (трофическое фракционирование). Трофическое фракционирование изотопов (в данном случае $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$) определяется как разница между изотопным составом консумента и его пищевого субстрата:

$$\Delta = \delta_{\text{консумент}} - \delta_{\text{субстрат}} \quad (1)$$

Оценки значений величин $\Delta^{13}\text{C}$ сходны в разных работах: $0,4 \pm 1\text{‰}$ (Post 2002), $0,50 \pm 0,13\text{‰}$ (McCutchan et al. 2003). Оценки значений $\Delta^{15}\text{N}$ заметно различаются в разных исследованиях и варьируют в пределах от $2,0\text{‰}$ (McCutchan et al. 2003) до $3,4\%$ (Scheu and Falca 2000, Martinez del Rio et al. 2009).

Изотопный состав углерода и азота имеет два важных для изучения трофической структуры детритных пищевых сетей естественных градиента значительного изменения: (1) переход от детритных к пастбищным пищевым сетям и (2) переход от опада и верхнего слоя почвы к нижним слоям почвы.

1. Фитофаги, консументы первого порядка пастбищных пищевых сетей (личинки чешуекрылых, растительноядные клопы и жуки, тли и прочие) имеют меньшие на 2-4‰ значения $\delta^{13}\text{C}$, чем почвенные сапрофаги, занимающие аналогичный трофический ярус в детритных пищевых сетях (Hladilek 2008, Ikeda et al. 2010, Potapov et al. 2013).

2. Величины $\delta^{15}\text{N}$ общего азота и $\delta^{13}\text{C}$ общего углерода почвы увеличиваются с глубиной. Разница значений $\delta^{15}\text{N}$ в верхнем слое почвы (0 см) и в нижележащих слоях (20–30 см) может достигать 6,8‰, в среднем составляя $2,6 \pm 1,5$ ‰ (Makarov et al. 2008).

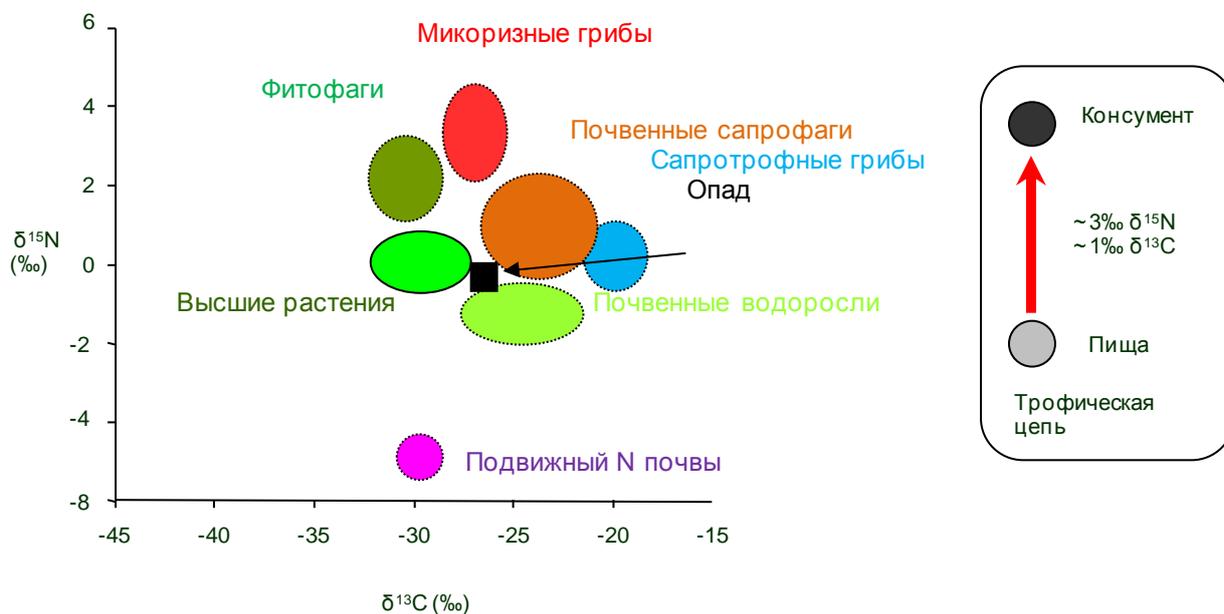


Рисунок 1.2. Основные закономерности фракционирования изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Показано несколько наиболее устойчивых закономерностей изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в экосистемных процессах.

Основные закономерности фракционирования изотопов углерода и азота в ключевых компонентах наземных экосистемах представлены на рисунке 1.2. Содержание ^{13}C в растительном опаде увеличивается по сравнению с живыми тканями растений, а содержание ^{15}N изменяется слабо (Melillo et al. 1989). Фитофаги обычно обогащены только ^{15}N по сравнению с пищевым субстратом (Hladilek 2008). Микоризные грибы, утилизирующие углерод, поставляемый им симбиотическими растениями, слабо обогащены по ^{13}C , при этом величины $\delta^{15}\text{N}$ в их тканях значительно выше по сравнению с опадом или растениями (Hobbie and Colpaert 2003). Сапротрофные грибы, использующие углерод, содержащийся преимущественно в опаде, значительно обогащены ^{13}C по сравнению с пищевым субстратом, в то время как содержание ^{15}N сопоставимо с опадом (Hobbie et al. 1999). Важно отметить, что особенности физиологии грибов (как микоризных, так и сапротрофных), в том числе фракционирования тяжелых изотопов, чрезвычайно многообразны и слабо изучены (Rayner and Boddy 1988). Почвенные водоросли, утилизирующие растворенные не только в почве, но и в дождевой воде соединения азота, имеют более низкие по сравнению с высшими растениями величины $\delta^{15}\text{N}$ (Hoering 1957, Hietz et al. 1999, Scheu and Folger 2004, Zechmeister et al. 2008). Различия концентраций ^{13}C связаны в том числе с особенностями кинетики фиксации молекул

CO₂ в процессе фотосинтеза в тканях почвенных водорослей и высших растений (Farquhar et al. 1989). Величины $\delta^{15}\text{N}$ почвенных сапрофагов обычно не более чем на один трофический уровень (2 – 3,4‰) превышают значения $\delta^{15}\text{N}$ опада. Концентрация ^{13}C в тканях этих беспозвоночных значительно варьирует в пределах от значений $\delta^{13}\text{C}$ опада до $\delta^{13}\text{C}$ сапротрофной микрофлоры (McNabb et al. 2001, Akamatsu et al. 2004, Halaj et al. 2005, Gratton et al. 2008, Okuzaki et al. 2009, Pollierer et al. 2009, Hyodo et al. 2010, Ikeda et al. 2010, Oelbermann and Scheu 2010, Hoekman et al. 2012). Таким образом, изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных позволяет определить основные источники углерода и азота, с которыми связан исследуемый консумент, а также выявить его трофический уровень (Scheu and Falca 2000, McCutchan et al. 2003, Тиунов 2007б).

Для объективного применения методов изотопного анализа при реконструкции детритных пищевых сетей важно учитывать, что изотопный состав разных органических соединений, входящих в состав живых организмов, не одинаков. Так, липиды и хитин беспозвоночных существенно обеднены ^{13}C и ^{15}N по сравнению с белками (Webb et al. 1998, Wehi and Hicks 2010). Значительный размах изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в тканях индивидуума был показан на примере диплопод (Семенюк и Тиунов 2011), прямокрылых (Wehi and Hicks 2010) и двукрылых (Perkins et al. 2013). Для исследования изотопного состава беспозвоночных в разных исследованиях использовали отдельные сегменты тела (Tillberg et al. 2006, Traugott et al. 2007), внутренние органы (Perkins et al. 2013), наружные покровы (Tayasu et al. 2002). В большинстве опубликованных работ для анализа использовали целых беспозвоночных, иногда после удаления кишечника (например, Scheu and Falca 2000, Post 2002, McCutchan et al. 2003).

Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ зеленых растений, опада и почвы могут значительно (до 10‰) различаться в локальных биотопах, имеющих разные условия среды (Brooks et al. 1997, Handley and Scrimgeour 1997, Макаров 2009). Для возможности сравнения изотопного состава почвенных беспозвоночных, собранных в разных локальных биотопах, мы нормировали величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ всех образцов, собранных в локальном биотопе, по опаду из этого биотопа, используя следующую формулу:

$$\Delta = \delta_{\text{образец}} - \delta_{\text{опад}} \quad (2)$$

Формула (2) отличается от формулы (1) тем, что в данном случае рассчитанная величина (Δ) отражает обогащение образца относительно опада, а не непосредственного пищевого субстрата, как в случае расчета трофического фракционирования.

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ

2.1. Полевые исследования

Полевые исследования были осуществлены в трех ООПТ и одной научно-экспериментальной базе (НЭБ), расположенных в зоне бореальных и гемибореальных лесов в Европейской части России. Сбор материала произведен в течение пяти сезонов (с 2008 по 2012 г.). В трех локалитетах: Полистовском заповеднике, Окском заповеднике, НЭБ «Черноголовка» (Черноголовской биостанции) – были сделаны количественные учеты почвенных беспозвоночных и изучен изотопный состав углерода и азота массовых видов. В Печоро-Илычском заповеднике произведен количественный учет почвенных беспозвоночных и исследован изотопный состав пяти наиболее массовых видов хищников-герпетобионтов. Кроме того, в окрестностях города Шуя (Ивановская область, 56°51'9" с.ш., 41°22'18" в.д.) в июне 2012 г. был осуществлен неколичественный сбор почвенных личинок жуков для отработки методических вопросов изотопного анализа тканей насекомых. Помимо животных, во всех локалитетах были отобраны пробы опада, почвы и наиболее массовых видов зеленых растений.

Неколичественный сбор некоторых видов беспозвоночных (преимущественно геобионтных личинок жуков и пауков-тенетников) осуществляли вручную. Учёт почвенной мезофауны проводили методом ручной разборки почвенных проб (Методы почвенно-зоологических... 1975). На пробной площади отбирали случайно расположенные почвенные пробы размером 25×25 см. В каждой почвенной пробе выделяли три слоя: подстилка (A₀), верхний почвенный слой (до глубины 10 см от поверхности почвы, «0-10») и нижний почвенный слой (от 10 до 30 см от поверхности почвы, «10-30»). В большинстве модельных биотопов в период исследования были установлены ловушки Барбера (пластиковые стаканы объемом 0,5 л, верхний диаметр 94 мм), на треть заполненные водой с добавлением детергента (Barber 1931). От 10 до 20 ловушек располагали на одной линии, в 2-3 метрах друг от друга, осмотр ловушек производился ежедневно.

Идентифицированных до уровня вида или рода (в случае личинок начальных возрастов – до семейства) почвенных беспозвоночных относили к основным трофическим группам (хищники, миксофаги, сапрофаги, фитофаги), используя литературные данные. К хищникам были отнесены представители Araneae, Cantharidae, Carabidae, Geophilidae, Lithobiidae, Rhagionidae, Staphylinidae и др., к миксофагам – личинки Elateridae и Dolichopodidae, к сапрофагам – представители Blatellidae, Bibionidae, Diplopoda, Ligiidae, Lumbricidae, Tendipedidae, Tipulidae и др., к фитофагам – беспозвоночные из семейств Curculionidae, Lygaeidae и др.

Окский заповедник

Сбор материала в Окском государственном биосферном заповеднике в окрестностях кордона Бедная гора (левый берег реки Пры, 54°24' с. ш., 40°23' в. д.) был произведен в период с 20 июля по 2 августа 2008 года. Заповедник расположен на территории Спасского района Рязанской области. Почвы в исследованном регионе развиваются на древнеаллювиальных и приледниковых песчаных отложениях (Приклонский и Тихомиров 1989). В районе работ было изучено пять модельных площадей (биотопов), расположенных на трансекте и в разной степени удаленных от старицы р. Пры: дубрава на прирусловом валу («Дубрава»), березняк в затопляемой пойме («Березняк»), сосняки №1, №2, №3 на плакорном участке (рис. 2.1).

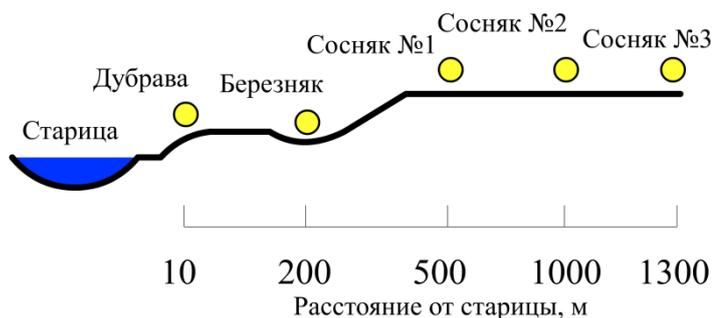


Рисунок 2.1. Схема расположения пробных участков на катене, пересекающей склон водораздела.

Краткая характеристика исследованных биотопов приведена в таблице 2.1. Модельный биотоп «Дубрава» расположен на прирусловом валу старицы р. Пры (превышение над уровнем воды в старице около 1 м, расстояние до воды – 10 м). Модельный биотоп «Березняк» находится в локальной низине, поэтому во время весенних паводков его заливают водой. Во время учётов почва в биотопе оставалась влажной, насыщенной водой. Среди трех исследованных сложных сосняков влажность почвы уменьшалась по мере отдаления от старицы.

Таблица 2.1. Почвенный и растительный покров в модельных биотопах Окского заповедника.

Модельный биотоп	Почвенный покров	Растительный покров
Дубрава	Аллювиально-дерновые и дерновые, мощность гумусового горизонта 6-8 см	Древостой: дуб (<i>Quercus robur</i>), сосна (<i>Pinus sylvestris</i>), береза (<i>Betula pendula</i>) (7Д2С1Б); травянистые растения: осоки (<i>Carex</i> spp.), жимолость (<i>Lonicera xylosteum</i>), ландыш (<i>Convallaria majalis</i>)
Березняк	Аллювиальные болотные	Древостой: береза (<i>Betula pendula</i>), осина (<i>Populus tremula</i>) (7Б3Ос); травянистые растения: осоки (<i>Carex</i> spp.)
Сосняк №1	Почвы подзолистые, мощность гумусового горизонта 8-10 см	Древостой: сосна (<i>Pinus sylvestris</i>), осина (<i>Populus tremula</i>), береза (<i>Betula pendula</i>) (7С2Ос1Б); травянистые растения: майник (<i>Maianthemum dilatatum</i>), молиния (<i>Molinia</i> sp.), костяника (<i>Rubus saxatilis</i>)
Сосняк №2	Почвы подзолистые, мощность гумусового горизонта 8-10 см	Древостой: сосна (<i>Pinus sylvestris</i>), береза (<i>Betula pendula</i>), дуб (<i>Quercus robur</i>) (5С1Б1Д); травянистые растения: молиния (<i>Molinia</i> sp.), вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.), черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)
Сосняк №3	Почвы подзолистые, мощность гумусового горизонта 8-10 см	Древостой: сосна (<i>Pinus sylvestris</i>), береза (<i>Betula pendula</i>), дуб (<i>Quercus robur</i>) (5С1Б1Д); травянистые растения: зеленчук (<i>Lamium galeobdolon</i>), майник (<i>Maianthemum dilatatum</i>), молиния (<i>Molinia</i> sp.)

На каждой пробной площади, за исключением сосняка №2, брали по 10 почвенных проб размером 25×25 см. Из-за того, что в березняке почвы были переувлажненными, из 10 взятых почвенных проб лишь две имели более одного животного. Только эти две пробы были использованы для расчета численности почвенных беспозвоночных в данном биотопе. Таким образом, всего для учетов численности было использовано 32 почвенных пробы. В каждом модельном биотопе в период исследования было установлено по 20 ловушек Барбера. Осмотр ловушек производился ежедневно. Всего в данном локалитете отработано 1100 ловушко-суток.

Полистовский заповедник

В Государственном природном заповеднике «Полистовский» (Псковская область) район работ был расположен в 1,7 км к северо-западу от д. Усадьба, около урочища Залазное (57° 2' 59" с.ш., 30° 33' 44" в.д.). Территория заповедника входит в состав обширной Полистово-Ловатской болотной системы. Почвы болотно-подзолистые, торфяно-глеевые и дерново-подзолистые (Решетникова и др. 2006).

Сбор материала осуществлялся с 7 по 28 июня и с 5 по 26 августа 2009 года. В районе работ было изучено четыре модельных площади, в разной степени удаленных от верхового болота (мшары): собственно верховое болото, болотно-лесной экотон, смешанный лес, смешанный лес с преобладанием ели (этот биотоп был расположен северо-восточнее основной трансекты) (рис. 2.2). Расстояние между биотопами составляло 30 – 50 м.

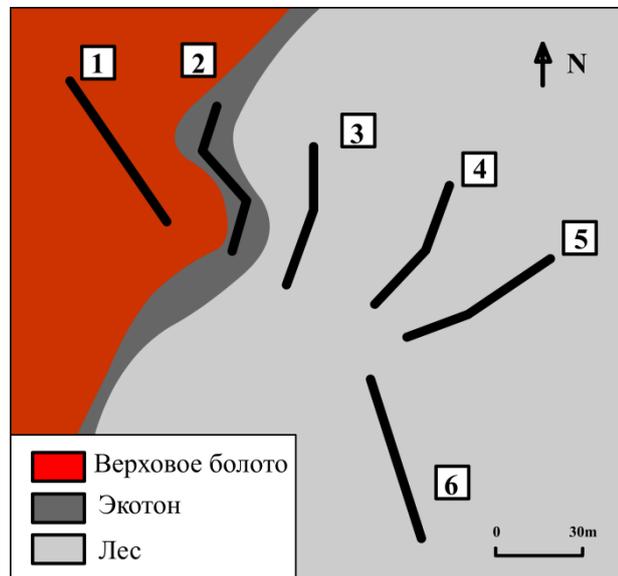


Рисунок 2.2. Схема расположения линий ловушек Барбера в Полистовском заповеднике. 1 – верховое болото, 2 – экотон, 3,4,5 – смешанный лес, 6 - смешанный лес с преобладанием ели.

Краткая характеристика исследованных биотопов приведена в таблице 2.2. На верховом болоте, в болотно-лесном экотоне и в смешанном лесу с преобладанием ели в период исследования было установлено по 10 ловушек Барбера, в смешанном лесу – 30 ловушек Барбера (рис. 2.2), осмотр ловушек производился ежедневно. Всего в данном локалитете отработано 7460 ловушко-суток. Почвенные пробы отбирали рядом с линиями ловушек Барбера. В болотно-лесном экотоне и смешанном лесу с преобладанием ели в июне и в августе было взято по 10 почвенных проб, в смешанном лесу – по 30 проб. Таким образом, всего в данном локалитете было отобрано 100 почвенных проб. Кроме того, в модельных биотопах был осуществлен ручной неколичественный сбор тенетных пауков из семейств Araneidae, Linyphiidae и Tetragnathidae.

Таблица 2.2. Почвенный и растительный покров в модельных биотопах, исследованных в Полистовском заповеднике.

Модельный биотоп	Почвенный покров	Растительный покров
Верховое болото (линия 1)	Отсутствует	Древостой: береза (<i>Betula pendula</i>), сосна (<i>Pinus sylvestris</i>) (10Б 1С); зеленые мхи: <i>Sphagnum magellanicum</i> , <i>Sph. angustifolium</i> ; травянистые растения: пушица (<i>Eriophorum vaginatum</i>)
Экотон (линия 2)	Торфянисто-глеевые, с маломощным гумусированным слоем	Древостой: ель (<i>Picea abies</i>), осина (<i>Populus tremula</i>), рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>), ольха (<i>Alnus incana</i>) (1Е 1Ос 1Р 1Ол); травянистые растения: хвощ (<i>Equisteum palustre</i>), осока (<i>Carex limosa</i>)
Смешанный лес (линии 3, 4, 5)	Торфянисто-глеевые, толщина гумусового слоя 2 см, оторфованного – 3 см.	Древостой: осина (<i>Populus tremula</i>), рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>), ольха (<i>Alnus incana</i>), ель (<i>Picea abies</i>) орешник (<i>Corylus avellana</i>) (5Ос 3Р 1Ол 1Е 1Ор); травянистые растения: кислица (<i>Oxalis acetosella</i>), сныть (<i>Aegopodium podagraria</i>), осока (<i>Carex</i> sp.) малина (<i>Rubus idaeus</i>)
Смешанный лес с преобладанием ели (линия 6)	Торфянисто-глеевые, толщина гумусового слоя 3 см, оторфованного – 3 см.	Древостой: ель (<i>Picea abies</i>), рябина (<i>Sorbus aucuparia</i>), осина (<i>Populus tremula</i>), дуб (<i>Quercus robur</i>) (8Е 2Р 2Ос 1Д); травянистые растения: ландыш (<i>Convallaria majalis</i>) кислица (<i>Oxalis acetosella</i>), сныть (<i>Aegopodium podagraria</i>)

Печоро-Илычский заповедник

Исследование сообществ почвенных беспозвоночных. Сбор материала был проведен в 758 квартале Верхне-Печорского лесничества в Печоро-Илычском заповеднике (60°02' с. ш., 58°59' в. д.). Пробные площади располагались в среднетаежных темнохвойных лесах, в нижней части бассейна реки Большая Порожня (правый приток реки Печоры). Исследование было проведено в период с 14 июня по 25 июля 2010 года в сообществах трёх автоморфных типов леса: пихто-ельника высокотравного (ВТ), пихто-ельника крупнопоротникового (КП), пихто-ельника чернично-зеленомошного (ЧЗ) (рис. 2.3, табл. 2.3). С точки зрения структуры почвенного покрова по Фридланду (1972), комбинации почв были представлены спорадически-пятнистыми почвенными ареалами, осложненными такими предельно-структурными элементами, как ветровально-почвенный комплекс (ВПК). В исследованных сообществах были выделены четыре типа микросайтов: подкрановое пространство (Пк) ели сибирской (*Picea obovata*), межкрановое пространство (Мк) и элементы ВПК: бугор 2-ой стадии зарастания (Бг) и западина 1-ой стадии зарастания (Зп). Подкрановые и межкрановые пространства, в отличие от

элементов ВПК, имели ненарушенный растительный и почвенный покров. Расстояние между исследованными микросайтами разного типа внутри каждого лесного сообщества составляло от 10 до 50 м, пары микросайтов «Пк + Мк» и «Бг + Зп» располагались не более чем в 15 м друг от друга.

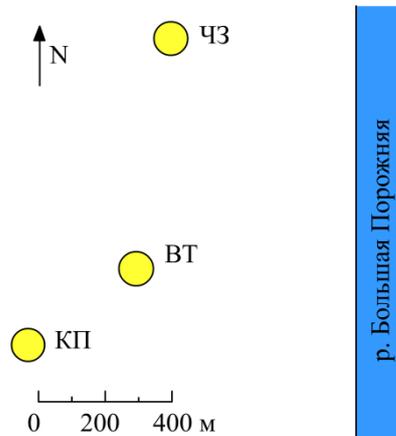


Рисунок 2.3. Схема расположения пробных участков в Печоро-Илычском заповеднике.

Для учета видового состава и обилия почвенной мезофауны в каждом микросайте было отобрано 10 почвенных проб, в общей сложности 120 проб. Для учета динамической плотности эпигеобионтных беспозвоночных в каждом микросайте в период с 11 июня по 25 июля 2010 года было установлено по 10 ловушек Барбера диаметром 95 мм. С 11 июня по 5 июля фиксатором служил 4% раствор формальдегида и осмотр ловушек проводился раз в 10 дней. В период с 5 по 25 июля ловушки были наполнены водой, что позволило собрать материал, пригодный для изотопного анализа; осмотр ловушек производился раз в два дня. В общей сложности обработано 5280 ловушко-суток.

Таблица 2.3. Почвенный и растительный покров в модельных биотопах, исследованных в Печоро-Илычском заповеднике (Смирнова и др. 2011, Семиколенных и др. 2013).

Модельный биотоп	Почвенный покров	Растительный покров
ВТ	Буроземы грубогумусные в средней части водораздельного склона	Древостой: пихта (<i>Abies sibirica</i>), ель (<i>Picea obovata</i>), береза (<i>Betula pubescence</i>), (4,5П 4,1Е 1,4Б); травянистые растения: аконит (<i>Aconitum septentrionale</i>), какалия (<i>Cacalia hastata</i>), дельфиниум (<i>Delphinium elatum</i>), бор (<i>Milium effusum</i>)
КП	Подзолы иллювиально-гумусово-железистые и буроземы грубогумусные в верхней части водораздельного склона	Древостой: пихта (<i>Abies sibirica</i>), ель (<i>Picea obovata</i>), береза (<i>Betula pubescence</i>), кедр (<i>Pinus sibirica</i>) (5,2П 2,4Е 2,0Б 0,3К); травянистые растения: папоротник (<i>Dryopteris dilatata</i>), майник (<i>Maianthemum bifolium</i>), кислица (<i>Oxalis acetosella</i>), линнея (<i>Linnaea borealis</i>), черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)
ЧЗ	Железисто-метаморфические почвы на древней иллювиальной террасе, сложенной галькой	Древостой: ель (<i>Picea obovata</i>), пихта (<i>Abies sibirica</i>), береза (<i>Betula pubescence</i>), кедр (<i>Pinus sibirica</i>) (4,6Е 2,6П 2,1Б 0,5К); травянистые растения: черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>), линнея (<i>Linnaea borealis</i>), кислица (<i>Oxalis acetosella</i>)

Исследование населения валежа сильной степени деструкции. В высокотравном пихто-ельнике в период с 5 по 25 июля 2011 года в восьми валежинах ели сибирской (*Picea obovata*) диаметром в средней части около 40 см IV степени деструкции (Стороженко 1994) были исследованы таксономический состав и численность почвенной мезофауны. В каждой валежине было выделено два слоя. Верхний слой (В) состоял из сосудистых растений, мха и листового опада. Срединный слой (С) состоял из разлагавшейся разными трофическими группами грибов древесины: С_к («бурый», или деструктивный, тип разложения древесины) и С_б («белый», или коррозионный, тип) (Berg and McClaugherty 2008). Кроме того, было исследовано обилие мезофауны в участках верхнего слоя почвы (П), расположенных непосредственно под валежиной.

Учет беспозвоночных в почве под валежиной проводили по стандартной методике. Для учета беспозвоночных в слое В отбирали пробы размером 50×50 см. Для учета беспозвоночных в слое С двумя вертикальными распилами вычленили часть мертвого ствола таким образом, чтобы ее объем составлял 25 см³ (объем вычисляли как произведение площади сечения ствола и длины вычлениваемой части). Объем слоев древесины разного типа деструкции рассчитывали на основании обмера спила ствола. Размеры исследованных проб валежин приведены в таблице 1

Приложения. В каждой модельной валежине было отобрано по две пробы древесины и почвы, обработано 16 проб древесины и 16 почвенных проб. Результаты учетов численности в пробах пересчитывали на квадратный метр поверхности субстрата. Помимо учетов мезофауны, совместно с А.Е. Гоминой (ЦЭПЛ РАН) была проведена эклекторная выгонка коллембол из тех же слоев древесины и почвы, в которых были сделаны учеты мезофауны. Пробы субстрата в каждом слое имели размер 5×5×5 см, отбирались почвенным буром.

Черноголовская биостанция

На территории Черноголовской биостанции ИПЭЭ РАН (56°1'29" с.ш. 38°25'47" в.д.) модельный биотоп был расположен в смешанном лесу (табл. 2.4). Сбор беспозвоночных был проведен методом почвенных раскопок (48 проб) в подкромовых участках елей (*P. abies*) в период со 2 сентября по 21 октября 2012 года.

Таблица 2.4. Почвенный и растительный покров в модельном биотопе на Черноголовской биостанции.

Модельный биотоп	Почвенный покров	Растительный покров
ЧГ	Дерново-подзолистые почвы	Древостой: ель (<i>Picea abies</i>), береза (<i>Betula pendula</i>), клен (<i>Acer platanoides</i>), (5Е6Б2К); травянистые растения: сныть (<i>Aegopodium podagraria</i>), осока волосистая (<i>Carex pilosa</i>), кострец безостый (<i>Bromopsis inermis</i>)

2.2. Полевые эксперименты

В рамках диссертационной работы было проведено два полевых эксперимента на территории Черноголовской биостанции ИПЭЭ РАН.

Полевой эксперимент №1

Дизайн эксперимента основан на определенных закономерностях различий изотопного состава углерода и азота почвенных водорослей и высших растений (в том числе опада), которые позволяют оценить вклад каждого из этих ресурсов в энергетику исследуемых беспозвоночных. Величины $\delta^{13}\text{C}$ почвенных водорослей могут быть на 6-7‰ ниже по сравнению с корнями растений (Darby and Neher 2012), что связано с различиями физиологии теневого фотосинтеза и, как следствие, фракционирования ^{13}C при поглощении CO_2 из воздуха (Brooks et al. 1997, Ермаков 2005). Изотопный состав азота почвенных водорослей обычно на 4-8‰ обеднен по сравнению с растениями, поскольку они получают его преимущественно из атмосферных осадков (Hoering 1957, Hietz et al. 1999, Scheu and Folger 2004, Zechmeister et al. 2008). Например, изотопный состав углерода и азота почвенных водорослей составлял -18,3‰ и

-7,3‰, а опада – -28,7‰ и -2,7‰ соответственно (Scheu and Folger 2004). В связи с этим в случае исключения почвенных водорослей из питания модельных групп беспозвоночных мог измениться изотопный состав консументов.

Полевой эксперимент для оценки вклада наземных водорослей в энергетику подстилочных беспозвоночных длительностью 4 месяца был проведен в период с 25 мая по 22 сентября 2011 года. Мезокосмы – пластиковые ящики длиной 60 см, шириной 40 см и высотой 20 см, имеющие сетчатое дно с квадратными ячейками шириной 1 см – были наполнены равным количеством однородного опада, собранным в окрестностях модельной площади. Между опадом и ящиком была проложена мелкая ячейчатая сетка (300 мк) для затруднения миграции беспозвоночных. Подготовленные к эксперименту 20 мезокосмов были расставлены на модельной площади в четыре ряда таким образом, чтобы расстояние между мезокосмами составляло 1 – 1,5 метра. Доступ корней (и, следовательно, микоризы) к опадом в мезокосмах регулировался наличием или отсутствием пластиковых ножек высотой 5 см, на которые были поставлены 10 из 20 мезокосмов. При этом мезокосмы, не имевшие ножек, были поставлены непосредственно на почву, но не на подстилку. Активность почвенных водорослей ограничивалась с помощью непрозрачной для солнечного света полипропиленовой садовой пленки, расположенной в два слоя, которой были окружены 10 из 20 мезокосмов (рис. 2.4). Остальные 10 мезокосмов были окружены прозрачной полипропиленовой пленкой. Пленку располагали таким образом, чтобы обеспечить ток воздуха через мезокосм и тем самым минимизировать тепличный эффект: объем колпака из пленки в 9 раз превосходил объем мезокосма. Полив мезокосмов осуществлялся раз в 10 дней. Таким образом, по действию двух факторов: доступ микоризы и наличие освещения – в эксперименте присутствовало четыре комбинации условий (табл. 2.5), в каждой комбинации было пять мезокосмов. В тексте и подписям к рисункам и таблицам приняты следующие сокращения: **М+** – доступ корней и микоризы присутствовал, **М-** – доступ корней и микоризы отсутствовал, **С+** – солнечный свет был доступен, **С-** – солнечный свет не был доступен.

После завершения эксперимента в каждом мезокосме был определен видовой состав и численность коллембол (электорная выгонка из пробы опада объемом 5 см³) и мезофауны (методом ручной разборки опада в лаборатории). Образцы массовых видов беспозвоночных, а также пробы опада и тонких еловых корней, проросших в (М+) мезокосмы, были проанализированы на изотопном масс-спектрометре, определен их изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$).

Таблица 2.5. Дизайн эксперимента по оценке вклада наземных водорослей и микоризных грибов в энергетику подстилочных беспозвоночных.

	Доступ корней -	Доступ корней +
Свет -	Почвенные водоросли - (С-) Микориза - (М-)	Почвенные водоросли - (С-) Микориза + (М+)
Свет +	Почвенные водоросли + (С+) Микориза - (М-)	Почвенные водоросли + (С+) Микориза + (М+)

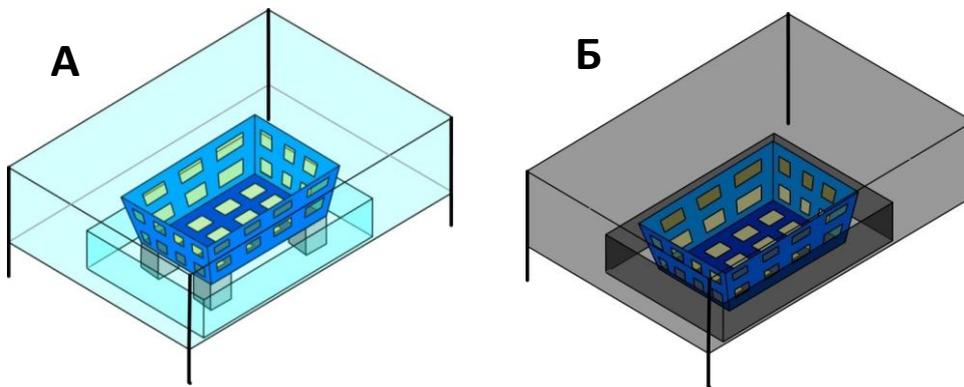


Рисунок 2.4. Схема двух из четырех типов мезокосмов, использованных в эксперименте. **А** – доступ света есть, доступ корней отсутствует; **Б** – доступ света отсутствует, доступ корней есть.

Полевой эксперимент №2

Высшие растения, в том числе хвойные деревья, значительную часть свежезафиксированного углерода депонируют в подземных органах (корнях и побегах). При этом существенная доля депонированного углерода в виде простых органических соединений (олигосахара, органические кислоты и др.) поступает в почву и утилизируется ризосферной микрофлорой. Роль этого потока энергии в жизни почвенной мезофауны остается малоисследованной.

Полевой эксперимент по оценке роли свежезафиксированного древесными растениями углерода в энергетике почвенных беспозвоночных был проведен в период с 5 сентября по 21 октября 2012 года. В качестве модельного растения были выбраны пять имматурных деревьев ели европейской (*Picea abies*) высотой от 2,5 до 3,5 метров. За три месяца до начала эксперимента (25 мая 2012 г.) вокруг трех елей (на расстоянии 150 – 170 см от ствола) было сделано ограждение из листов жести, вкопанных в почву на глубину 30–35 см и обрублены все корни, выходящие за пределы этого ограждения, для пространственного ограничения корневой системы. Остальные две ели, расстояние между стволами которых было равно 3,5 метра, были ограждены общим подземным ограждением. С 25 мая по 5 сентября каждые 14 дней

производилась ручная прополка огражденной поверхности почвы для уменьшения вклада выделений корней травянистых растений в модельные сообщества. Мечение поступающего в почву корневого углерода было осуществлено с помощью экспозиции модельных деревьев в атмосфере, содержащей меченый ^{13}C углекислый газ ($^{13}\text{CO}_2$). Каждое модельное дерево было помещено на трое суток в закрытые полипропиленовые камеры оригинальной конструкции объемом 24 м^3 или 36 м^3 . Камеры представляли собой деревянный разборный каркас с натянутой на него прозрачной полипропиленовой пленкой толщиной 180 мк. Нижняя поверхность камеры находилась на расстоянии 30 – 35 см от поверхности почвы для уменьшения изменений температурного режима почвы. В каждую камеру было добавлено по 1 – 2 дм^3 (в зависимости от размера ели) меченого углекислого газа $^{13}\text{CO}_2$ – всего 40 л на все модельные деревья. Газ вносился небольшими порциями ($0,5 - 0,9\text{ дм}^3$) в первый день экспозиции дерева в камере первой половине дня (с 10 до 13 часов). Во время внесения меченого газа измеряли концентрацию CO_2 внутри камеры и в окружающем воздухе с помощью инфракрасного газоанализатора LI-820 (Li-cor, USA) (рис. 2.5). Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$) CO_2 внутри камеры во время мечения составлял порядка $1 \times 10^6\text{‰}$. После процедуры метки в течение 46 дней в огражденном участке почвы вокруг каждого дерева отбирали почвенные пробы. Кроме того, под тремя модельными деревьями были проведены учеты почвенной мезофауны 7 мая 2013 года, спустя примерно 190 дней после мечения. Собранных представителей мезофауны определяли до рода или вида (для ряда личинок мух и неполовозрелых пауков – до семейства), после чего исследовали изотопный состав углерода и азота в их тканях.



Рисунок 2.5. Динамика колебаний концентрации CO_2 внутри и снаружи климакамеры.

2.3. Изотопный анализ

Большинство собранных в полевых исследованиях и экспериментах беспозвоночных были идентифицированы до вида или рода (личинки некоторых таксонов – до семейства). Для изотопного анализа были выбраны виды (или роды и семейства), число пойманных экземпляров которых на пробной площади (или в варианте эксперимента) превышало четыре (в исключительных случаях один-три экземпляра). По возможности, среди половозрелых представителей брали двух самцов и двух самок с каждой площадки. Кроме того, в каждом модельном биотопе исследовали изотопный состав потенциальных пищевых субстратов почвенных беспозвоночных: растительного опада, листьев и корней зеленых растений, почвы; в ряде биотопов были отобраны пробы мицелия почвенных грибов и насекомых-фитофагов (Aphidae, Pentatomidae, личинки Lymantriidae). В рамках данной работы был определен изотопный состав 3197 экземпляров животных и 479 образцов растений, почвы и грибов.

Выбранные экземпляры высушивали в термостате при 50 °С в течение нескольких суток. Проба включала 400 – 600 мкг животного материала. Растительный и почвенный материал был перемолот до порошкообразного состояния, проба включала (в зависимости от массового содержания азота) от 1500 до 5000 мкг. Взвешивание проводили на весах Mettler Toledo MX5 (точность взвешивания 1 мкг).

Изотопный анализ был проведен на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного эталона (vPDB и атмосферного N), δ (‰):

$$\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{эталон}}) - 1] \times 1000,$$

где X – это элемент (азот или углерод), R – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов соответствующего элемента. Для калибровки масс-спектрометра использовали референтные материалы МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 и USGS 41; целлюлоза IAEA-CH3). В качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид. Стандарты анализировали после каждой 10-й пробы. Аналитическая погрешность определения изотопного состава азота и углерода (стандартное отклонение в пробах референтного материала USGS 40, n = 8) не превышала $\pm 0.2\%$. Помимо изотопного состава, в каждой пробе было определено процентное содержание углерода и азота (%C, %N) и их массовое соотношение (C:N).

2.4. Статистическая обработка результатов

Полученные данные были обработаны в пакете STATISTICA 6.0. При проверке статистических гипотез за уровень значимости принято значение критерия $p=0,05$. Все выборки

перед проведением параметрических тестов проверяли на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка. Для сравнения выборок использовали параметрический критерий Тьюки (Т) или непараметрические критерии Манна-Уитни (MW) и Краскела-Уоллиса (KW). В корреляционных анализах использовали параметрический коэффициент корреляции Спирмена или непараметрическую гамма-корреляцию. Для анализа более сложных массивов данных применяли дисперсионный анализ (ANOVA), а также комбинацию многомерного шкалирования (MDS) и дискриминантного анализа (DFA) (Пузаченко и Кузнецов 1998, Tiunov and Scheu 2005).

Для расчета доли разных пищевых субстратов в рационе почвенных хищников была использована программа IsoSource (Phillips and Gregg 2003). В основу работы этой программы положена модель смешивания, описывающая накопление тяжелых изотопов, содержащихся в разных пищевых субстратах, в тканях консументов (Ben-David et al. 1997, Phillips and Gregg 2001, Phillips et al. 2005).

В тексте приводятся средние значения и (после знака \pm) стандартная ошибка среднего значения (SE). На рисунках линиями обозначена ошибка среднего (SE), в скобках после названия образца указан размер выборки (N).

2.6. Изотопный состав разных частей тела почвенных беспозвоночных

Многие практически важные вопросы изотопного анализа все еще плохо проработаны. Для широкого таксономического круга животных известна существенная вариация изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в пределах индивидуума (Caut et al. 2009, Wehi and Hicks 2010, Семенюк и Тиунов 2011, Perkins et al. 2013). В связи с этим при экологических исследованиях крупных беспозвоночных встает вопрос корректного выбора части тела или органа для изотопного анализа. Данное исследование было проведено для оценки различий изотопного состава (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) разных частей тела личинок и имаго жесткокрылых.

Для исследования были использованы представители 14 видов отряда Coleoptera из 5 семейств (табл. 2.6), выборка по каждому виду была равна от 5 до 8 экземпляров. У имаго жувелиц выделяли следующие части тела: мышцы, брюшко, ноги, надкрылья, экзоскелет грудного отдела. Насекомые, собранные в 2012 году, были разделены на отдельные ткани и органы: голова, ноги, склеротизированные внешние покровы, крылья, мышцы груди, жировое тело, стенка передней и задней кишки, мальпигиевы сосуды. Внешние покровы были взяты с вентральной части первых брюшных сегментов. Образцы тканей высушивали при температуре 50°C в течение 48 часов.

Таблица 2.6. Список видов жесткокрылых, использованных для исследования различий изотопного состава частей тела.

Семейство	Вид	Стадия жизненного цикла	Тип питания	Регион и год сбора
Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	имаго	Хищник	Окский*, 2008
Carabidae	<i>Oodes helopiodes</i>	имаго	Хищник	Окский, 2008
Carabidae	<i>Patrobus excavatus</i>	имаго	Хищник	Окский, 2008
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	имаго	Хищник	Окский, 2008
Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	имаго	Хищник	Окский, 2008
Curculionidae	<i>Strophosomus albolineatus</i>	личинки	Ризофаг	Шуя** ¹ , 2012
Elateridae	<i>Melanotus rufipes</i>	личинки	Хищник	Шуя ² , 2012
Elateridae	<i>Selatosomus impressus</i>	личинки	Миксофаг	Шуя ³ , 2012
Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i>	личинки	Миксофаг	Шуя ³ , 2012
Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	личинки	Миксофаг	Шуя ¹ , 2012
Scarabaeidae	<i>Melolontha hippocastani</i>	личинки	Ризофаг	Шуя ³ , 2012
Scarabaeidae	<i>Oryctes nasicornis</i>	личинки и имаго	Сапрофаг	Шуя ² , 2012
Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitialis</i>	личинки	Ризофаг	Шуя ⁴ , 2012
Tenebrionidae	<i>Uloma perroudi</i>	личинки и имаго	Сапрофаг	Шуя ² , 2012

* – Окский заповедник, биотоп «Сосняк №1».

** – окрестности г. Шуя (56°51' с.ш. 41°22' в.д.), 1 – смешанный лес на дерново-подзолистых почвах, 2 – разлагающиеся древесные опилки, 3 – сложный сосняк на песчаных почвах, 4 – остепненный луг.

Carabidae

Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) разных частей тела исследованных видов жужелиц варьировал в пределах от -29‰ до -25‰, азота ($\delta^{15}\text{N}$) – от -0,5‰ до 5,5‰. Исследованные части тела имаго жужелиц, за исключением переднегрудной мускулатуры, мало различались по изотопному составу углерода и азота (рис. 2.6 – 2.8). Относительное распределение частей тела в координатах значений ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) было принципиально сходным у всех видов. Разные части тела каждого из исследованных видов жужелиц не имели значимых различий изотопного состава углерода. Лишь у *C. arvensis* (KW: $N_{4,20}=10,2$; $p=0,037$) и *P. niger* (KW: $N_{4,20}=10,0$; $p=0,040$) брюшко имело статистически значимые отличия изотопного состава азота от прочих частей тела (без учета мышц). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ переднегрудной мускулатуры у всех видов, кроме *O. helopiodes* (рис. 2.7), на 1 – 1,5‰ превышали таковые у остальных частей тела жуков.

Кутикула и части тела с высоким массовым содержанием хитина (ноги, надкрылья) имели сходный изотопный состав углерода и азота, их средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ обычно были более низкими (до 1,5 ‰) по сравнению с мышцами. Разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ среди

исследованных видов жужелиц не превышал 1,5‰, разброс средних значений $\delta^{15}\text{N}$ составил от 1 до 2,5‰.

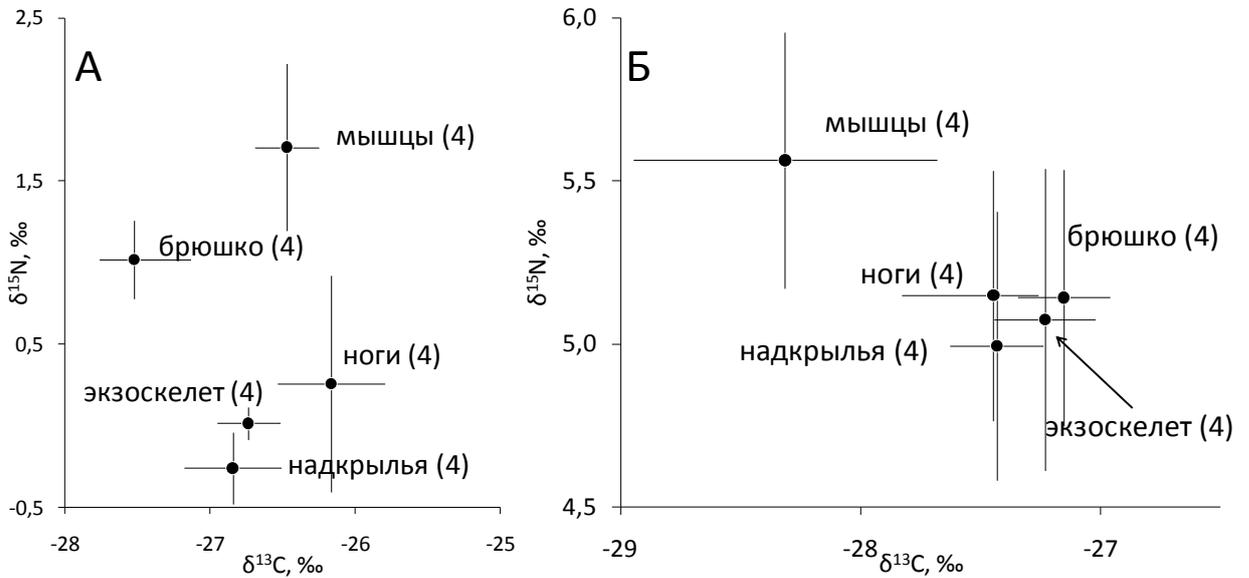


Рисунок 2.6. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) имаго *C. arvensis* (А) и *P. excavatus* (Б). В скобках указано число повторностей.

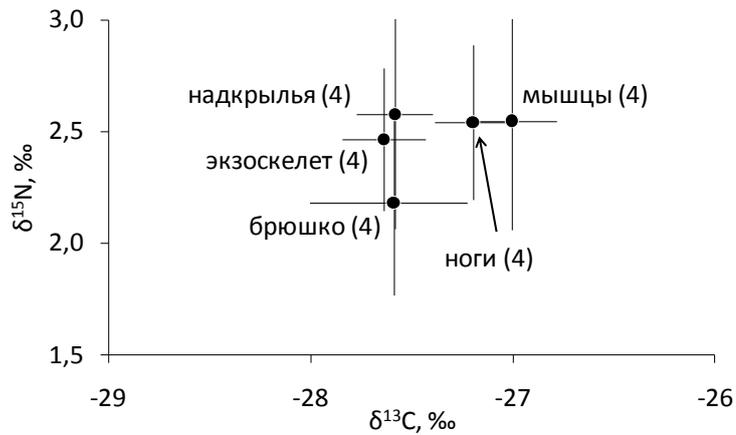


Рисунок 2.7. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) имаго жужелицы *O. helopiodes*.

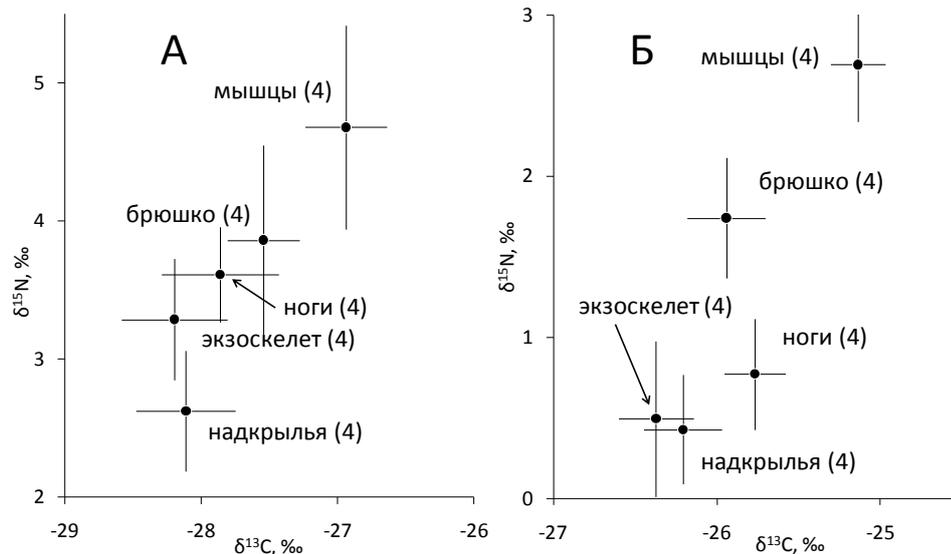


Рисунок 2.8. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) имаго *P. minor* (А) и *P. niger* (Б).

На изотопный состав углерода в исследованных образцах тканей жуелиц значимое влияние оказывало массовое соотношение общего углерода и азота (рис. 2.9). Соотношение C:N в образцах животных обычно уменьшается при увеличении содержания жировой ткани, для которой, в свою очередь, характерны пониженные величины $\delta^{13}\text{C}$ вследствие биохимических особенностей синтеза жиров (Tarrowx et al. 2010, Perkins et al. 2013). Таким образом, пониженные величины $\delta^{13}\text{C}$ в образцах жуелиц связаны прежде всего с присутствием в них жиров.

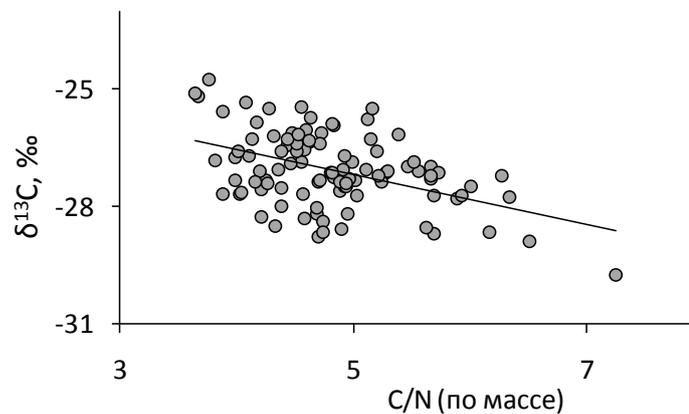


Рисунок 2.9. Взаимосвязь между величинами $\delta^{13}\text{C}$ и C:N в тканях имаго пяти видов жуелиц. $\delta^{13}\text{C} = -24,0 - 0,6 * \text{C:N}$ ($R^2=0,20$; $p<0,001$). Каждая точка показывает результаты одного анализа отдельной ткани.

Curculionidae

Размер личинок *S. albolineatus* (не более 5 мм) не позволил выделить отдельные типы тканей, поэтому был изучен изотопный состав экзоскелета, внутренних органов и целых особей (рис. 2.10). Изотопный состав азота этих частей тела был сходен, в то время как средние

значения $\delta^{13}\text{C}$ внутренних органов были достоверно выше (на 1‰), чем в экзоскелете (KW: $H_{1,20}=10,1$; $p=0,002$). Различия по содержанию ^{13}C в тканях обусловлены, по всей видимости, пониженными величинами $\delta^{13}\text{C}$ хитина, входящего в состав экзоскелета (Webb et al. 1998).

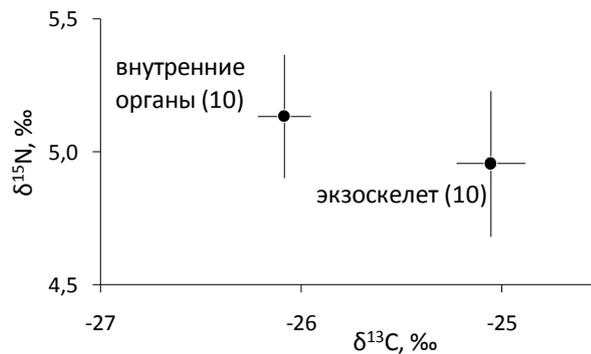


Рисунок 2.10. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *S. albolineatus*.

Elateridae

Для всех исследованных видов личинок жуков-щелкунов, кроме *S. impressus*, была выявлена значительная индивидуальная изменчивость значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных тканей, о чем свидетельствуют большие ошибки среднего (рис. 2.11 – 2.13).

Ни у одного исследованного вида проволочников не было зафиксировано статистически значимых различий разных тканей и частей тела по изотопному составу азота, изотопный состав углерода в разных частях тела достоверно различался лишь у *S. impressus* (ANOVA: $F_{6, 24} = 17,1$, $p < 0,001$).

Разброс средних значений $\delta^{15}\text{N}$ разных частей тела и тканей у исследованных видов проволочников не превышал 1,5 ‰. Разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ составил от 1 до 2‰ у *A. balteatus*, *M. rufipes* и *S. aeneus*, а у проволочников *S. impressus* этот показатель был более 3‰. Органы выделения (мальпигиевы сосуды) у личинок *A. balteatus* (рис. 2.11) имели значительно меньшие по сравнению с мышцами средние значения $\delta^{13}\text{C}$ (более чем на 2‰), в то время как у *M. rufipes* и *S. aeneus* подобных различий не отмечено (рис. 2.12).

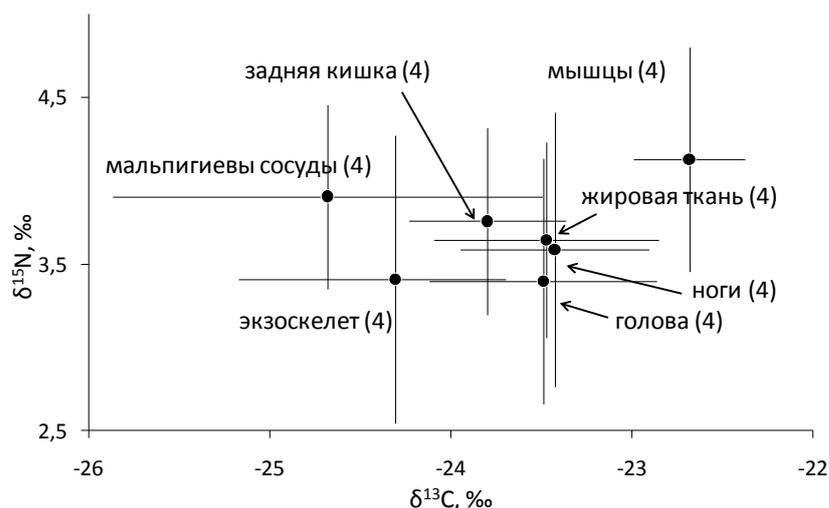


Рисунок 2.11. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *A. balteatus*.

Значительные индивидуальные различия величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в тканях каждого из исследованных видов проволочников, свидетельствуют о большой индивидуальной изменчивости рациона личинок шелкунов. Это согласуется с данными о широком распространении полифагии и пластичности пищевого поведения среди обитающих в лесных почвах проволочников (Гиляров 1937, 1949; Стриганова 1980; Гурьева 1989).

Влияние массового соотношения общего углерода и азота на величины $\delta^{13}\text{C}$ у проволочников было выражено в меньшей степени, чем у жукелиц (рис. 2.14). Возможно, это связано с большой индивидуальной изменчивостью значений $\delta^{13}\text{C}$ личинок жуков-шелкунов.

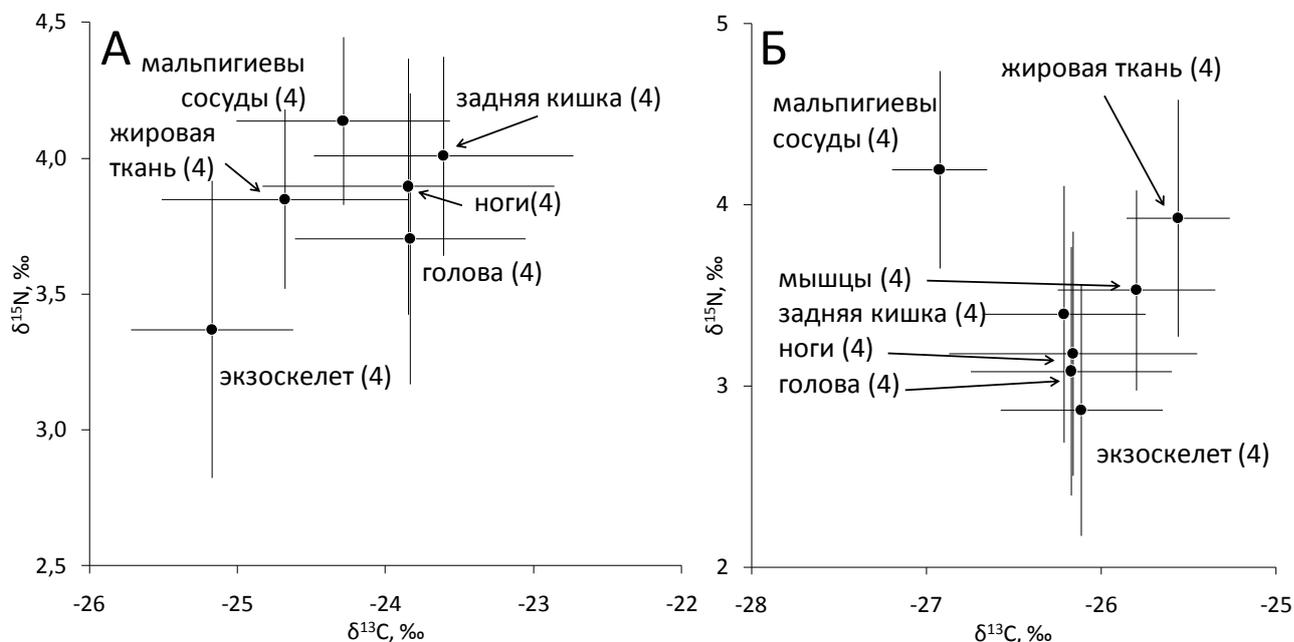


Рисунок 2.12. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *M. rufipes* (А) и *S. aeneus* (Б).

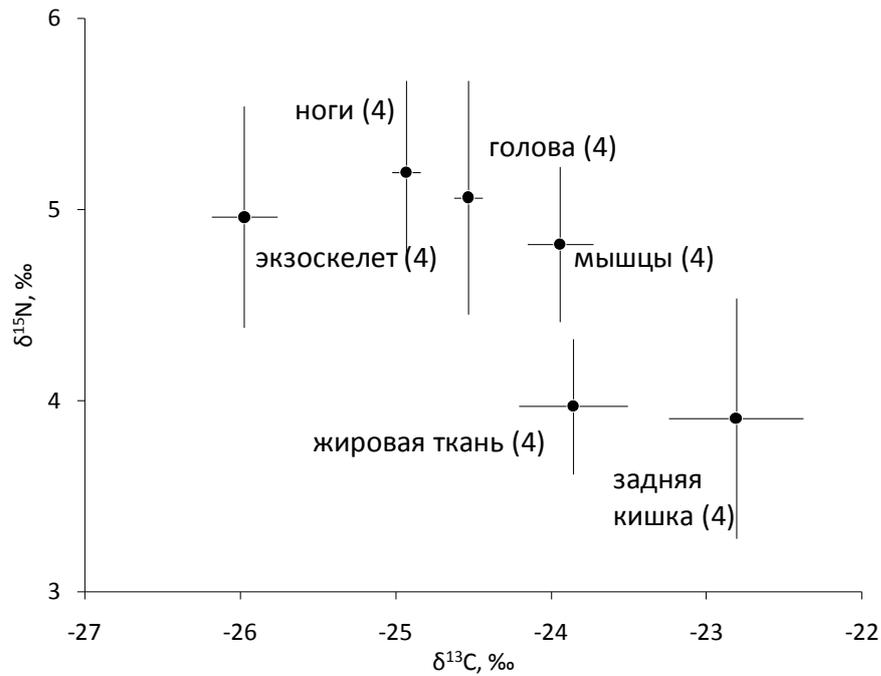


Рисунок 2.13. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *S. impressus*.

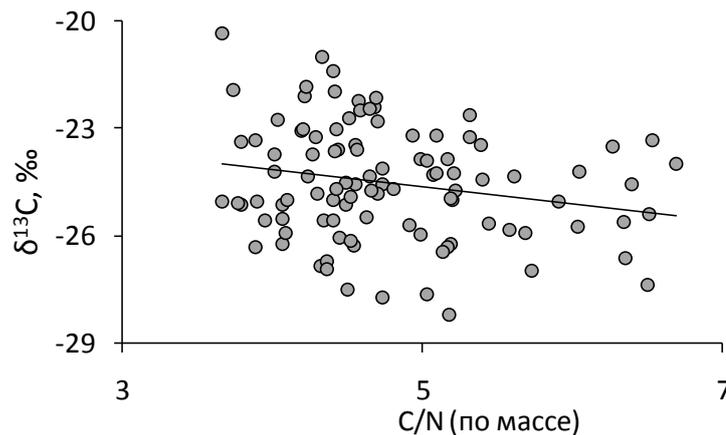


Рисунок 2.14. Взаимосвязь между величинами $\delta^{13}\text{C}$ и C:N в тканях четырех видов проволочников. $\delta^{13}\text{C} = -22,3 - 0,5 * \text{C:N}$ ($R^2 = 0,05$; $p=0,031$). Каждая точка показывает результаты одного анализа отдельной ткани.

Scarabaeidae

Все собранные представители данного семейства имели крупные размеры (более 3 см в длину), поэтому у них было возможно провести исследования нескольких органов. У личинок всех трех проанализированных видов наблюдался значительный (более 3%) размах средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в разных тканях и частях тела.

Органы личинок *A. solstitialis* (рис. 2.15A) имели достоверные различия изотопного состава и углерода (ANOVA: $F_{6,28} = 6,33$, $p < 0,001$), и азота (ANOVA: $F_{6,28} = 8,42$, $p < 0,001$). Наиболее выраженные отличия изотопного состава азота от прочих частей тела имели жировая

ткань (наименьшие значения), а также стенка задней кишки (наибольшие значения). Мышцы имели средние относительно прочих органов величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$.

У личинок *O. nasicornis* (рис. 2.15Б) части тела имели статистически значимые различия изотопного состава углерода (ANOVA: $F_{6,39} = 5,43$, $p < 0,001$) и азота (ANOVA: $F_{6,39} = 5,09$, $p < 0,001$). Наибольшие величины $\delta^{15}\text{N}$ были в мышцах и стенке передней кишки ($1,8 \pm 0,2\%$), наименьшие – в экзоскелете ($-0,7 \pm 0,3\%$). Остальные исследованные части тела имели сходные значения $\delta^{15}\text{N}$, варьирувавшие в пределах от 1 до 2%. Содержание ^{13}C было наименьшим в жировом теле ($-28,7 \pm 0,7\%$) и стенке передней кишки ($-27,0 \pm 1\%$), наибольшим – в ногах, мышцах и голове (от -25 до -24‰)

Разные части тела личинок *M. hippocastani* (рис. 2.16) имели статистически значимые различия изотопного состава углерода (ANOVA: $F_{6,74} = 10,60$, $p < 0,001$) и азота (ANOVA: $F_{6,74} = 15,71$, $p < 0,001$). Наибольшие величины $\delta^{15}\text{N}$ были отмечены в мышцах, наименьшие – в жировой ткани. Кутикула и органы с высоким массовым содержанием хитина (ноги, голова) имели наиболее высокие значения $\delta^{13}\text{C}$, а наименьшие величины $\delta^{13}\text{C}$ отмечены в стенке задней кишки. Мышечная ткань имела средние относительно прочих органов величины $\delta^{13}\text{C}$.

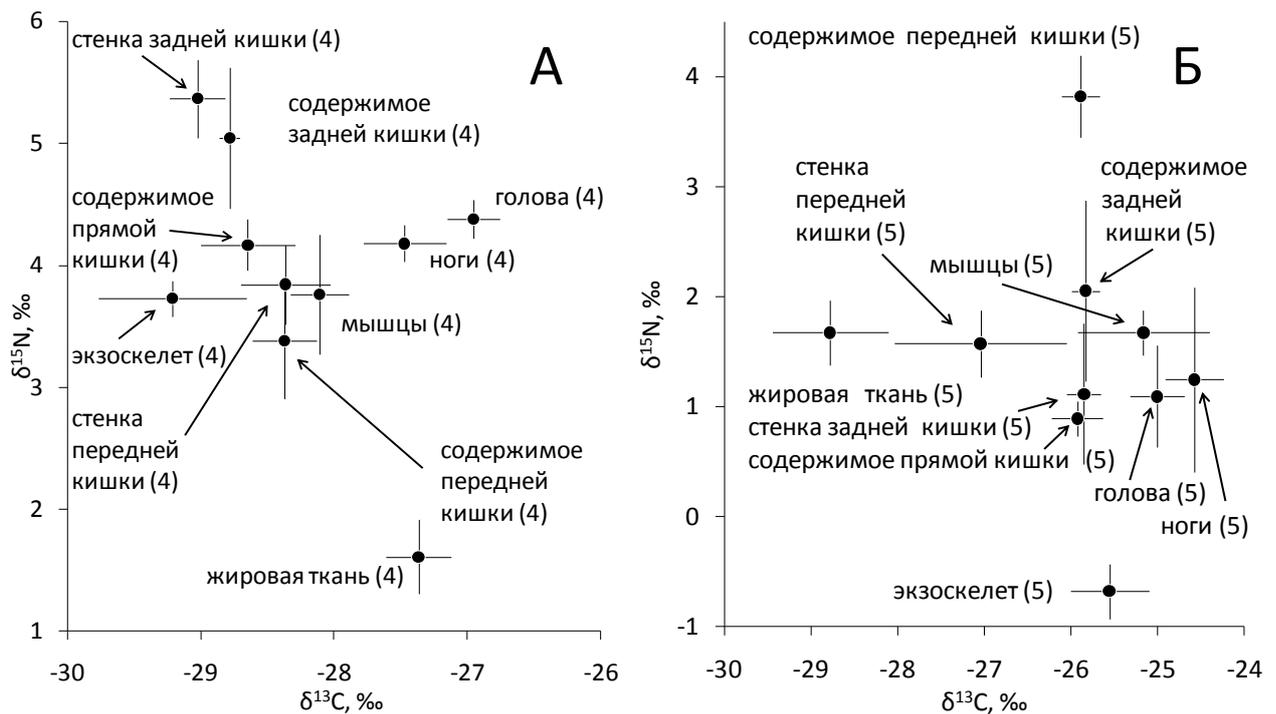


Рисунок 2.15. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *A. solstitialis* (А) и *O. nasicornis* (Б).

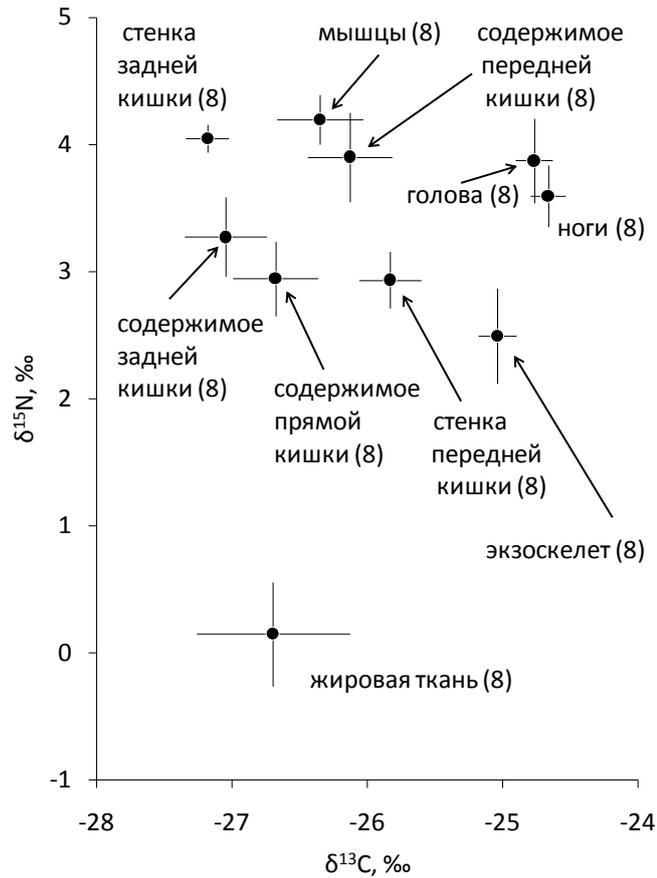


Рисунок 2.16. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) личинок *M. hippocastani*.

Разные части тела имаго жуков-носорогов (рис. 2.16) имели достоверные различия изотопного состава углерода (ANOVA: $F_{9,50}=7,6$; $p<0,001$) и азота (ANOVA: $F_{9,50}=4,8$; $p<0,001$). Наибольшие величины $\delta^{15}\text{N}$ были в крыльях ($2,7\pm 0,3\text{‰}$), что может быть связано с наличием в кутикуле крыльев эластичных белков, в том числе резилина, в состав которого входит относительно большая доля обогащенных ^{15}N аминокислот: аспарагиновая кислота и аланин (Popp et al. 2007, van Eldijk et al. 2012). Наиболее низкие концентрации ^{13}C и ^{15}N отмечены в жировой ткани ($\delta^{13}\text{C} = -28,6\pm 0,8\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 0,4\pm 0,4\text{‰}$).

Взаимосвязь значений $\delta^{13}\text{C}$ и C:N была очень сильной ($R^2 = 0,95$) у имаго жуков-носорогов (рис. 2.17А), а у личинок *O. nasicornis* она была выражена в меньшей степени (рис. 2.18Б).

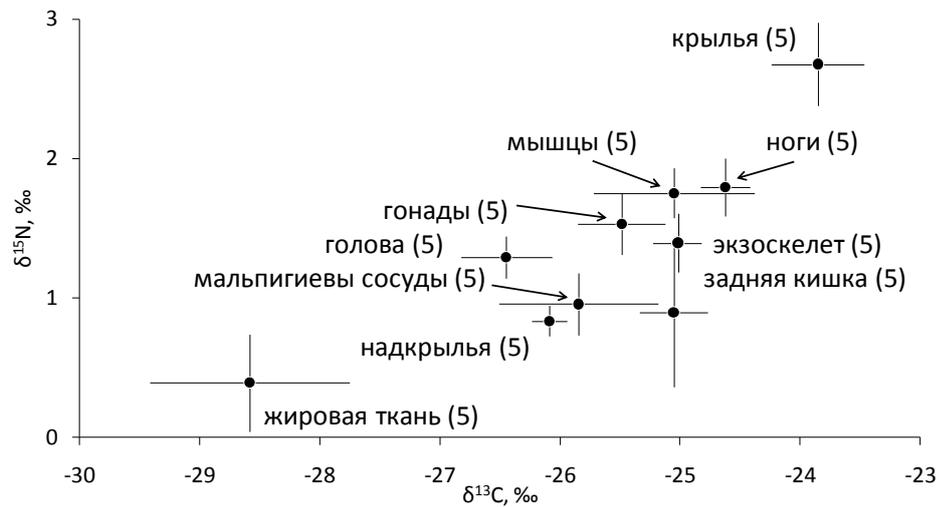


Рисунок 2.17. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) имаго *O. nasicornis*.

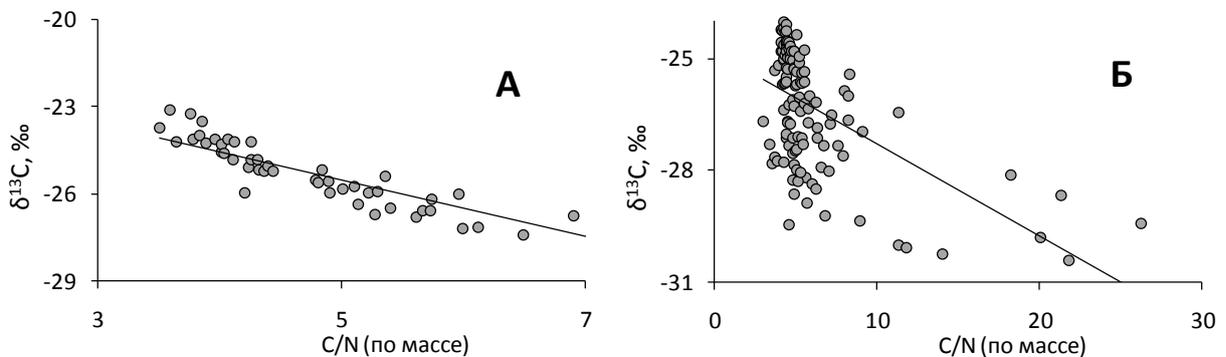


Рисунок 2.18. Взаимосвязь между величинами $\delta^{13}\text{C}$ и C:N в тканях имаго (А) личинок (Б) пластинчатоусых жуков. А: $\delta^{13}\text{C} = -20,7 - \text{C:N}$ ($R^2 = 0,95$; $p < 0,001$); Б: $\delta^{13}\text{C} = -25,0 - 0,2 * \text{C:N}$ ($R^2 = 0,31$; $p < 0,001$). Каждая точка показывает результаты одного анализа.

Tenebrionidae

Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных частей тела чернотелок *U. perroudi* (рис. 2.19) варьировали в сходных пределах у личинок и имаго: от -23,5 до -22‰ ($\delta^{13}\text{C}$) и от -1 до 2‰ ($\delta^{15}\text{N}$). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ разных органов не имели достоверных различий ни у личинок, ни у имаго. Напротив, величины $\delta^{15}\text{N}$ статистически значимо различались в разных частях тела как у взрослых жуков (ANOVA: $F_{6,27}=11,5$; $p < 0,001$), так и у личинок (ANOVA: $F_{4,19}=23,9$; $p < 0,001$).

Наименьшая концентрация ^{15}N была в сильно хитинизированных частях тела: экзоскелете личинок и надкрыльях жуков. Наибольшими величинами $\delta^{15}\text{N}$ характеризовались задняя кишка личинок чернотелок ($1 \pm 0,2\%$), а также гонады ($2 \pm 0,2\%$) и мышцы ($1,7 \pm 0,1\%$) имаго (рис. 2.19).

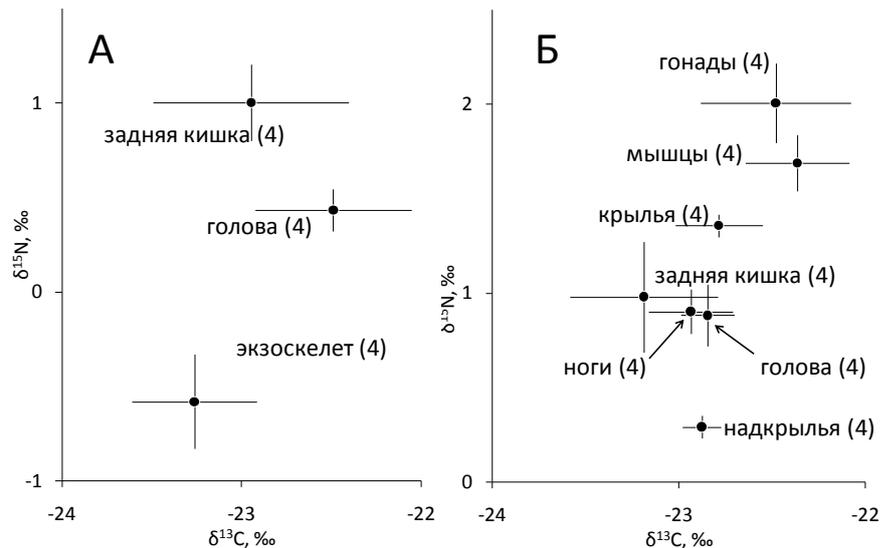


Рисунок 2.19. Изотопный состав ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) личинок (А) и имаго (Б) *U. perruodi*.

Таким образом, среди представителей исследованных видов почвенных жесткокрылых величины $\delta^{13}C$ в тканях (без учета экзоскелета и жировой ткани) варьировали в большинстве случаев в пределах 1 – 1,5‰, за исключением личинок жуков-щелкунов *A. balteatus* (2‰), *S. impressus* (3‰) и представителей семейства Scarabaeidae (2,5 – 3‰). Различия изотопного состава углерода в разных тканях в некоторой степени связаны с содержанием липидов в образцах, а в случае личинок пластинчатоусых жуков – с особенностями физиологии отдельных органов и тканей, специализированных для переваривания растительных полимеров.

Изотопный состав азота был значительно более выровненным в пределах одного организма, размах средних значений $\delta^{15}N$ находился в пределах 0,5 – 1,5‰ (за исключением жулики *P. niger*, у которых эта величина составила 2,5‰).

Несмотря на то, что все исследованные виды относились к одному отряду, нами не было выявлено четких закономерностей распределения разных частей тела в плоскости значений $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$. Лишь жировая ткань и, во многих случаях, экзоскелет содержали меньшие по сравнению с остальными органами концентрации ^{13}C и ^{15}N . Это обстоятельство может затруднять межвидовые сравнения изотопного состава разных беспозвоночных.

В нашей работе при выборе ткани для изотопного анализа мы следовали следующим правилам. При анализе представителей микрофауны и мелких насекомых животных анализировали целиком, поскольку выбор отдельных тканей был технически невозможен. В остальных случаях перед анализом было удалено брюшко, содержащее кишечник и основные запасы жировой ткани, а также надкрылья у жуков. При работе с самыми крупными животными (дождевые черви, моллюски, крупные насекомые) для анализа были использованы мышечные ткани или конечности (Цуриков и др. 2014).

ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

В данной главе приведены результаты полевых исследований сообществ почвенных беспозвоночных в ряде экосистем, расположенных в бореальных (Полистовский и Печоро-Илычский заповедники) и гемибореальных (Окский заповедник, НЭБ «Черноголовка») лесах. В каждом регионе исследованы численность и видовой состав почвенной мезофауны, а также соотношение обилия представителей основных трофических групп. Кроме того, изучена трофическая структура сообщества почвенных беспозвоночных (по данным изотопного анализа) на примере наиболее многочисленных видов, в том числе обнаружена слабая степень изменчивости трофической структуры в течение вегетационного периода, а также в ряду локальных лесных экосистем. С помощью изотопного метода выявлены основные факторы, регулирующие распределение трофических ниш среди хищных представителей почвенной мезофауны. Интеграция двух в значительной степени независимых методов исследования (учет численности и изотопного анализа) позволила получить новую информацию о структуре пищевых связей, а также механизмах поддержания стабильности и высокого видового разнообразия сообщества почвенной мезофауны.

3.1. Окский заповедник

В результате почвенных учетов и применения ловушек Барбера в пяти модельных биотопах Окского заповедника было собрано 632 представителя почвенной мезофауны. Собранные животные принадлежали к 49 видам, относящимся к 12 семействам из четырех классов беспозвоночных: малощетинковые черви (*Oligochaeta*), паукообразные (*Arachnida*), насекомые (*Insecta*), губоногие многоножки (*Chilopoda*). Средняя численность почвенной мезофауны (по данным почвенных раскопок с учетом всех исследованных биотопов) составила 140 ± 35 экз./м². Численность почвенных беспозвоночных по данным почвенных раскопок представлена в таблице 2 Приложения.

Соотношение основных трофических групп (хищники, полифаги сапрофаги и фитофаги) в исследованных биотопах была сходной (рис. 3.1). Относительная численность фитофагов (корнеядные личинки из семейства *Curgulionidae*) была наивысшей в дубраве ($22 \pm 3\%$, рис. 3.1А), в остальных двух биотопах она не превышала 10%. Доля сапрофагов в трофической структуре геобионтных беспозвоночных во всех трех исследованных биотопах была небольшой, а в дубраве почвенные сапрофаги отсутствовали. Доля миксофагов в почвенном слое в исследованных биотопах составила от 20 до 40%, доля хищников – от 40 до 65%. Соотношение трофических групп беспозвоночных в подстилке, значительно различалось в разных биотопах. В дубраве присутствовали сапрофаги ($13 \pm 11\%$), миксофаги ($25 \pm 17\%$) и хищники ($62 \pm 24\%$), в то время как в обоих сосняках миксофаги отсутствовали, а в трофической

структуре преобладали хищные беспозвоночные (их доля составила $80 \pm 18\%$ в сосняке №1 и 100% в сосняке №3).

Динамическая плотность жужелиц, пойманных в ловушки Барбера, представлена в таблице 3 Приложения. Среди собранных 26 видов жужелиц наиболее высокая динамическая плотность была у *Carabus granulatus* и *Loricera pilicornis* в березняке (17,3 и 11,4 экз./100 лов.-сут. соответственно), а также у *Carabus arcensis* (10,5 экз./100 лов.-сут.) и *Patrobus atrorufus* (10,0 экз./100 лов.-сут.) в сосняке №1. В остальных биотопах активность жужелиц была низкой.

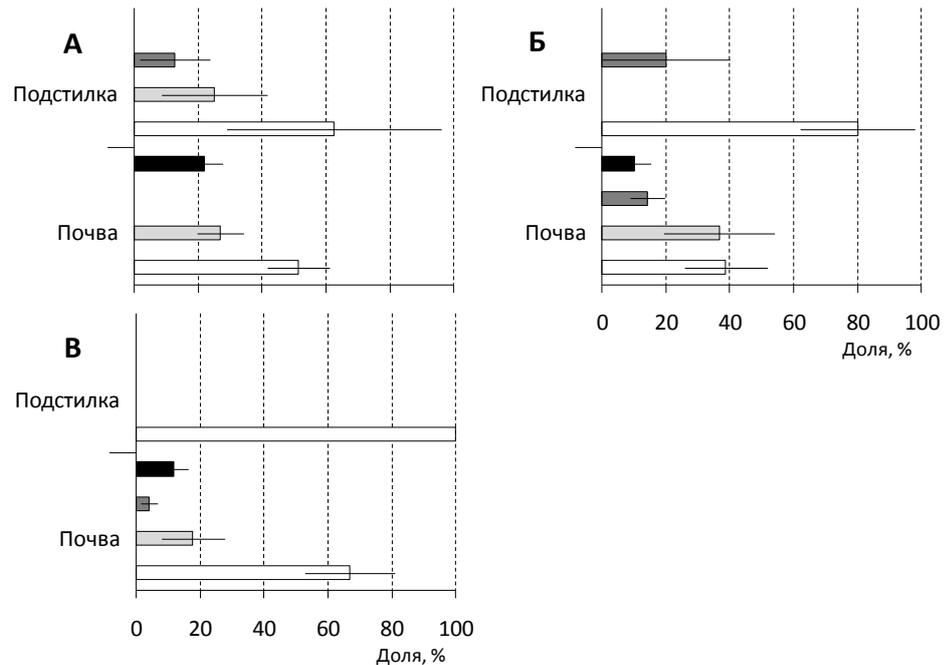


Рисунок 3.1. Соотношение обилия трофических групп почвенных беспозвоночных в подстилке и почве трех биотопов: **А** – Дубрава, **Б** – Сосняк №1, **В** – Сосняк №3. Белым обозначены хищники, серым – полифаги, темно-серым – сапрофаги, черным – фитофаги. $n = 10$.

Дубрава

По данным количественных учетов в данном биотопе наиболее высокая численность почвенных беспозвоночных была в верхнем слое почвы (160 ± 13 экз./м²), в то время как в нижнем слое почвы и подстилке эта величина не превышала 30 экз./м² (рис. 3.2А). Наибольшее обилие в дубраве было у проволочников, личинок ктырей, косянок и личинок жуков-долгоносиков (рис. 3.2Б), численность представителей каждого из этих семейств превышала 40 экз./м². Численность землянок и дождевых червей была низкой, менее 10 экз./м².

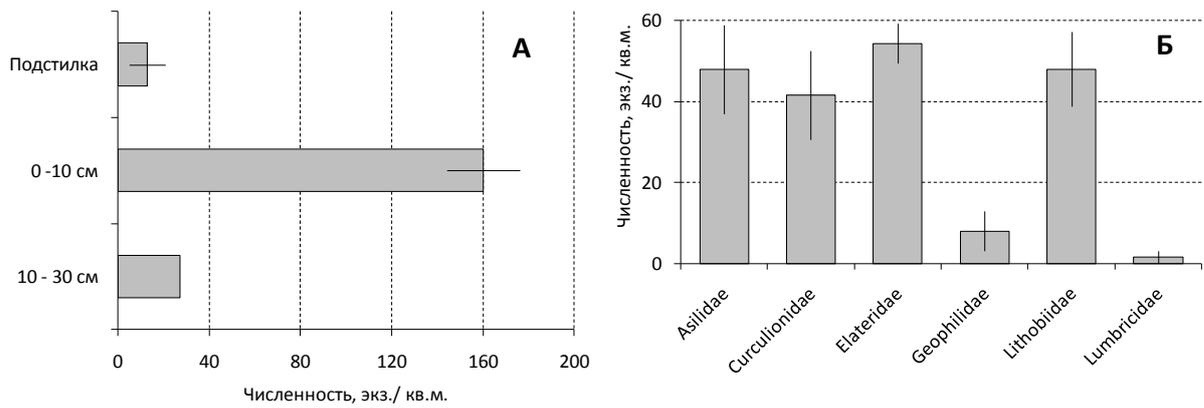


Рисунок 3.2. Численность почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в биотопе «Дубрава»: **А** – вертикальное распределение в почве, **Б** – численность представителей основных семейств.

Изотопный анализ массовых видов почвенных беспозвоночных в дубраве позволил выявить наличие нескольких групп, различающихся по величинам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 3.3). Четыре вида жуужелиц: *Oxypselaphus obscurus* ($-28,2\pm 0,7$; $4,6\pm 1,5$), *Patrobus atrorufus* ($-27,8\pm 0,3$; $6,0\pm 0,3$), *Pterostichus anthracinus* ($-28,1\pm 0,1$; $6,8\pm 0,1$), *P. oblongopunctatus* ($-26,8\pm 0,1$; $5,0\pm 0,5$), стафилины *Staphylinus erythropterus* ($26,7\pm 0,2$; $4,6\pm 0,3$) и нимфы герпетобионтных пауков-пигмеев (Linyphiidae) ($-28,4$; $7,6$) имели меньшие средние значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с прочими почвенными беспозвоночными. Величины $\delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных этой группы находились в пределах от 4,6 до 7,6‰.

Среди беспозвоночных, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ которых превышали $-26,5\text{‰}$, выделяются две основные группы, различающие по изотопному составу азота: от 2,8 до 4,5‰ и от 5 до 7,5‰. Группу с более высокими величинами $\delta^{15}\text{N}$ составили хищники-полифаги: два вида жуужелиц (*Pterostichus melanarius*, *P. niger*), пауки-волки *Pirata* sp. и *Pardosa lugubris*, личинки ктырей (Asilidae), землянки *Pachymerium ferrugineum* (Geophilidae), а также копрофаги *Geotrupes stercorarius* (Scarabaeidae). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ этих беспозвоночных колебались в пределах от $-26,1$ до $-24,5\text{‰}$. В группу с более низкими средними значениями $\delta^{15}\text{N}$ вошли беспозвоночные со смешанным типом питания: проволочники *Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus*, *Prosternon tessellatum*, *Selatosomus aeneus* (Elateridae), косянки *Lithobius curtipes* (Lithobiidae), жуужелицы *Calathus micropterus* и *Trechus secalis*, а также корнеядные личинки жуков-долгоносиков. Величины $\delta^{13}\text{C}$ этих беспозвоночных находились в пределах от $-26,2$ до $-24,9\text{‰}$.

Значительно более низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ были у сапрофагов: червей *Dendrobaena octaedra* (0,01‰) и атмобионтных коллембол ($-5,8\text{‰}$; в этом и прочих биотопах Окского заповедника в силу недостатка материала была проанализирована одна проба, состоящая из 8-12 коллембол). Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ опада было равно $-28,3\pm 0,1\text{‰}$, среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ – $-2,9\pm 0,1\text{‰}$.

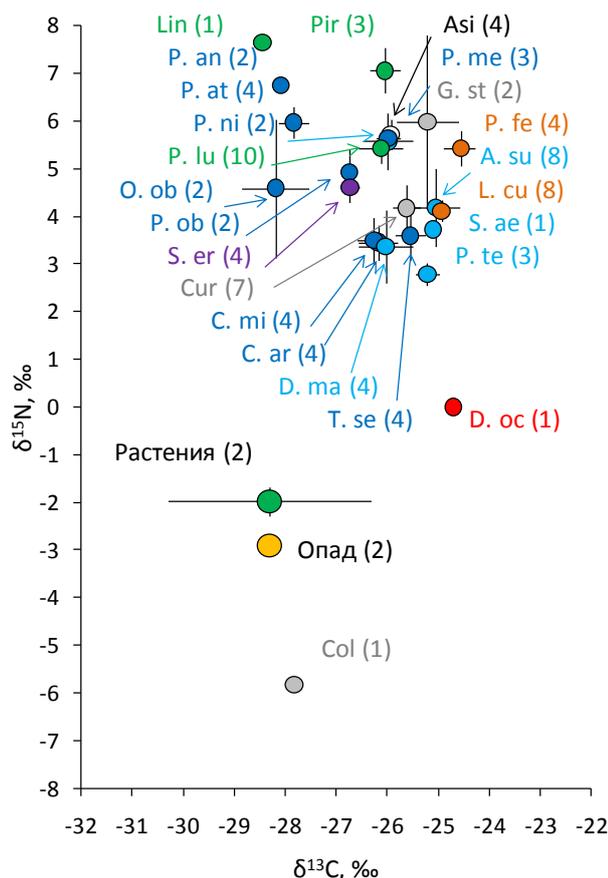


Рисунок 3.3. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в дубраве. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Березняк

Обилие почвенных беспозвоночных в березняке было очень низким (рис. 3.4А). В верхнем почвенном слое общая численность мезофауны была равна 48 ± 16 экз./м², в подстилке – 8 ± 6 экз./м², а в нижнем почвенном слое представители мезофауны отсутствовали. Наибольшее обилие в березняке было у проволочников и стафилинов (рис. 3.4Б), представители остальных семейств встречались единично.

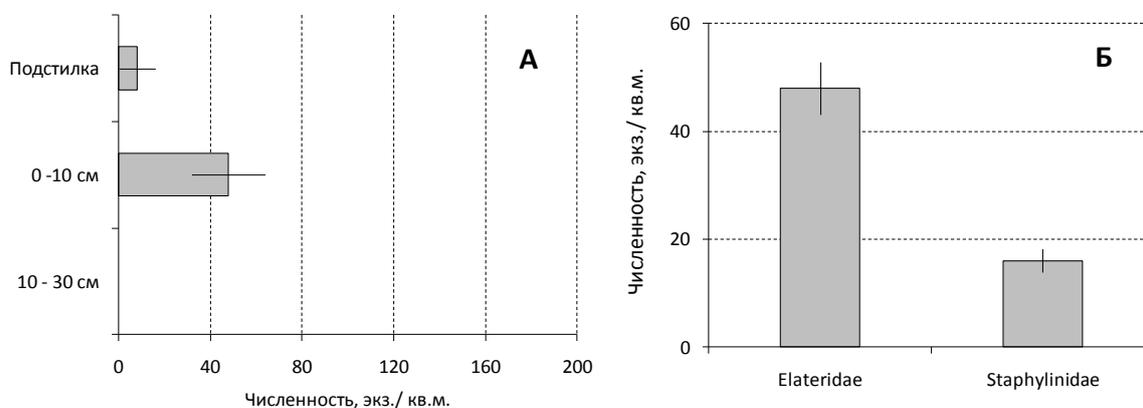


Рисунок 3.4. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м²) в биотопе «Березняк»: **А** – вертикальное распределение в почве, **Б** – численность представителей основных семейств.

Структура изотопного состава массовых видов сообщества почвенных беспозвоночных в березняке в целом была сходна с таковой в дубраве (рис. 3.5), но березняк имел и ряд отличий. Группа беспозвоночных с относительно низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ и достаточно высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$, выделенная в дубраве, присутствовала и в данном биотопе. В ее составе были жуки *Bembidion doris*, *Pterostichus anthracinus* и стафилины *Manda mandibularis*, которые имели очень высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ (более 6‰), а также жуки *Agonum fuliginosum*, *Oxypselaphus obscurus*, *P. minor*, *P. nigrita* со значениями $\delta^{15}\text{N}$, равными от 2,8 до 3,7‰. Однако, в данном случае эта группа не имела четкого хиатуса по величинам $\delta^{13}\text{C}$ относительно остальных беспозвоночных, так как средние значения $\delta^{13}\text{C}$ группы хищных беспозвоночных находились в пределах от -27,1 до -25,3‰ (то есть были смещены вправо по оси X относительно той же группы в дубраве примерно на 1‰). Количество видов в группе хищников-полифагов в березняке было невелико: пауки-волки *Pardosa lugubris* и *Pirata* sp., нимфы пауков-пигмеев и жуки *Carabus granulatus* и *Patrobus atrorufus*. Интересно отметить, что смещение левой границы величин $\delta^{13}\text{C}$ беспозвоночных этой группы связано исключительно с пауками-волками: в дубраве значения $\delta^{13}\text{C}$ *Pardosa lugubris* и *Pirata* sp. были равны $-26,1 \pm 0,4$ ‰ и $-26,0 \pm 0,3$ ‰, в березняке же $-27,2 \pm 0,2$ ‰ и $-27,0 \pm 0,2$ ‰ соответственно.

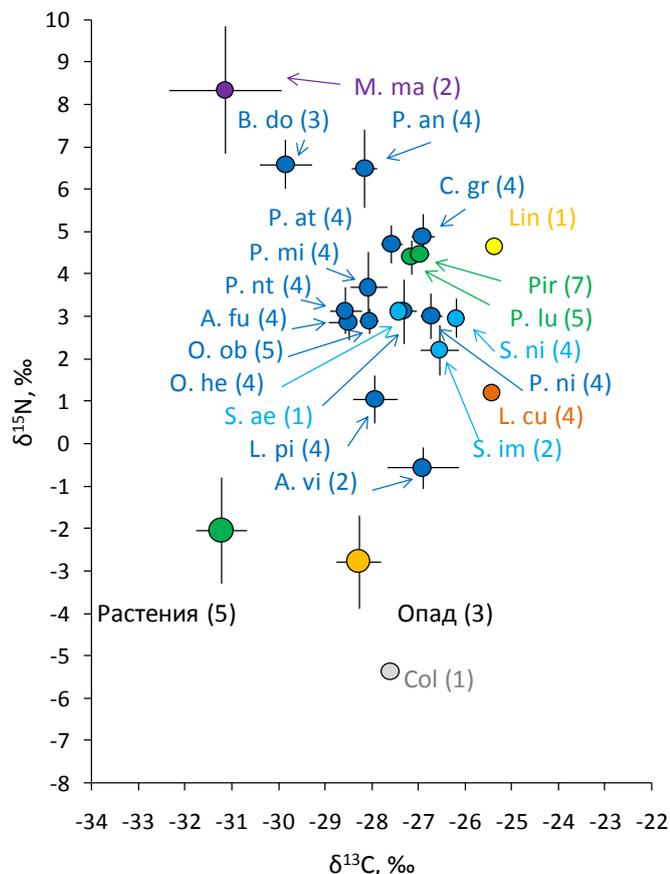


Рисунок 3.5. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в березняке. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Группу беспозвоночных со смешанным типом питания достаточно четко можно выделить в березняке, ее формируют проволочники *Selatosomus aeneus*, *S. impressus*, *S. nigricornis*, жужелицы *Pterostichus niger*, *Oodes helopioides* и косянки *Lithobius curtipes*. Границы изотопных значений в этой группе были равны от -27,4 до -25,4‰ ($\delta^{13}\text{C}$) и от 1,2 до 3,1‰ ($\delta^{15}\text{N}$).

Обособленное положение на координатной плоскости изотопных значений углерода и азота было у жужелиц-коллемболофагов *Loricera pilicornis* (-27,9±0,5; 4,4±0,4) и жужелиц-полифагов *Agonum viduum* (-26,9±0,6; -0,6±0,5).

Наиболее низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ были у атмобионтных коллембол (-27,6; -5,4). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ опада составили -28,3±0,5‰ и -2,8±1,1‰ соответственно.

Сосняк №1

Вертикальное распределение в почве представителей мезофауны в данном биотопе было сходным с таковым в дубраве (рис. 3.6А). Наиболее обильны почвенные беспозвоночные были в верхнем слое почвы (94±32 экз./м²), а в нижнем слое почвы и подстилке эта величина составила 21±7 экз./м² и 11±6 экз./м² соответственно. В данном биотопе наиболее высокая численность была у проволочников (41±20 экз./м²) и косянок (39±12 экз./м²). Кроме того, достаточно часто в почвенных пробах присутствовали личинки жуков-долгоносиков (11±6 экз./м²), землянки (11±7 экз./м²) и дождевые черви (11±5 экз./м²). Представители остальных семейств встречались единично.

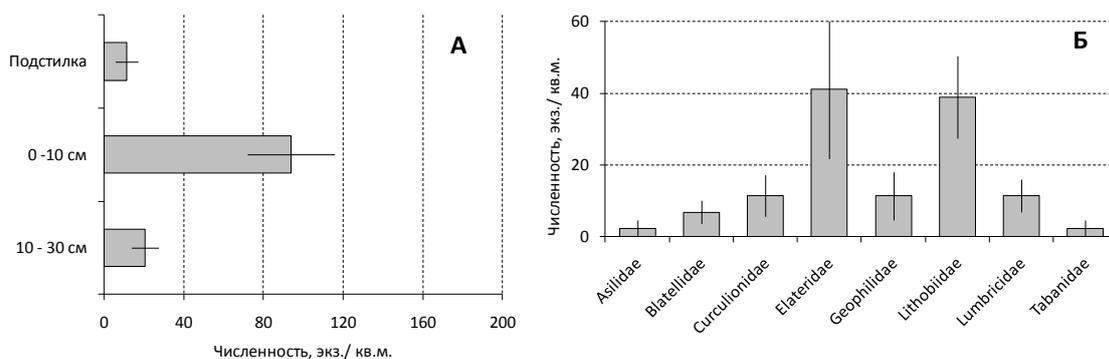


Рисунок 3.6. Численность почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в биотопе «Сосняк №1»: **А** – вертикальное распределение в почве, **Б** – численность представителей основных семейств.

Изотопный состав основной части массовых видов почвенных беспозвоночных в сосняке №1 был сходен (рис. 3.7). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ беспозвоночных из этой группы варьировали в пределах от -27,0 до -24,6‰, величины $\delta^{15}\text{N}$ – от 0,3 до 2,4‰. В эту группу вошли проволочники-миксофаги *A. subfuscus*, *D. marginatus*, *S. aeneus*, *S. impressus*, жужелицы-полифаги *C. micropterus*, *P. minor*, *P. niger*, *P. oblongopunctatus*, хищные почвенные личинки

двукрылых из семейств Asilidae и Tabanidae, нимфы пауков-пигмеев, пауки-волки *P. lugubris*, многоножки *L. curtipes* и *P. ferrugineum*, стафилины *S. erythropterus*, а также корнеядные личинки Curculionidae. Пищевые предпочтения беспозвоночных в этой группе были, вероятно, разнородными. Однако, у хищных личинок мух, пауков, землянок и проволочников *A. subfuscus* и *D. marginatus* средние величины $\delta^{15}\text{N}$ превышали 2‰, в то время как прочие беспозвоночные, для которых в литературе указан смешанный тип питания, имели более низкие значения изотопного состава азота.

Среди пяти видов почвенных беспозвоночных, имевших меньшие по сравнению с прочими собранными животными средние значения $\delta^{15}\text{N}$, обособленное положение заняли проволочники *P. tesselatum* ($-25,7\pm 0,3$; $-0,7\pm 0,4$), жужелицы-миксофитофаги *Amara communis* ($-26,0\pm 0,2$; $-2,5\pm 0,3$) и дождевые черви *D. octaedra* ($-24,3\pm 0,4$; $-1,8\pm 0,9$). Жужелицы-миксофитофаги *A. brunnea* ($-25,3\pm 0,4$; $-4,0\pm 0,2$) и тараканы *E. sylvestris* ($-25,2\pm 0,2$; $-4,2\pm 0,3$) имели весьма низкие величины $\delta^{15}\text{N}$. Самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ были у атмобионтных коллембол ($-27,2$; $-6,5$). Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) опада в данном биотопе составил $-26,3\pm 0,7$ и $-5,7\pm 0,2$ ‰ соответственно. Значения $\delta^{15}\text{N}$ опада в сосняке были почти на 3‰ были ниже таковых в березняке и дубраве.

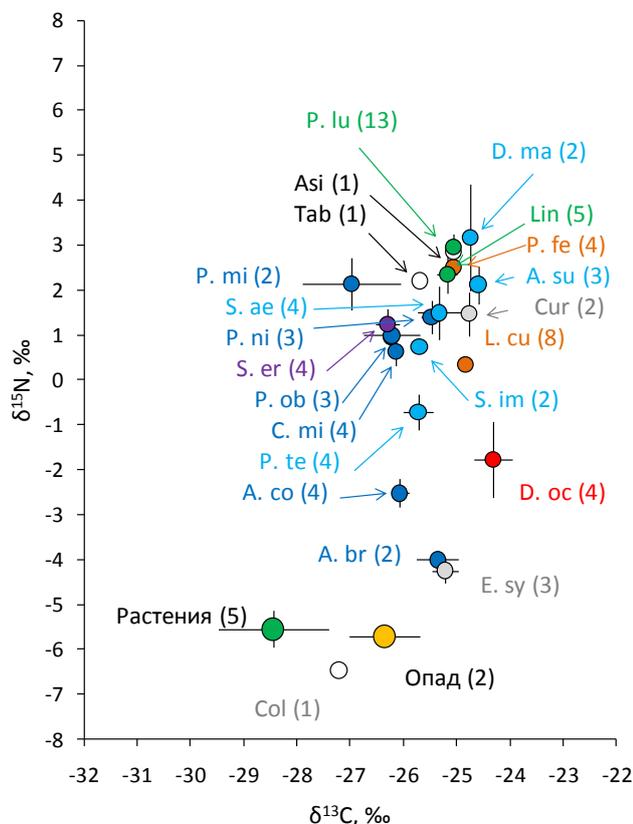


Рисунок 3.7. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в сосняке №1. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Сосняк №2

В данном биотопе не были проведены учеты почвенных беспозвоночных, вследствие чего исследован изотопный состав лишь герпетобионтных организмов, пойманных в ловушки Барбера. Среди беспозвоночных по средним значениям $\delta^{15}\text{N}$ выделяются три достаточно четко обособленные группы (KW: $H_{2, 43} = 30,1$ $p < 0,001$): (1) хищники 2-го порядка *Pirata* sp. и *P. lugubris* (Lycosidae); (2) хищники 1-го порядка: жужелицы *C. arcensis*, *C. micropterus*, *Cychnus caraboides* (для которого известна преимущественная малакофагия), *P. niger*, *P. nigrita*, *P. oblongopunctatus*, *T.secalis*, стафилины *S. erythropterus*; (3) сапрофаги *Ectobius sylvestris* (Blatellidae). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были равны около 3‰ в группе (1), $-3,1 \pm 0,2$ ‰ в группе (3) и находились в пределах от $-0,1$ ‰ до $2,1$ ‰ в группе (2). Разброс величин $\delta^{13}\text{C}$ был сходен во всех группах почвенных беспозвоночных и варьировал от $-27,4$ ‰ до $-25,3$ ‰ (рис. 3.8). Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) опада был равен $28,6 \pm 1,0$ и $-6,2 \pm 0,1$ ‰ соответственно.

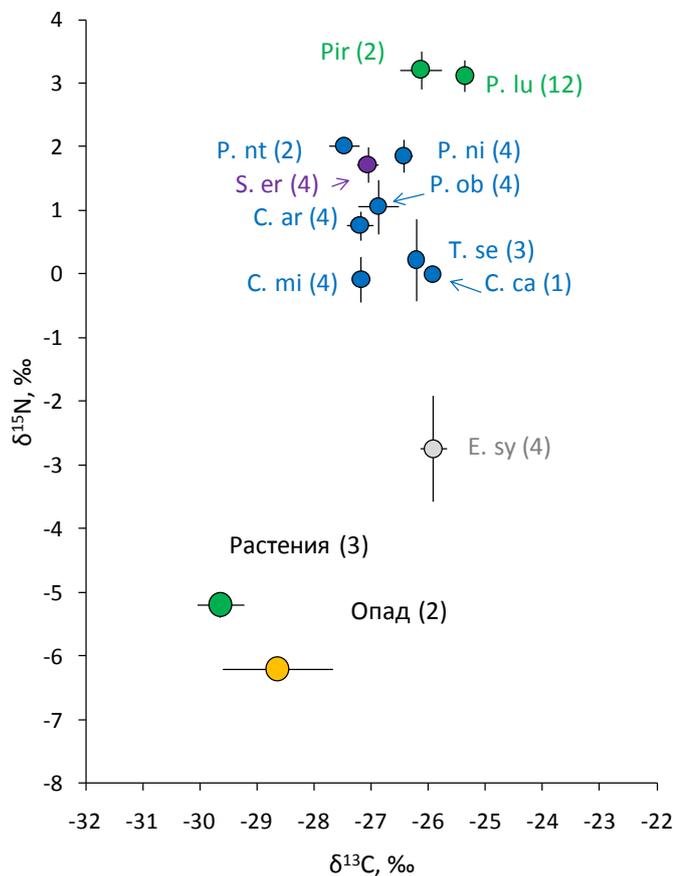


Рисунок 3.8. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в сосняке №2. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Сосняк №3

По данным почвенных раскопок, наиболее высокая численность почвенных беспозвоночных была в верхнем слое почвы (75 ± 19 экз./м²). В нижнем слое почвы

представители мезофауны практически отсутствовали, а в подстилке общее обилие было очень низким и составило 13 ± 2 экз./м² (рис. 3.9А). Наибольшая численность в сосняке №1 была у косянок – 40 ± 9 экз./м² (рис. 3.9Б). Менее обильны были проволочники (14 ± 8 экз./м²), личинки жуков-долгоносиков (10 ± 3 экз./м²), землянки (8 ± 4 экз./м²) и личинки ктырей (8 ± 5 экз./м²). Представители остальных семейств почвенной мезофауны встречались редко.

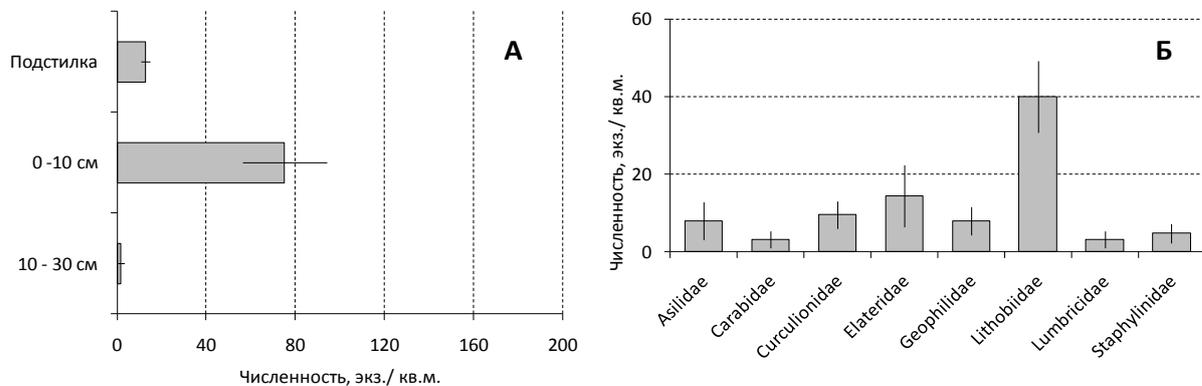


Рисунок 3.9. Численность почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в биотопе «Сосняк №3»: **А** – вертикальное распределение в почве, **Б** – численность представителей основных семейств.

В сосняке №3 хищники 1-го и 2-го порядков были существенно обогащены ¹⁵N по сравнению с сапрофагами. В группу хищников (рис. 3.10) вошли личинки проволочников *A. subfuscus* и *D. marginatus*, жужелицы *P. minor*, *P. niger*, *P. nigrita*, *T. secalis*, стафилины *Drusilla canaliculata* и *S. erythropterus*, личинки *Asilidae*, пауки-волки *Pirata* sp. и *P. lugubris*, нимфы герпетобионтных пауков-пигмеев, многоножки *L. curtipes* и *P. ferrugineum*. Разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ в этой группе был от -27,7 до -24,0‰, средние значения $\delta^{15}\text{N}$ варьировали в пределах от 0,6 до 3,6‰. Наибольшие величины $\delta^{15}\text{N}$ среди представителей этой группы были характерны для пауков, землянок и стафилинов *D. canaliculata*, наименьшие – для проволочников, косянок и жужелиц *T. secalis*. Жужелицы (кроме *P. niger*), а также стафилины *S. erythropterus*, имели относительно низкие средние значения $\delta^{13}\text{C}$.

Группа сапрофагов включала дождевых червей *D. octaedra* и тараканов *E. sylvensis*. Наиболее низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ были у атмобионтных коллембол (-28,5; -6,4). Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) опада в данном биотопе составил $-27,8 \pm 0,1$ и $-5,3 \pm 0,2$ ‰ соответственно.

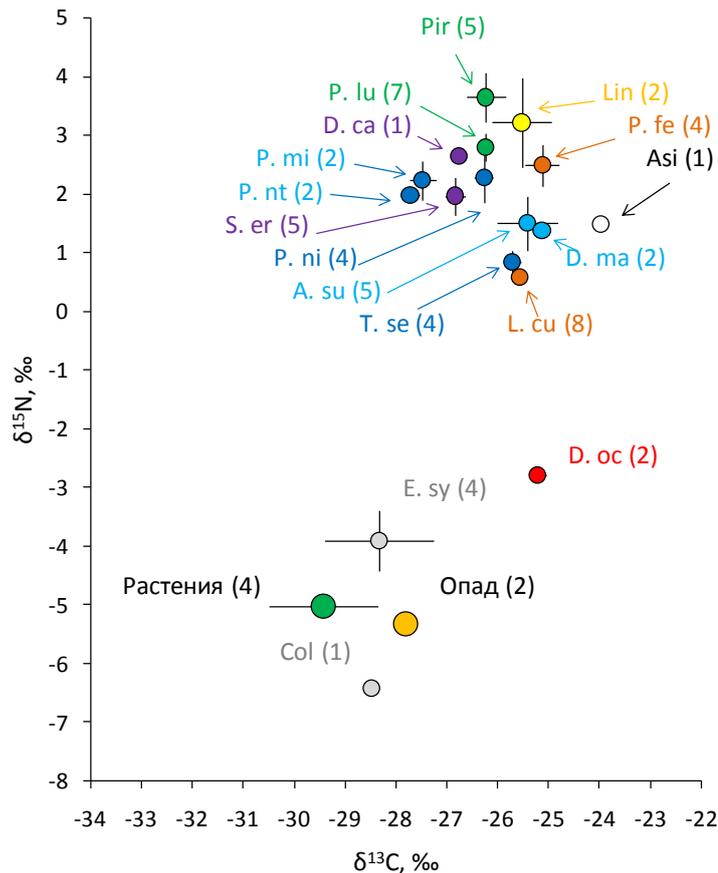


Рисунок 3.10. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в сосняке №3. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

3.2. Полистовский заповедник

В результате почвенных учетов и применения ловушек Барбера в четырех модельных биотопах Полистовского заповедника было собрано 2528 представителей почвенной мезофауны. Пойманные беспозвоночные принадлежали к 92 видам, относящимся к 19 семействам из пяти классов: малощетинковые черви (Oligochaeta), высшие раки (Malacostraca), насекомые (Insecta), паукообразные (Arachnida), губоногие многоножки (Chilopoda). Средняя численность почвенной мезофауны (по данным почвенных раскопок с учетом всех исследованных биотопов) составила 224 ± 18 экз./м². Численность почвенных беспозвоночных представлена в таблице 5 Приложения.

Соотношение трофических групп в исследованных биотопах было сходным как в почвенном слое, так и в подстилке (рис. 3.11). Кроме того, не было обнаружено сезонной изменчивости относительного обилия основных трофических групп. В данном районе работ в почвенных пробах не встречались личинки долгоносиков или иные почвенные фитофаги. В подстилке в сообществе почвенных беспозвоночных преобладали хищники, их относительная численность была равна в среднем 75%. Наименьшая доля хищников в подстилке была в

смешанном лесу в июне ($60\pm 9\%$), наибольшая – в смешанном лесу с преобладанием ели в августе ($86\pm 14\%$). Миксофаги (личинки жуков-щелкунов) в подстилке либо отсутствовали, либо их относительная численность была очень низкой (не более $4\pm 2\%$ в экотоне в июне). Доля сапрофагов варьировала в пределах от $12\pm 4\%$ в смешанном лесу с преобладанием ели в августе до $57\pm 6\%$ в смешанном лесу в июне, среднее относительное обилие данной трофической группы составило $25\pm 7\%$.

Трофическая структура сообщества геобионтных беспозвоночных отличалась от таковой в подстилке. Наибольшая относительная численность была у сапрофагов (в среднем $56\pm 10\%$), варьируя в пределах от $42\pm 9\%$ (в смешанном лесу с преобладанием ели в июне) до $57\pm 6\%$ (в смешанном лесу в июне). Доля миксофагов в трофической структуре сообщества почвенных беспозвоночных была равна около 20% в большинстве модельных биотопов (лишь в болотно-лесном экотоне в августе их доля была заметно ниже и составила $7\pm 5\%$). Доля почвообитающих хищников варьировала в пределах от $17\pm 4\%$ (в смешанном лесу в августе) до $34\pm 8\%$ (в смешанном лесу с преобладанием ели в июне), в среднем эта величина была равна $28\pm 6\%$.

Динамическая плотность жужелиц и пауков представлена в таблице 6 Приложения. Среди собранных 21 вида жужелиц и 16 видов пауков была отмечена сезонная изменчивость активности. В июне среди жужелиц были наиболее активны *Pterostichus melanarius*, их динамическая плотность составила 10,2 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу с преобладанием ели и 9,5 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу. Среди пауков доминировали пауки-волки *Pirata hygrophilus*: их динамическая плотность составила 42,0 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу с преобладанием ели и 18,1 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу. В августе доминировали жужелицы *Trechus secalis* (25 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу) и пауки-волки *Pirata hygrophilus* (12,5 экз./100 лов.-сут. в смешанном лесу). Активность остальных видов жужелиц и пауков была достаточно низкой, редко превышая порог в 3 экз./100 лов.-сут.

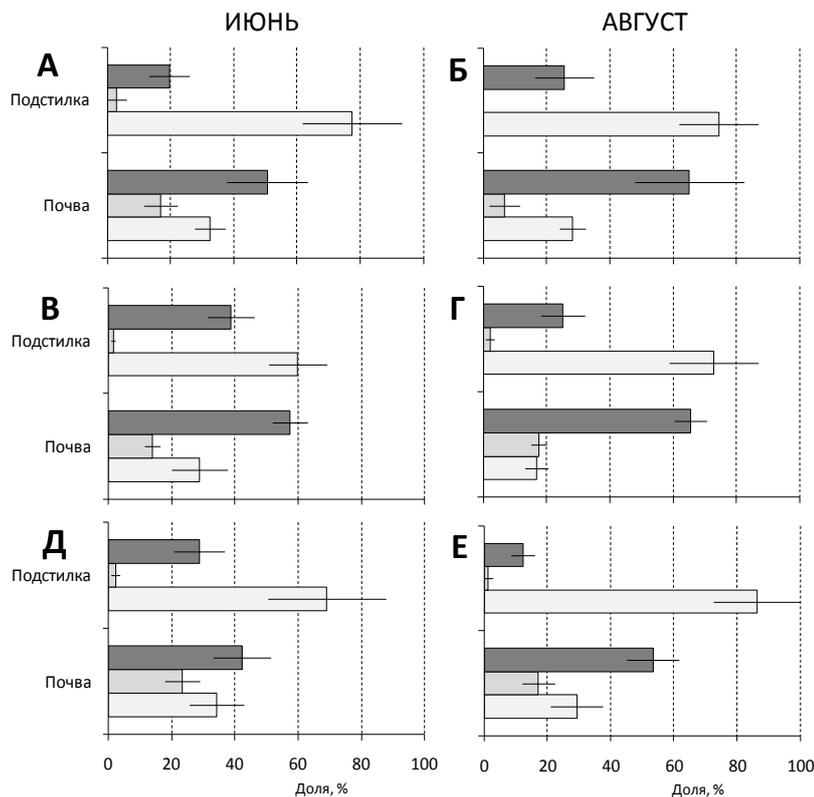


Рисунок 3.11. Соотношение обилия трофических групп почвенных беспозвоночных в подстилке и почве в болотно-лесном экотоне (А – в июне, Б – в августе), смешанном лесу (В – в июне, Г – в августе) и в смешанном лесу с преобладанием ели (Д – в июне, Е – в августе) Белым цветом обозначены хищники, серым – полифаги, темно-серым – сапрофаги. $n = 30$ для смешанного леса, для остальных биотопов $n = 10$.

Верховое болото

В исследованном верховом болоте отсутствовали почвообитающие беспозвоночные. Пойманные животные были герпетобионтами или тамнобионтами. По типу питания все они были хищниками, за исключением атмобионтных коллембол. Минимальные средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в группе хищных беспозвоночных были равны 2,9‰, в то время как у коллембол *P. flavescens* эта величина составила $-2,6 \pm 0,3\text{‰}$ в июне и $-2,3 \pm 0,5\text{‰}$ в августе (рис. 3.12). Изотопный состав опада не различался в июне и в августе и составил соответственно $-29,7 \pm 0,1\text{‰}$ ($\delta^{13}\text{C}$) и $-2,1 \pm 0,2\text{‰}$ ($\delta^{15}\text{N}$).

Пойманные в июне беспозвоночные заметно различались по изотопному составу углерода (рис. 3.12А). Гигрофильные жуужелицы *P. nigrita* и косянки *L. curtipes* статистически достоверно отличались по величинам $\delta^{13}\text{C}$ и от прочих беспозвоночных (KW: $H_{1,32} = 4,0$ $p = 0,046$), и между собой (KW: $H_{1,8} = 5,3$ $p = 0,021$), при этом величины $\delta^{15}\text{N}$ двух этих видов были сходными и наименьшими среди собранных хищных животных. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ остальных беспозвоночных варьировали от $-26,1\text{‰}$ до $-25,2\text{‰}$. Величины $\delta^{15}\text{N}$ варьировали в

пределах от 3,2‰ до 5,4‰. Наибольшие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были у пауков-волков *Trochosa spinipalpis* ($5,4 \pm 0,6\%$) и *Pirata hygrophilus* ($5,0 \pm 0,3\%$) и жужелиц *P. niger* ($4,7 \pm 0,4\%$), наименьшие – у жужелиц *P. nigrita* ($3,2 \pm 0,1\%$) и тенетных пауков-пигмеев *Nerienne emphana* ($3,4 \pm 0,2\%$). Промежуточные величины $\delta^{15}\text{N}$ отмечены для двух видов тенетных пауков из разных семейств: *Nerienne peltata* ($4,2 \pm 0,6\%$, Linyphiidae) и *Metellina segmentata* ($4,4 \pm 0,4\%$, Tetragnathidae). Подавляющее большинство пойманных на пробных площадках экземпляров *Metellina* были неполовозрелыми, вследствие чего точное определение их до вида было невозможно. Однако, все половозрелые экземпляры относились к одному виду, *M. segmentata*, поэтому мы посчитали возможным всех собранных пауков этого рода отнести к вышеназванному виду.

В августе среди массовых хищных беспозвоночных присутствовали семь видов пауков и косянки *L. curtipes* (рис. 3.12Б). Изотопный состав углерода этих животных был очень близок: разброс средних значений был менее одного промилле (от -26,4‰ до -25,5‰), в то время как величины $\delta^{15}\text{N}$ варьировали более чем на два промилле, от 2,9‰ до 5,6‰. Наибольшие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были у пауков-волков *P. hygrophilus* ($5,6 \pm 0,8\%$) и пауков-крестовиков *Araneus diadematus* ($5,2 \pm 0,9\%$). Несколько меньшие величины $\delta^{15}\text{N}$ отмечены у крестовиков *Araneus marmoreus* ($4,7 \pm 0,9\%$), пауков-волков *Pardosa prativaga* ($4,6 \pm 0,9\%$) и *Pirata latitans* ($4,7 \pm 0,1\%$), а также тенетных пауков *M. segmentata* ($4,0 \pm 0,3\%$). Многоножки *L. curtipes* ($\delta^{15}\text{N} = 3,5 \pm 0,1\%$) и тенетные пауки-пигмеи *Linyphia triangularis* ($\delta^{15}\text{N} = 2,9 \pm 0,4\%$) имели более низкие значения изотопного состава азота, чем прочие собранные в августе хищные беспозвоночные.

Общая структура изотопного состава массовых видов почвенных беспозвоночных не имела выраженных сезонных различий на данной пробной площади. Несмотря на то, что видовой состав проанализированных животных значительно различался в июне и в августе, разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ не претерпел заметных изменений. Из трех видов беспозвоночных, собранных в обоих месяцах (хищники-полифаги *P. hygrophilus*, миксофаги *L. curtipes*, сапрофаги *P. flavescens*) ни один не обнаружил заметных сезонных различий изотопного состава азота. Однако, значения $\delta^{13}\text{C}$ достоверно различались в июне и в августе у косянок (KW: $H_{1,8} = 4,1$ $p = 0,043$) и коллембол (KW: $H_{1,7} = 4,5$ $p = 0,034$), в обоих случаях в августе отмечено уменьшение величин $\delta^{13}\text{C}$. Пауки-волки *P. hygrophilus* не имели выраженных сезонных различий изотопного состава углерода.

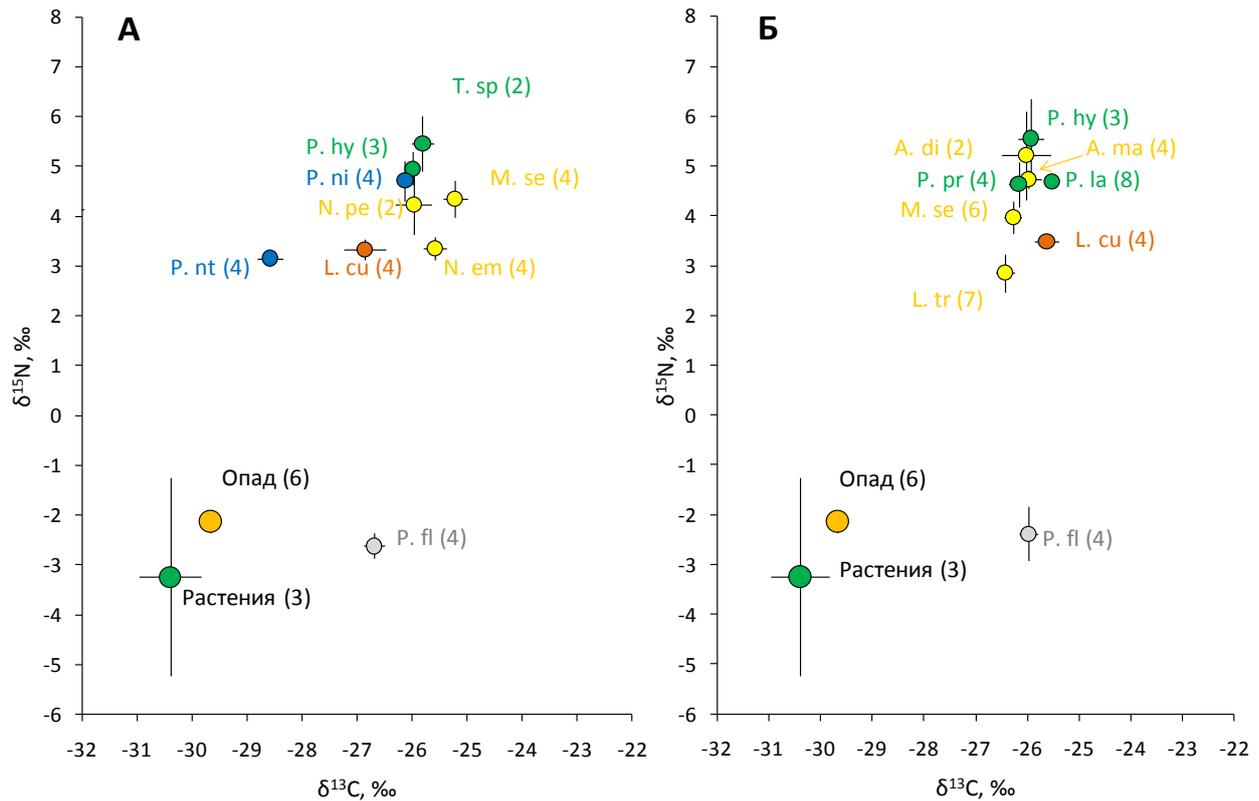


Рисунок 3.12. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных на верховом болоте в июне (А) и в августе (Б). В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Болотно-лесной экотон

Вертикальное распределение почвенной мезофауны было сходным в июне и в августе (рис. 3.13). Подстилка и верхний почвенный слой были в схожей мере населены почвенными беспозвоночными. В нижнем почвенном слое не отмечено представителей почвенной мезофауны, что, очевидно, было обусловлено его переувлажненностью. Общая численность беспозвоночных заметно уменьшилась в конце лета: если в июне обилие мезофауны в каждом из слоев превышало 100 экз./м², то в августе эта величина не превышала 75 экз./м².

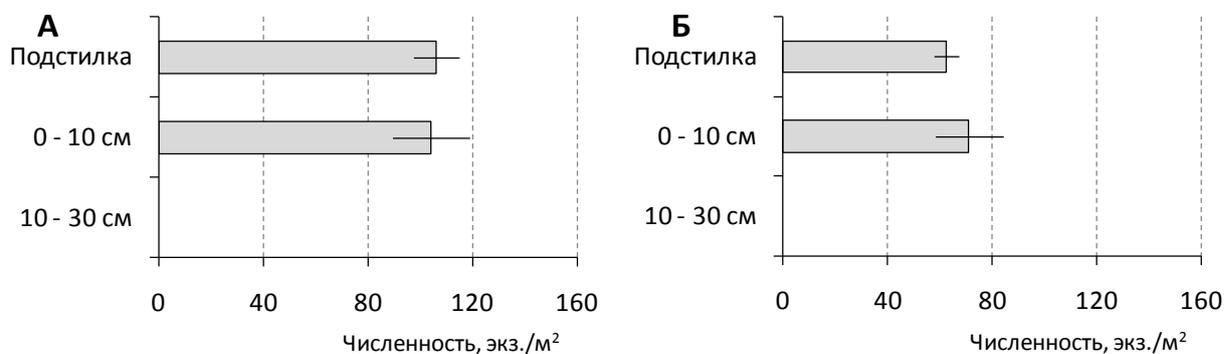


Рисунок 3.13. Вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в болотно-лесном экотоне: А – в июне, Б – в августе.

Относительное обилие основных семейств почвенной мезофауны в некоторой степени изменилось в данном биотопе в течение сезона. Наибольшее обилие в течение всего сезона было у стафилинов (рис. 3.14), однако в августе (61 ± 11 экз./м²) их численность была значительно ниже, чем в июне (102 ± 15 экз./м²). Дождевые черви и котянки имели высокую численность в июне (58 ± 13 и 26 ± 9 экз./м² соответственно), в августе же их обилие значительно уменьшилось. Мокрицы (Ligiidae) и личинки бекасиц (Rhagionidae) в августе встречались намного чаще, чем в июне.

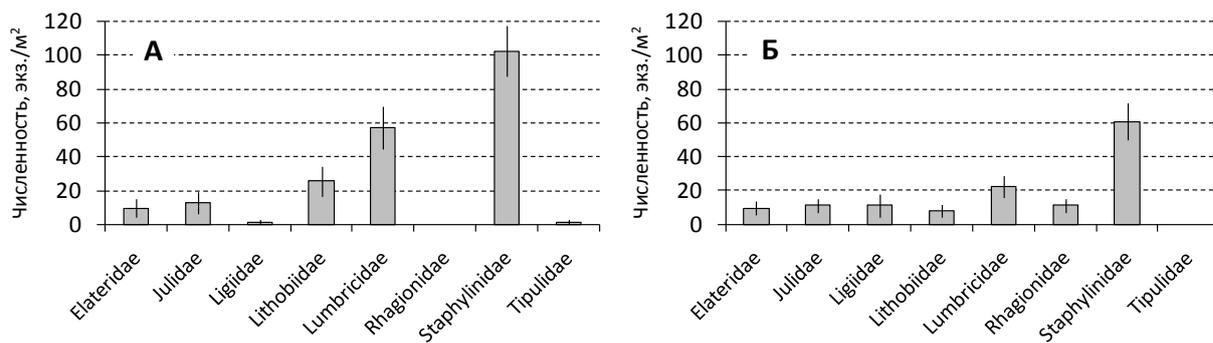


Рисунок 3.14. Численность массовых семейств почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в болотно-лесном экотоне: **А** – в июне, **Б** – в августе.

Изотопный состав углерода и азота опада в болотно-лесном экотоне не имел выраженных сезонных различий и составил $-29,7 \pm 0,1\text{‰}$ и $-2,1 \pm 0,2\text{‰}$ соответственно.

В июне (рис. 3.15) почвенные беспозвоночные, относящиеся к разным функциональным группам: хищники, крупные сапрофаги (дождевые черви, двупарноногие многоножки) и мелкие сапрофаги (коллемболы) статистически значимо разделялись на три группы по величинам $\delta^{15}\text{N}$ (KW: $H_{2,56} = 36,8$ $p < 0,001$). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в группе хищников варьировали от $3,5\text{‰}$ до $5,3\text{‰}$. По величинам $\delta^{13}\text{C}$ в этой группе выделяются гигрофильные жужелицы *P. nigrita*, которые имели более чем на 2 промилле меньшие средние значения $\delta^{13}\text{C}$ ($28,9 \pm 0,6\text{‰}$) по сравнению с остальными хищниками (от $-27,1\text{‰}$ до $-25,5\text{‰}$). Помимо *P. nigrita* в группе хищников присутствовали жужелицы *C. granulatus*, *P. melanarius*, *P. niger*, стафилины *Xantholinus tricolor* и *Lathrobium impressum*, пауки-волки *P. hygrophilus*, тенетные пауки *M. segmentata*, *Neriere emphana*, *N. peltata*, котянки *L. curtipes*, а также проволочники *Selatosomus nigricornis*. Наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были у герпетобионтных хищников *P. melanarius* ($5,3 \pm 0,3\text{‰}$) и *P. hygrophilus* ($5,0 \pm 0,2\text{‰}$).

Группа крупных почвенных сапрофагов включала в себя дождевых червей *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Lumbricus rubellus*, а также диплопод *Polydesmus denticulatus* и *Schizophillum sabulosum*. Разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ в этой группе составил 1‰ (от $-27,0\text{‰}$ до $-26,0\text{‰}$), средних значений $\delta^{15}\text{N}$ – 1‰ (от $-0,6\text{‰}$ до $0,4\text{‰}$).

Атмобионтные коллемболы *Pogonognathellus flavescens* имели наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ ($-1,7 \pm 0,1\%$), а величина $\delta^{13}\text{C}$ в их тканях составила $-27,0 \pm 0,2\%$.

Структура изотопного состав углерода и азота беспозвоночных в болотно-лесном экотоне в августе, заметно отличалась от таковой в июне (рис. 3.15Б). Группа хищных животных с относительно более высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$ расположилась гораздо менее компактно вдоль обеих координатных осей по сравнению с июнем, в то время как группа сапрофагов оказалась на 1- 1,5 промилле смещена правее по оси X.

В группе хищников средние значения $\delta^{15}\text{N}$ варьировали в пределах от 1,8‰ до 6,7‰, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ – от -28,7‰ до -24,8‰. Жужелицы *P. nigrita* имели наименьшие величины $\delta^{13}\text{C}$ ($-28,7 \pm 0,7\%$). Пауки-волки *Trochosa spinipalpis* и *P. hygrophilus*, а также стафилины *Othius subuliformis* характеризовались более высокими величинами $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с прочими хищными беспозвоночными. Кроме того, эти виды вместе с тенетными пауками *M. segmentata*, многоножками *L. curtipes* и личинками Rhagionidae имели более высокие средние значения $\delta^{13}\text{C}$ (более -26‰) по сравнению с прочими хищными беспозвоночными. Среди хищников с относительно низкими (менее -26‰) величинами $\delta^{13}\text{C}$, помимо *P. nigrita*, были жужелицы *P. niger* и стафилин *L. impressum* (эти два вида имели более высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$, около 4,5‰), а также жужелицы *T. secalis*, *T. rivularis*, проволочники *S. nigricornis* и тенетные пауки-пигмеи: *Floronia bucculenta*, *L. triangularis*, *N. emphana* (изотопный состав азота этих шести видов не превышал 3,5‰).

В августе группа доминирующих сапрофагов включала дождевых червей *D. octaedra*, *D. rubidus*, *L. rubellus*, диплопод *P. denticulatus* и *S. sabulosum*, мокриц *Ligidium hypnorum* (Ligiidae), а также коллембол *P. flavescens* и *Tomocerus vulgaris*. Величины $\delta^{15}\text{N}$ у диплопод *P. denticulatus* был заметно выше прочих сапрофагов ($1,0 \pm 0,1\%$). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ остальных сапрофагов находились в пределах от -0,3‰ до -2,2‰, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ – от -27,0‰ до -25,4‰. Наиболее низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у коллембол, наиболее высокие – у диплопод и дождевого червя *D. rubidus*.

Сезонные изменения структуры изотопного состава углерода и азота сообщества почвенных беспозвоночных в болотно-лесном экотоне были наиболее велики среди группы хищников (рис. 3.15 А, Б). Это выражалось, прежде всего, в значительном увеличении размаха средних значений $\delta^{15}\text{N}$ (с 2,5‰ в июне до 5‰ а августе). Важно отметить, что эти изменения были связаны исключительно со сменой набора видов, входивших в группу хищников. Беспозвоночные же, которые встречались как в июне, так и в августе (*M. segmentata*, *P. nigrita*, *P. niger*), обычно не имели значительных сезонных различий изотопного состава углерода и азота. Исключение составили пауки-волки *P. hygrophilus* и косянки *L. curtipes*, которые имели достоверные различия величин $\delta^{13}\text{C}$ в разные месяцы (KW: $H_{1,7} = 4,5$ $p = 0,034$). Среди группы

сапрофагов выраженных сезонных различий структуры изотопного состава углерода и азота обнаружено не было. Лишь у дождевых червей *D. rubidus* в августе были достоверно более низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ (KW: $H_{1,8} = 5,3$ $p = 0,021$).

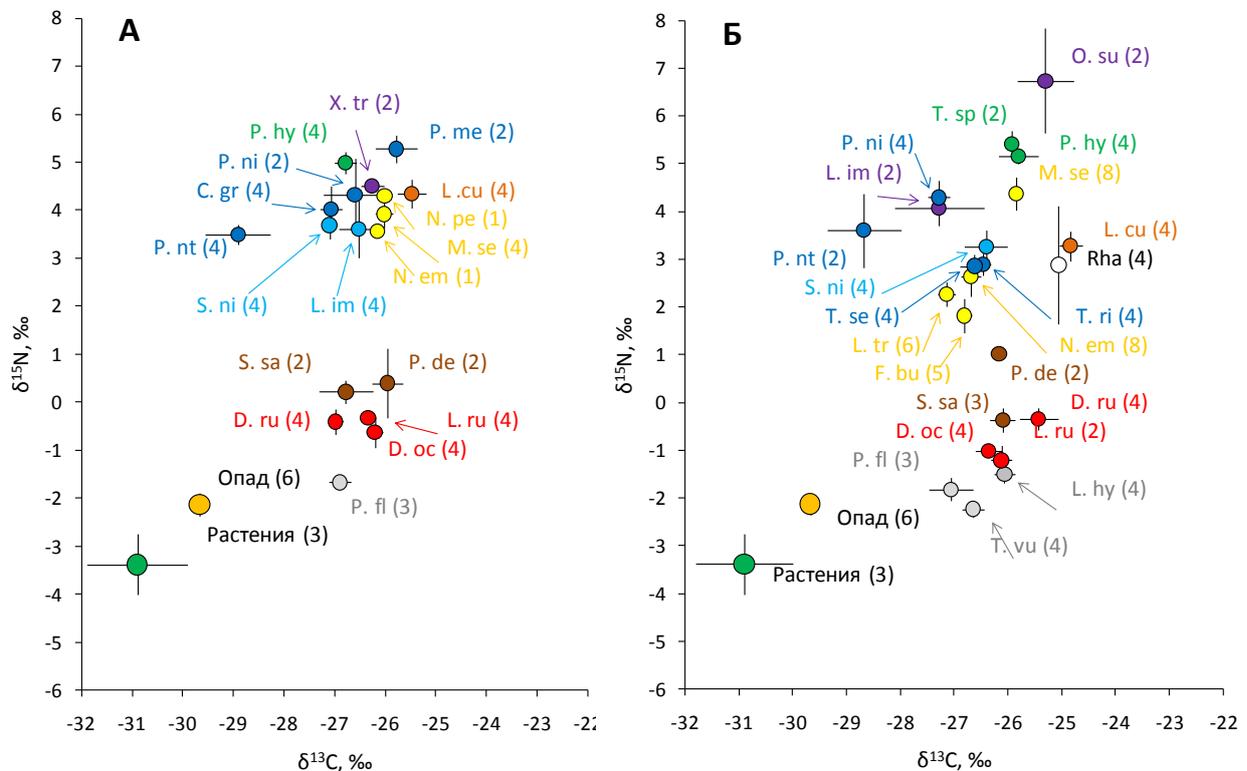


Рисунок 3.15. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в болотно-лесном экотоне в июне (А) и в августе (Б). В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Смешанный лес

Вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в данном биотопе различалось в июне и августе (рис. 3.16). В июне подстилка и верхний почвенный слой были в схожей мере населены почвенными беспозвоночными (106 ± 10 экз./м² и 117 ± 10 экз./м² соответственно), а в августе обилие почвенной мезофауны в подстилке заметно снизилось и составило 51 ± 6 экз./м², в то время как в верхнем почвенном слое оно незначительно увеличилось (125 ± 8 экз./м²). В нижнем почвенном слое численность представителей почвенной мезофауны была низкой: 10 ± 2 экз./м² в июне и 3 ± 1 экз./м² в августе.

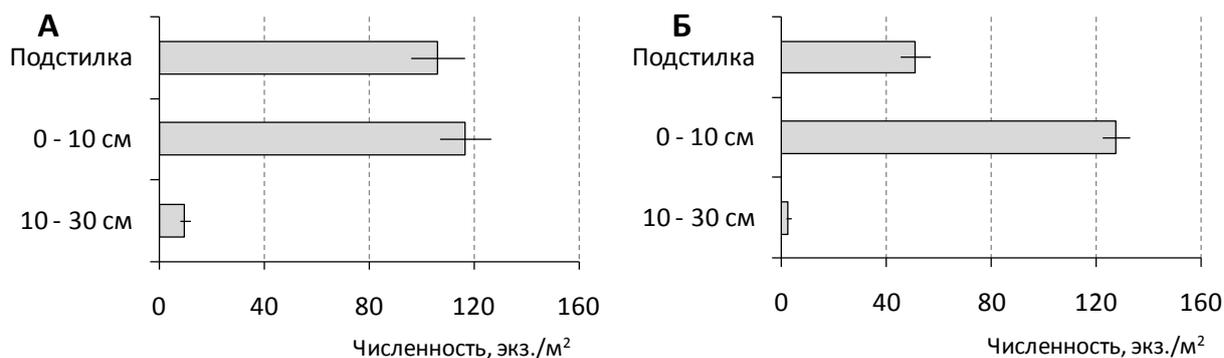


Рисунок 3.16. Вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в смешанном лесу: **А** – в июне, **Б** – в августе.

Численность основных семейств почвенной мезофауны достаточно слабо различалось в течение сезона (рис. 3.17). И в июне, и в августе наиболее обильными были представители семейств Lumbricidae и Lithobiidae. Дождевые черви имели высокую численность и в июне (76 ± 13 экз./м²), и в августе (71 ± 5 экз./м²), в то время как обилие косянок заметно снизилось в августе по сравнению с июнем (с 39 ± 5 экз./м² до 25 ± 3 экз./м²). Среди представителей прочих семейств лишь у личинок Rhagionidae и Tipulidae отмечено увеличение численности в августе по сравнению с июнем, для остальных групп было характерно уменьшение обилия к концу лета.

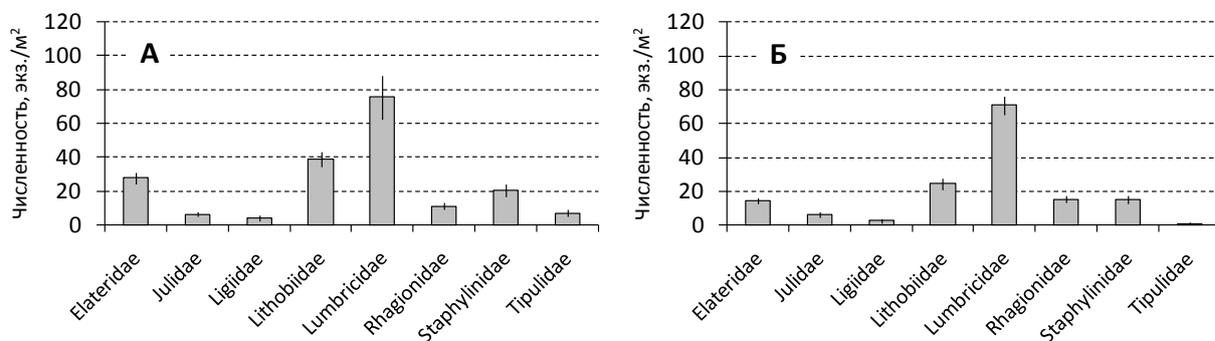


Рисунок 3.17. Численность массовых семейств почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в смешанном лесу: **А** – в июне, **Б** – в августе.

Изотопный состав углерода и азота опада в смешанном лесу не имел сезонных различий и был равен $-28,6 \pm 0,2\%$ и $-1,6 \pm 0,1\%$ соответственно.

Структура изотопного состава собранных почвенных беспозвоночных была сходной с таковой в болотно-лесном экотоне, наблюдался также сходный паттерн сезонных изменений (рис. 3.18). По изотопному составу азота беспозвоночные в каждом месяце четко разделяются на две группы: хищники (жужелицы, стафилины, бродячие пауки, косянки и др.) и сапрофаги

(дождевые черви, личинки Tipulidae, диплоподы) (KW, июнь: $H_{1,269} = 123,5$ $p < 0,001$, август: $H_{2,276} = 120,9$ $p < 0,001$).

В июне группа хищников, несмотря на большое количество входящих в нее видов, была очень компактно расположена по обеим координатным осям (рис. 3.18А). Средние значения изотопного состава углерода и азота варьировали в пределах от $-27,5\text{‰}$ до $-24,4\text{‰}$ ($\delta^{13}\text{C}$) и от $2,6\text{‰}$ до $6,1\text{‰}$ ($\delta^{15}\text{N}$). Наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ ($6,1 \pm 0,4\text{‰}$) были у стафилинов *Rugilus rufipes*. У личинок Rhagionidae также были относительно высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ ($5,3 \pm 0,4\text{‰}$), кроме того, эти личинки двукрылых имели повышенную по сравнению с другими хищниками величину $\delta^{13}\text{C}$. Стафилины *Quedius fuliginosus* и два вида жужелиц (*Patrobis atrorufus* и *Pterostichus nigrita*) имели относительно низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ (менее -27‰). Остальные хищники имели схожий изотопный состав углерода и азота.

Герпетобионтные пауки *P. hygrophilus*, *P. lugubris* (Lycosidae), *Ozyptila trux* и *O. praticola* (Thomisidae), тенетные пауки *C. conica* (Araneidae), жужелицы *P. melanarius*, *P. oblongopunctatus*, проволочники *A. subfuscus*, а также стафилины *Geostiba circellaris*, *Lathrobium longulum* и *Xantholinus tricolor* имели относительно более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (более 4‰). Остальные хищные беспозвоночные: жужелицы *B. unipustulatus*, *C. granulatus*, *C. micropterus*, *P. aethiops* и *P. niger*, стафилины *Anthophagus angusticollis*, тенетные пауки *M. segmentata* и *N. emphana*, пауки-волки *T. spinipalpis*, проволочники *D. marginatus* и костянки *L. curtipes* имели средние значения $\delta^{15}\text{N}$, не превышающие 4‰ . Неожиданно в группе «хищников» оказались типичные сапрофаги, многосвязы *P. denticulatus* ($\delta^{15}\text{N} = 2,9 \pm 0,1\text{‰}$). Причина этого непонятна. Возможно, повышенное содержание ^{15}N связано с особенностями рациона этих диплопод, который мог включать значительную долю микоризного мицелия.

Группа сапрофагов включала дождевых червей тех же трех видов, что и в болотно-лесном экотоне: мокриц *L. hypnorum*, личинок Tipulidae, диплопод *Chromatoiulus rossicus*, *P. denticulatus*, *Schizophilum sabulosum* и *Ommatoiulus sabulosus*, а также коллембол *P. flavescens*. Изотопный состав этих беспозвоночных (без учета *P. denticulatus*) варьировал в пределах от $-27,5\text{‰}$ до $-25,2\text{‰}$ ($\delta^{13}\text{C}$) и от $-2,0\text{‰}$ до $0,3\text{‰}$ ($\delta^{15}\text{N}$). Наименьшие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были у коллембол и диплопод *O. sabulosus*, а диплоподы *C. rossicus* имели более низкие относительно прочих сапрофагов величины $\delta^{13}\text{C}$.

В августе структура изотопного состава массовых видов в группе хищников значительно отличалась от июньской (рис. 3.18Б). На основании значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в ней выделяется три группировки (DFA: $F_{4,394} = 18,2$ $p < 0,001$): (1) $\delta^{13}\text{C} < -27\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} > 3\text{‰}$; (2) $-27\text{‰} < \delta^{13}\text{C} < -26\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} > 3\text{‰}$; (3) $\delta^{13}\text{C} > -26\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} > 2\text{‰}$. В первую группировку вошли стафилины *Lathrobium geminum* и жужелицы *Oxyphilaphus obscurus* и *C. micropterus*, во вторую – три вида пауков-тенетников (*C. conica*, *L. triangularis*, *N. emphana*) и жужелицы *T. secalis*.

Изотопный состав азота беспозвоночных из третьей группировки имел большой разброс средних значений – около 3‰. Наиболее высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ были у пауков-волков *Trochosa terricola* ($5,7 \pm 0,2\text{‰}$) и жуужелиц *P. melanarius* ($5,6 \pm 0,8\text{‰}$), наиболее низкие – у проволочников *D. marginatus* ($3,7 \pm 0,5\text{‰}$) и косянок *L. curtipes* ($3,6 \pm 0,1\text{‰}$). Личинки бекасниц (Rhagionidae) имели достоверно более высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ ($-24,3 \pm 0,2\text{‰}$) по сравнению с прочими хищниками (KW: $H_{1,209} = 26,1$ $p < 0,001$). Остальные беспозвоночные в этой группировке: пауки-волки *P. hygrophilus*, *T. spinipalpis*, тенетные пауки *M. segmentata*, жуужелицы *P. niger*, стафилины *X. tricolor*, *Othius punctulatus* имели сходный изотопный состав. Наиболее низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ были у пауков *F. bucculenta* и жуужелиц *Leistus terminatus*. Это связано, по всей видимости, с преобладанием коллембол в их рационе (для обоих видов в литературе описано питание коллемболами).

Среди сапрофагов, собранных в августе, присутствовали две группы беспозвоночных, различающихся по изотопному составу азота. Более высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ (более -1‰) имели следующие животные: дождевые черви, мокрицы *L. hypnorum*, диплоподы *S. sabulosum* и *P. denticulatus* (этот вид, как и в июне, имел очень высокие для сапрофага средние значения $\delta^{15}\text{N}$ – $2,7 \pm 0,4\text{‰}$). Более низкие (менее -1‰) величины $\delta^{15}\text{N}$ были у двух видов коллембол (*P. flavescens*, *T. vulgaris*) и диплопод *O. sabulosus*.

Сезонные различия структуры изотопного состава беспозвоночных в данном биотопе были обусловлены не только частичной сменой видового состава, но и сезонными различиями ряда видов. Эти отличия были отмечены и у сапрофагов, и у хищников. Среди 22 видов беспозвоночных из данного биотопа, которые были собраны и в июне, и в августе, три вида (все из группы хищников: *C. micropterus*, *P. niger*, *N. emphana*) имели достоверные сезонные различия величин $\delta^{13}\text{C}$ и четыре вида (хищники *M. segmentata* и сапрофаги *D. octaedra*, *D. rubidus*, *L. hypnorum*) – величин $\delta^{15}\text{N}$. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ в июне у *C. micropterus* и *N. emphana* были выше, чем в августе (разница составила 1,0 и 0,6‰ соответственно), в то время как у *P. niger* эта разница имела обратный знак и была равна $-1,2\text{‰}$. Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ у всех вышеупомянутых четырех видов в августе были выше, чем в июне (разница была от $-0,4$ до $-1,5 \text{‰}$). Таким образом, сезонное изменение общей структуры изотопного состава сообщества почвенных беспозвоночных в данном биотопе обусловлено преимущественно сменой видового состава и в значительно меньшей степени связано с сезонными изменениями изотопного состава некоторых видов.

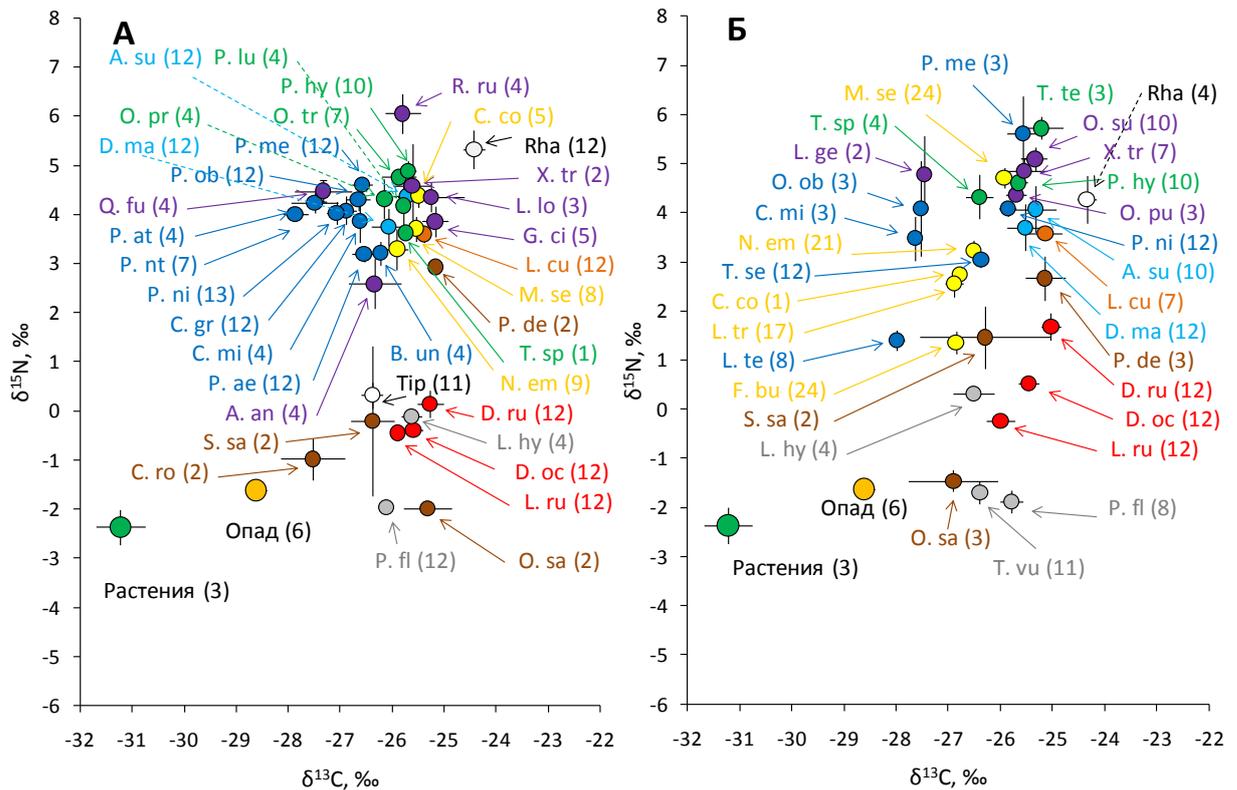


Рисунок 3.18. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в смешанном лесу в июне (**А**) и в августе (**Б**). В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Смешанный лес с преобладанием ели

Вертикальное распределение почвенной мезофауны и его сезонные изменения были сходными с таковыми в смешанном лесу и в болотно-лесном экотоне (рис. 3.19). Однако, уменьшение численности населения подстилки в августе было не таким выраженным, как в смешанном лесу. Кроме того, общая численность в подстилке и верхнем почвенном слое были значительно выше в данном модельном биотопе, чем в предыдущем: обилие почвенной мезофауны в верхнем почвенном слое составило 132 ± 16 экз./м² в июне и 150 ± 12 экз./м² в августе, в подстилке – соответственно 145 ± 13 экз./м² и 117 ± 8 экз./м². Нижний почвенный слой был слабо заселен, численность беспозвоночных в нем была равна 11 ± 5 экз./м² в июне и 2 ± 1 экз./м² в августе.

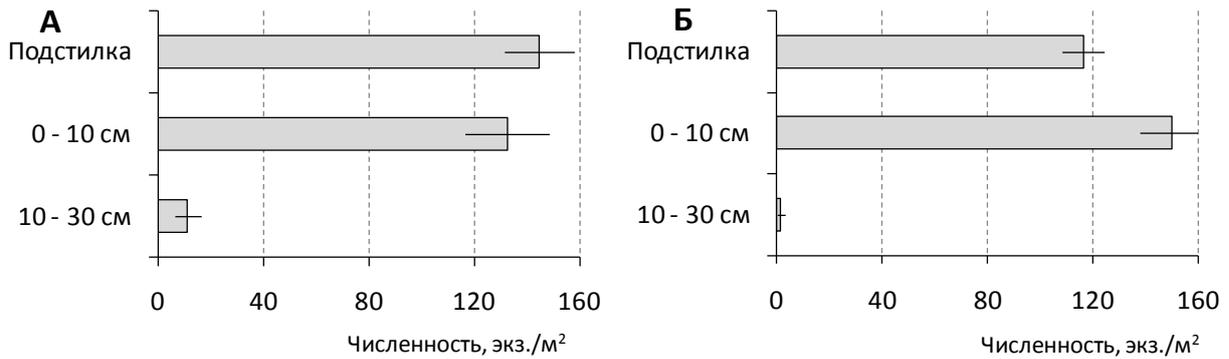


Рисунок 3.19. Вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в смешанном лесу с преобладанием ели: **А** – в июне, **Б** – в августе.

Соотношение обилия основных семейств почвенной мезофауны в данном биотопе, в отличие от предыдущих, имело незначительную сезонную динамику (рис. 3.20). Доминирующие группы: стафилины, дождевые черви и косянки – не имели выраженных различий обилия в июне и в августе. Лишь для проволочников было отмечено уменьшение численности в августе по сравнению с июнем с 35 ± 9 до 14 ± 7 экз./м². Остальные группы не имели значительных сезонных различий обилия, но в августе обычно чаще встречались в почвенных пробах (за исключением личинок Tipulidae).

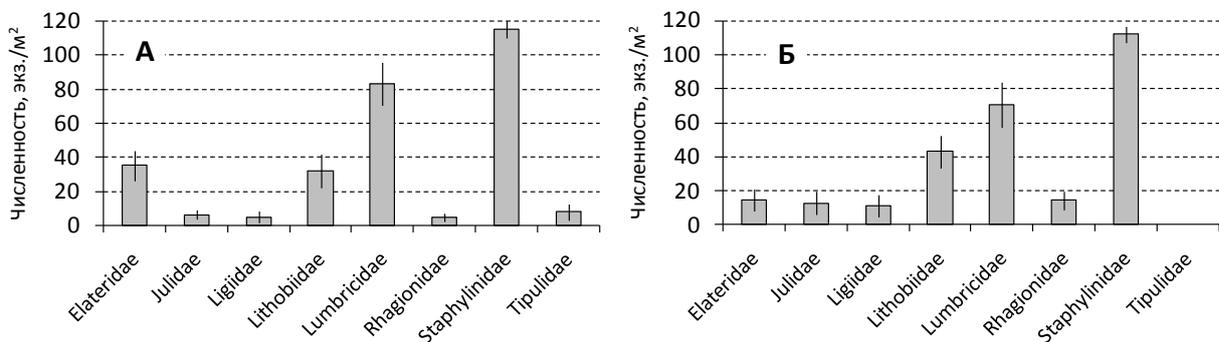


Рисунок 3.20. Численность массовых семейств почвенных беспозвоночных (экз./ м²) в смешанном лесу с преобладанием ели: **А** – в июне, **Б** – в августе.

Изотопный состав углерода и азота опада в данном биотопе не имел сезонных различий и составил $-28,0 \pm 0,1\%$ и $-2,7 \pm 0,3\%$ соответственно. Структура изотопного состава собранных почвенных беспозвоночных достаточно сильно отличалась от предыдущих пробных площадей (рис. 3.21). Тем не менее, сапрофаги и хищники достоверно различались по изотопному составу азота (KW: июнь $H_{1,97} = 60,9$ $p < 0,001$, август $H_{1,98} = 41,9$ $p < 0,001$).

В июне в группе хищников по величинам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ выделяются три группировки беспозвоночных (DFA: $F_{4,124} = 28,0$ $p < 0,001$): (1) $\delta^{13}\text{C} < -26\%$, $3\% < \delta^{15}\text{N} < 4,5\%$; (2) $\delta^{13}\text{C} > -26\%$, $\delta^{15}\text{N} > 4\%$; (3) $\delta^{13}\text{C} > -26,5\%$, $\delta^{15}\text{N} < 3,5\%$. Первую группировку составили жужелицы *C.*

granulatus, *P. melanarius*, *P. niger*, *P. oblongopunctatus*, пауки-крабы *O. trux*, тенетные пауки-пигмеи *N. peltata*. Во вторую группировку вошли пауки-волки *P. hygrophilus*, стафилины *Anthophagus angusticollis*, *Lathrobium longulum*, *Othius subuliformis*, *X. tricolor*, а также тенетные пауки *C. conica* и *M. segmentata*. В третьей группировке многоножки *L. curtipes* и личинки *Rhagio* имели более высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с прочими хищниками: жужелицами *B. unipustulatus*, *P. aethiops*, проволочниками *D. marginatus* и *A. subfuscus*, пауками-тенетниками *N. emphana*, стафилинами *G. circellaris* и *O. punctulatus*.

Сапрофаги, собранные в июне, по изотопному составу азота разделяются на группу крупных почвенных сапрофагов (дождевые черви *D. octaedra*, *D. rubidus*, *L. rubellus*, личинки Tipulidae, мокрицы *L. hypnorum*, диплоподы *P. denticulatus*) и группу коллембол (KW: $H_{1,30} = 18,3$ $p < 0,001$). Среди крупных сапрофагов относительно более высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ были у Tipulidae ($0,7 \pm 0,2\%$), *L. hypnorum* ($0,4 \pm 0,2\%$) и *P. denticulatus* ($0,4 \pm 0,2\%$), наибольшие значения $\delta^{13}\text{C}$ отмечены у *L. rubellus* ($-24,6 \pm 0,1\%$). Коллемболы *Isotoma viridis* ($\delta^{13}\text{C} = -27,0 \pm 0,1\%$) и *Orchesella flavescens* ($\delta^{13}\text{C} = -26,9 \pm 0,4\%$) были более чем на 1 промилле смещены влево по оси значений $\delta^{13}\text{C}$ относительно коллембол *P. flavescens* ($\delta^{13}\text{C} = -25,9 \pm 0,1\%$). В целом разброс величин $\delta^{13}\text{C}$ в группе сапрофагов составил $2,3\%$ (от $-26,9\%$ до $-24,6\%$).

В августе в группе хищников наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были у стафилинов *Q. fuliginosus* ($5,0 \pm 0,4\%$), *O. subuliformis* ($4,9 \pm 0,3\%$) и пауков-волков *P. hygrophilus* ($4,9 \pm 0,2\%$). Коротконадкрылые жуки *Q. fuliginosus* имели более низкие относительно прочих хищников величины $\delta^{13}\text{C}$ ($-27,2 \pm 0,4\%$). Среди остальных хищников высокие средние величины $\delta^{15}\text{N}$ (от $2,9$ до $4,3\%$) были у тенетных пауков *M. segmentata*, стафилинов *O. punctulatus*, *X. tricolor*, пауков-крабов *O. trux*, личинок рода *Rhagio*, жужелиц *P. niger*, проволочников *A. subfuscus* и костянок *L. curtipes*. Разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ у этих животных составил $1,7\%$ (от $-25,8$ до $-24,1\%$), при этом наивысшие значения $\delta^{13}\text{C}$ ($-24,1 \pm 0,1\%$) были у личинок бекасниц. Тенетные пауки *F. bucculenta*, *L. triangularis*, *N. emphana* и жужелицы *L. terminatus* и *T. secalis* имели более низкие относительно прочих хищников средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (DFA: $F_{2,65} = 59,0$ $p < 0,001$).

Группа сапрофагов в августе имела достаточно большой разброс изотопного состава азота – $4,7\%$ (от $-2,5$ до $2,2\%$). Коллемболы *P. flavescens* ($\delta^{13}\text{C} = -26,0 \pm 0,3\%$, $\delta^{15}\text{N} = -2,5 \pm 0,2\%$) и *T. vulgaris* ($\delta^{13}\text{C} = -26,0 \pm 0,2\%$, $\delta^{15}\text{N} = -2,4 \pm 0,2\%$) достоверно отличались по величинам $\delta^{15}\text{N}$ от крупных сапрофагов (KW: $H_{1,30} = 17,0$ $p < 0,001$). Наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ среди сапрофагов были у дождевого червя *D. rubidus* ($2,2 \pm 0,5\%$). Диплоподы *P. denticulatus*, *Polyzonium germanicum* и дождевые черви *L. rubellus* имели сходный изотопный состав углерода и азота. Мокрицы *L. hypnorum* характеризовались более низкими величинами $\delta^{13}\text{C}$ ($-25,5 \pm 0,2\%$)

и $\delta^{15}\text{N}$ ($-0,3 \pm 0,1\%$). У дождевых червей *D. osteadra* были наиболее низкие среди крупных сапрофагов средние значения $\delta^{15}\text{N}$ ($-1,4 \pm 0,1\%$).

Сезонные различия структуры изотопного состава сообщества почвенных беспозвоночных в данном биотопе были весьма сильно выражены. Однако из 17 видов, собранных и в июне, и в августе, лишь два имели достоверные различия изотопного состава углерода или азота. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ отличались у тенетных пауков-пигмеев *N. emphana* (KW: $H_{1,12} = 4,9$ $p = 0,027$), а мокрицы *L. hyrporum* имели достоверные сезонные различия величин $\delta^{15}\text{N}$ (KW: $H_{1,7} = 4,5$ $p = 0,034$). Таким образом, в данном биотопе основной вклад в сезонные изменения изотопной структуры сообщества внесла смена видового состава.

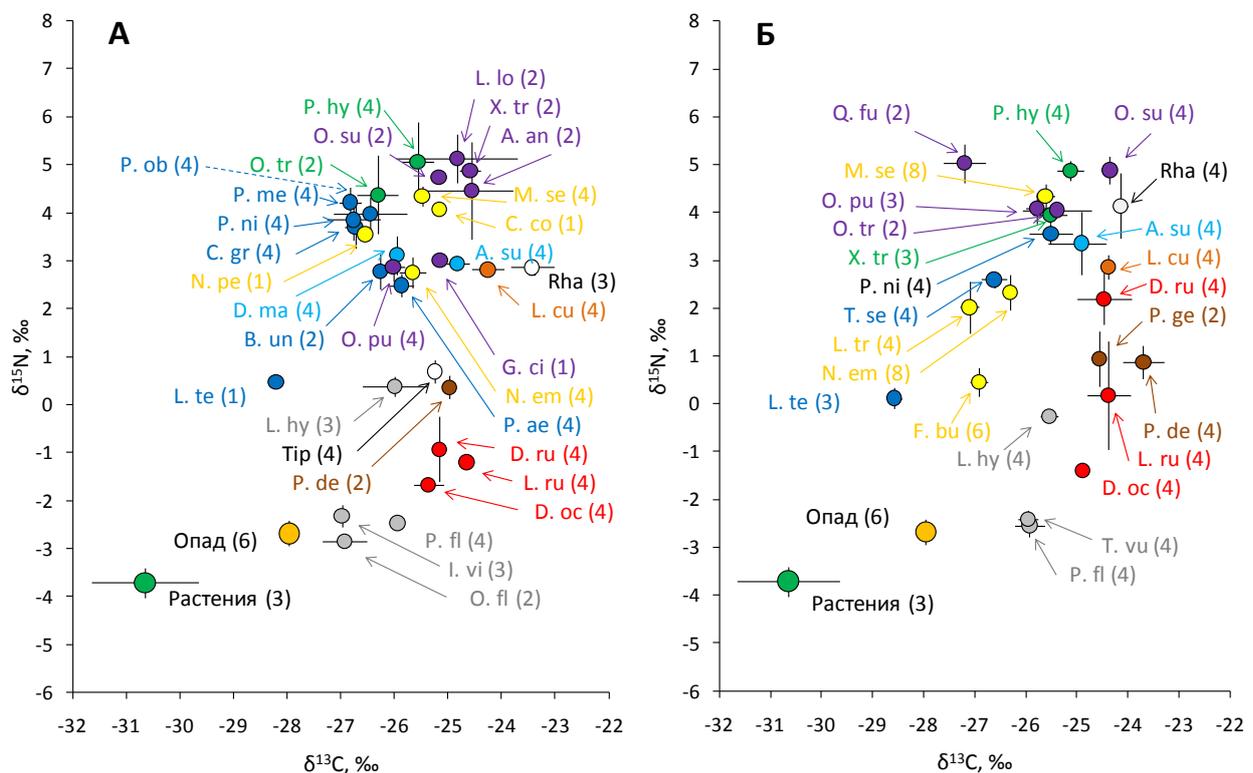


Рисунок 3.21. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) почвенных беспозвоночных в смешанном лесу с преобладанием ели в июне (А) и в августе (Б). В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

3.3. Печоро-Ильчский заповедник

Почвенные учеты в данном регионе проводились не в «фоновых» участках леса, а в четырех типах микросайтов, образованных елью сибирской: подкroновом пространстве, межкroновом пространстве, бугре вывала и яме вывала.

В результате почвенных учетов и применения ловушек Барбера было собрано 2106 представителей почвенной макрофауны. Собранные животные принадлежали к 62 видам, относящимся к 40 семействам из трёх классов беспозвоночных: насекомые (Insecta), паукообразные (Arachnida), губоногие многоножки (Chilopoda).

Средняя численность почвенной макрофауны в трёх типах леса составила 109 ± 16 , 86 ± 12 и 121 ± 17 экз./м² в пихто-ельниках высокотравном, крупнопапоротниковом и чернично-зеленомошном соответственно. Численность макрофауны в четырех типах микросайтов имела статистически значимые различия внутри каждого лесного сообщества (рис. 3.22). Во всех исследованных типах леса наименьшая численность отмечена в западинах: в пихто-ельнике крупнопапоротниковом 59 ± 15 экз./м², в остальных типах леса менее 50 экз./м². На буграх высокая численность почвенной макрофауны отмечена в пихто-ельнике высокотравном (126 ± 30 экз./м²), в остальных типах леса по обилию почвенного населения этот микросайт был сравним с западинами. Подкروновые и межкروновые пространства были наиболее заселенными микросайтами в пихто-ельниках высокотравном и чернично-зеленомошном и не имели в этих типах леса статистически значимых различий. Наибольшего обилия почвенные беспозвоночные достигали в подкроновом (192 ± 36 экз./м²) и межкроновом (182 ± 31 экз./м²) микросайтах пихто-ельника чернично-зеленомошного. В пихто-ельнике крупнопапоротниковом численность почвенной макрофауны статистически значимо различалась в подкроновом (162 ± 24 экз./м²) и межкроновом (54 ± 11 экз./м²) пространстве. Наиболее заселенным слоем почвы была подстилка, в которой численность почвенной макрофауны составила в среднем 77 ± 7 экз./м², наименее заселенным был слой 10-25 см (10 ± 5 экз./м²). Численность макрофауны в слое 0-10 см была в среднем равна 22 ± 6 экз./м².

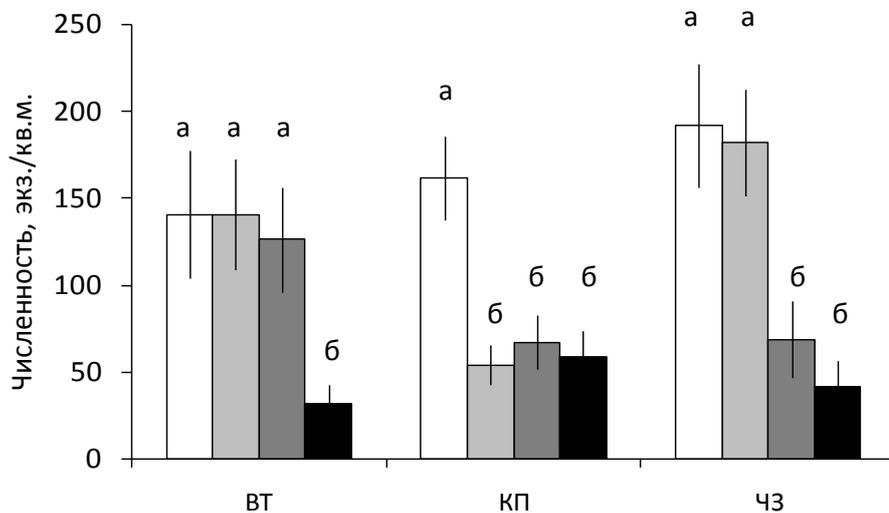


Рисунок 3.22. Обилие почвенной макрофауны в четырёх типах микросайтов трёх модельных сообществ. Белым цветом обозначено подкroновое пространство, светло-серым – межкroновое, темно-серым – бугор вывала, чёрным – западина. Аббревиатурами обозначены пихто-ельники высокотравный (BT), крупнопапоротниковый (KP), чернично-зеленомошный (CZ). Разными буквами обозначены статистически значимые различия средних значений обилия макрофауны в разных микросайтах в пределах каждого типа леса (HSD test, $p < 0,05$). Полосы погрешности показывают стандартную ошибку средней (SE, $n = 10$).

Динамическая плотность наземных беспозвоночных была сходна в высокотравном и крупнопапоротниковом и несколько выше в чернично-зеленомошном пихто-ельнике. Наибольшая динамическая плотность хищных подстилочных беспозвоночных наблюдалась в подкрановом пространстве, достигая 375 экз./100 лов.-сут. в пихто-ельнике чернично-зеленомошном (рис. 3.23). Достаточно высокая активность хищников была отмечена в межкрановом пространстве (до 119 экз./100 лов.-сут. в пихто-ельнике крупнопапоротниковом), однако в каждом исследованном сообществе она была ниже, чем в подкрановом пространстве. На буграх была отмечена наименьшая активность подстилочных хищников, ни в одном из типов леса она не превышала 40 экз./100 лов.-сут. Динамическая плотность подстилочных хищников в западинах в пихто-ельнике чернично-зеленомошном достигала 130 экз./100 лов.-сут., в то время как в двух остальных типах леса не превышала 50 экз./100 лов.-сут.

Среди пауков-герпетобионтов был выявлен доминант *Pardosa eiseni* (около 50% всех пойманных в ловушки Барбера пауков). Особи этого крупного вида были наименее активны на буграх (рис. 3.23). Среди остальных собранных видов пауков наблюдался сходный характер распределения средних значений динамической плотности по микросайтам: наиболее активны пауки были в подкрановом пространстве (более 80 экз./100 лов.-сут.), в то время как на буграх и в западинах они встречались значительно реже (менее 20 экз./100 лов.-сут.). В межкрановом пространстве динамическая плотность пауков была заметно выше, чем на буграх и в западинах.

Для двух собранных видов хищных многоножек (*Lithobius proximus*, *L. curtipes*) наименьшие значения динамической плотности были отмечены в буграх и западинах (в среднем для трех типов леса $2,0 \pm 0,5$ экз./100 лов.-сут.). В подкрановом пространстве динамическая плотность этих беспозвоночных была равна в среднем $13,3 \pm 4,2$ экз./100 лов.-сут., в межкрановом – $8,8 \pm 3,6$ экз./100 лов.-сут. (рис. 3.23).

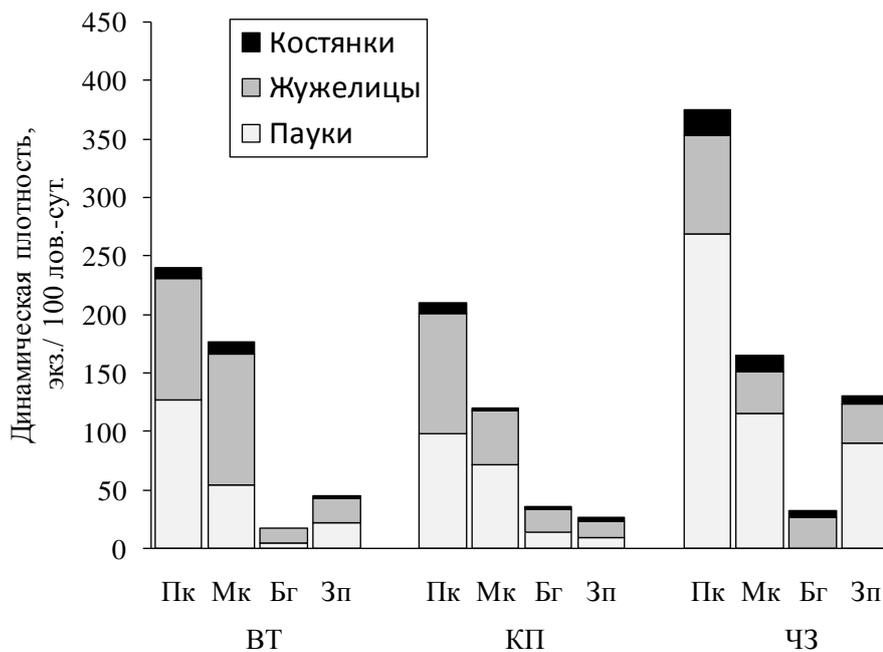


Рисунок 3.23. Динамическая плотность подстилочных хищных беспозвоночных. Аббревиатурами в верхнем ряду под осью X обозначены микросайты: подкроновый (Пк), межкроновый (Мк), бугор (Бг) и западина (Зп) вывала.

В пихто-ельнике чернично-зеленомошном преобладали жужелицы *Amara brunnea* (40%), а в пихто-ельнике высокотравном доминировали коллемболофаги *Leistus terminatus* (24%). Для всего комплекса собранных видов жужелиц было зафиксировано устойчивое отличие динамической плотности в межкроновом (197 ± 25 экз./100 лов.-сут.) и подкроновом (305 ± 34 экз./100 лов.-сут.) пространствах.

Подробное сравнение представленности основных трофических групп почвенных беспозвоночных в сходных микросайтах из разных типов лесных сообществ было возможно лишь для подкронового и межкронового пространств, так как численность почвенной макрофауны на буграх и в западинах часто не превышала 50 экз./м² (то есть четыре – пять животных в каждой почвенной пробе). Соотношение обилия основных трофических групп почвенного населения в подкроновых микросайтах было сходным в пихто-ельниках крупнопапоротниковом и чернично-зеленомошном, в то время как в пихто-ельнике высокотравном доля хищников была выше (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Соотношение обилия трофических групп почвенных беспозвоночных (в %) в подкрановом (Пк) и межкрановом (Мк) микросайтах в трёх типах леса. Сокращения типов леса как на рисунке 1. Приведены средние значения и стандартная ошибка, n = 10.

Тип лесного сообщества	Тип микросайта	Хищники	Миксофаги	Сапрофаги	Фитофаги
ВТ	Пк	74±6	17±4	5±3	4±3
	Мк	66±5	25±5	9±3	0
КП	Пк	57±6	26±3	14±4	3±2
	Мк	55±11	32±11	13±6	0
ЧЗ	Пк	56±10	37±8	5±3	2±2
	Мк	30±7	61±8	8±3	1±1

Межкрановое и подкрановое пространства имели значительные различия трофической структуры во всех типах леса (табл. 3.1). В межкрановом пространстве трофическая структура сильно варьировала в разных типах леса, в то время как в подкрановом пространстве эти различия были менее выражены. В межкрановом пространстве пихто-ельника чернично-зеленомошного преобладали полифаги (57%), в высокотравном и крупнопапоротниковом типах леса – хищники (64 и 53% соответственно), а доля полифагов составила 21%. Ризофаги встречались единично лишь в пихто-ельнике чернично-зеленомошном (около 1% от общей численности почвенной макрофауны), в остальных типах леса представители этой трофической группы отсутствовали (табл. 3.1).

Подкрановое пространство и бугры имели значительные различия трофической структуры сообщества почвенных беспозвоночных в подстилочном и почвенном слоях, хотя в межкрановом микросайте трофическая структура в этих слоях была сходной (рис. 3.24). Ризофаги были более обильны в почве, чем в подстилке. В западинах, не имевших сформированного слоя подстилки, была отмечена высокая относительная численность сапрофагов (30%).

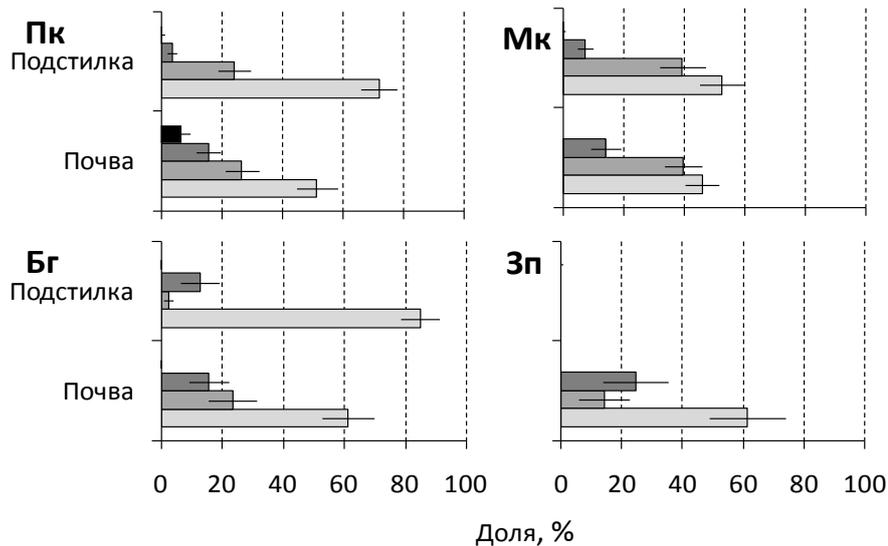


Рисунок 3.24. Соотношение обилия трофических групп почвенных беспозвоночных в подстилке и почве в разных типах микросайтов (объединенные данные по трем типам леса). В западине сформированного слоя подстилки не было. Светло-серым обозначены хищники, серым – полифаги, темно-серым – сапрофаги, черным – фитофаги. $n = 10$.

Изотопный анализ тканей пяти видов активно перемещающихся подстилочных хищников не выявил достоверных различий у животных в подкروновом и межкroновом микросайтах в трех типах леса (рис. 3.25). Наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были отмечены у жуличиц-миксозоофагов *P. oblongopunctatus* ($6,5 \pm 0,3\text{‰}$ в межкroновом микросайте), наименьшие – у жуличиц-коллемболофагов *L. terminatus* ($3,4 \pm 0,2\text{‰}$ в подкroновом микросайте, $3,6 \pm 0,2\text{‰}$ в межкroновом). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ косянок *L. proximus* ($3,4 \pm 0,2\text{‰}$ в подкroновом микросайте и $4,6 \pm 0,2\text{‰}$ в межкroновом) были примерно на $1,5\text{‰}$ ниже, чем у пауков-волков *P. eiseni* ($5,8 \pm 0,2\text{‰}$ и $6,0 \pm 0,2\text{‰}$ в подкroновом и межкroновом микросайтах соответственно). Изотопный состав углерода в жуличцах был сходным ($\delta^{13}\text{C}$ около -27‰), в то время как пауки-волки и косянки *L. proximus* имели более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$.

Сравнение средних значений $\delta^{15}\text{N}$ подстилочных хищников (рис. 3.26А) выявило наличие двух трофических групп: коллемболофагов с величиной $\delta^{15}\text{N} < 5,0$ (*L. terminatus* и *L. proximus*) и хищников-генералистов с величиной $\delta^{15}\text{N} > 5,0$ (*P. oblongopunctatus*, *C. micropterus*, *P. eiseni*) (KW: $H_{1,30} = 20,5$ $p < 0,001$). Динамическая плотность представителей этих групп также статистически значимо различалась (KW: $H_{1,30} = 15,8$ $p = 0,001$). Представители первой группы ($\delta^{15}\text{N}$ от 3 до 5‰) имели низкую динамическую плотность (в большинстве случаев от 1 до 5 экз./100 лов.-сут. за исключением *L. terminatus* в пихто-ельнике высокотравном). Все представители второй группы ($\delta^{15}\text{N}$ от 5 до 7‰) имели значительно более высокую динамическую плотность (от 12 до 140 экз./100 лов.-сут.).

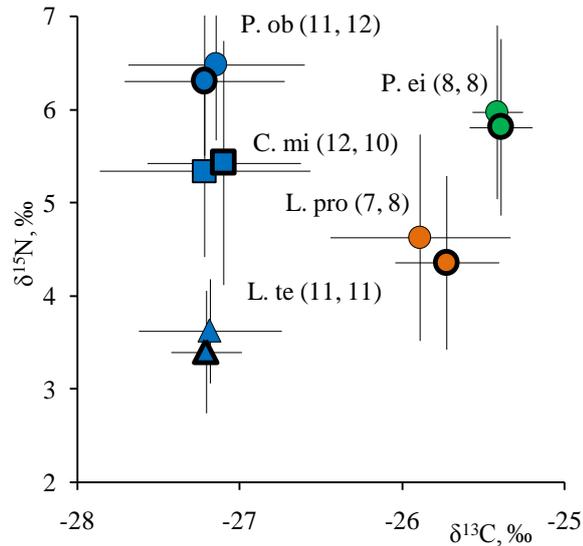


Рисунок 3.25. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) тканей четырех видов хищных беспозвоночных. Жирной рамкой отмечены образцы, собранные в подкрановом микросайте (n = первое число в скобках), тонкой – в межкрановом (n = второе число в скобках). Объединенные данные по трем типам леса. Полосы погрешности показывают стандартное отклонение (SD). Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

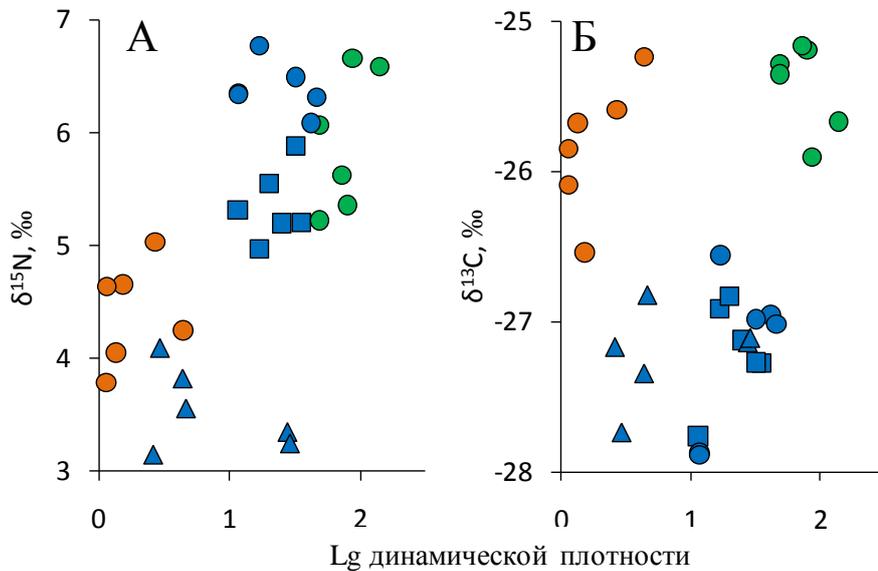


Рисунок 3.26. Взаимосвязь динамической плотности и изотопного состава (А - $\delta^{15}\text{N}$; Б - $\delta^{13}\text{C}$) пяти видов хищных беспозвоночных в трех типах лесных сообществ. Обозначения видов: оранжевые круги – *L. proximus*, зеленые круги – *P. eiseni*, синие круги – *P. oblongopunctatus*, синие квадраты – *C. micropterus*, синие треугольники – *L. terminatus*. По оси Y отложены средние величины $\delta^{15}\text{N}$ или $\delta^{13}\text{C}$ ($n = 4$) животных в подкрановом и межкрановом пространстве в пределах каждого типа лесного сообщества.

Сопоставление величин $\delta^{13}\text{C}$ и данных учетов динамической плотности выявило устойчивую разницу между представителями семейств почвенных беспозвоночных: Lithobiidae ($\delta^{13}\text{C} > -26,5\%$, динамическая плотность < 10 экз./100 лов.-сут), Lycosidae ($\delta^{13}\text{C} > -26,5\%$, динамическая плотность > 32 экз./100 лов.-сут.) и Carabidae ($\delta^{13}\text{C} < -26,5\%$) (рис. 3.26Б). Таксономические группы статистически значимо отличались как по средним значениям $\delta^{13}\text{C}$ (KW: $H_{1,30} = 21,3$ $p < 0,001$), так и по динамической плотности (KW: $H_{1,30} = 21,1$ $p < 0,001$).

3.4. Черноголовская биостанция

Исследование было предпринято в рамках полевого эксперимента по оценке роли корневых выделений ели европейской в энергетике почвенных беспозвоночных (см. раздел 4.3). В отличие от сборов в предыдущих регионах, в данном локалитете беспозвоночные собраны на участках, условия в которых были незначительно изменены и поэтому отличались от естественных (см. раздел 2.2). Кроме того, так как в исследованных сообществах часть беспозвоночных имела повышенную концентрацию ^{13}C в тканях (из-за внесенной метки), для анализа трофической структуры были отобраны только те экземпляры, которые не имели метки. Отбор проводился путем поиска аутлайеров среди величин $\delta^{13}\text{C}$ в каждом семействе проанализированных животных.

В результате почвенных учетов на модельном полигоне, расположенном на Черноголовской биостанции, было собрано 1555 представителей почвенной мезофауны. Пойманные беспозвоночные принадлежали к 87 видам, относящимся к 38 семействам из четырех классов: малощетинковые черви (Oligochaeta), насекомые (Insecta), паукообразные (Arachnida), губоногие многоножки (Chilopoda). Средняя численность почвенной мезофауны составила 517 ± 26 экз./м². Численность почвенных беспозвоночных представлена в таблице 7 Приложения.

Соотношение обилия трофических групп в исследованных биотопах отличалось в почвенном слое и в подстилке (рис. 3.27). В подстилке преобладали хищники, их относительная численность была равна $53 \pm 7\%$. Доля сапрофагов составила $37 \pm 6\%$, наименьшая относительная численность была у фитофагов (растительноядные клопы из семейства Lygaeidae) – $10 \pm 2\%$, миксофаги в подстилке отсутствовали. В почвенном слое преобладали сапрофаги ($42 \pm 10\%$) и хищники ($36 \pm 4\%$). Доля миксофагов была равна $13 \pm 2\%$, доля фитофагов (личинок Curculionidae) составила $9 \pm 1\%$.

Сравнение структуры сообщества почвенных беспозвоночных на основании численности и на основании биомассы позволяет заключить, что среди фитофагов и миксофагов (в данном случае клопов, проволочников и личинок долгоносиков) встречается много относительно крупных (с большой массой) и малочисленных видов. Напротив,

сапрофаги в данном биотопе обладали высокой численностью и небольшими размерами (в основном это были личинки двукрылых). В связи с этим трофическая структура, рассчитанная на основании биомассы, содержит значительно больший вклад миксофагов и фитофагов, чем рассчитанная на основании численности собранных видов (рис. 3.27).

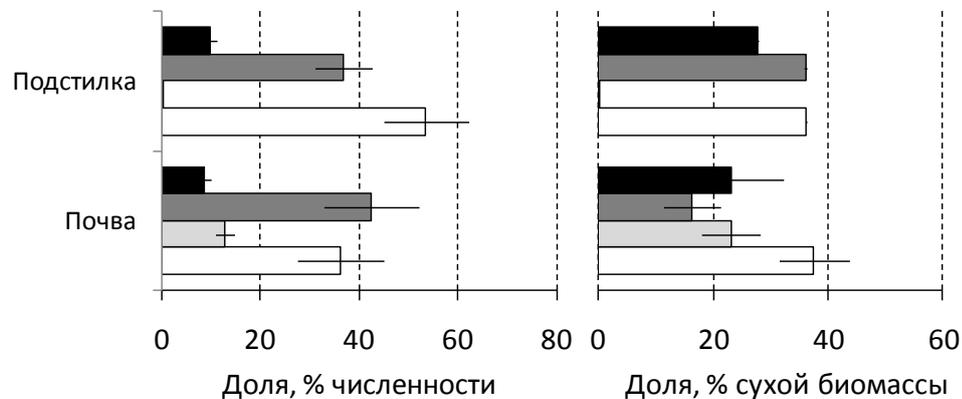


Рисунок 3.27. Соотношение обилия трофических групп почвенных беспозвоночных в подстилке и почве на Черноголовской биостанции. Белым цветом обозначены хищники, серым – полифаги, темно-серым – сапрофаги, черным – фитофаги. $n = 48$.

Вертикальное распределение почвенной мезофауны (по численности) значительно отличалась от такового в других районах исследований (рис. 3.28). Наиболее населенным здесь оказался подстилочный слой (337 ± 31 экз./м²), кроме того, нижний почвенный слой имел достаточно высокую общую численность мезофауны – 52 ± 7 экз./м². Обилие же беспозвоночных в верхнем почвенном слое было сходно, например, с лесными биотопами в Полистовском заповеднике. Высокая численность мезофауны в подстилке связана, прежде всего, с обилием личинок мух-толстоножек (сем. Bibionidae) и косянок. Суммарная численность этих двух групп составила более 250 экз./м² (рис. 3.29). Высокую численность имели также стафилины (53 ± 8 экз./м²). Высокая биомасса, помимо личинок *Bibio* sp. (145 ± 9 сух. мг/м²), была характерна для личинок жуков из семейств Cantharidae, Elateridae и Carabidae (более 90 сух. мг./м²), а также для косянок (79 ± 17 сух. мг./м²).

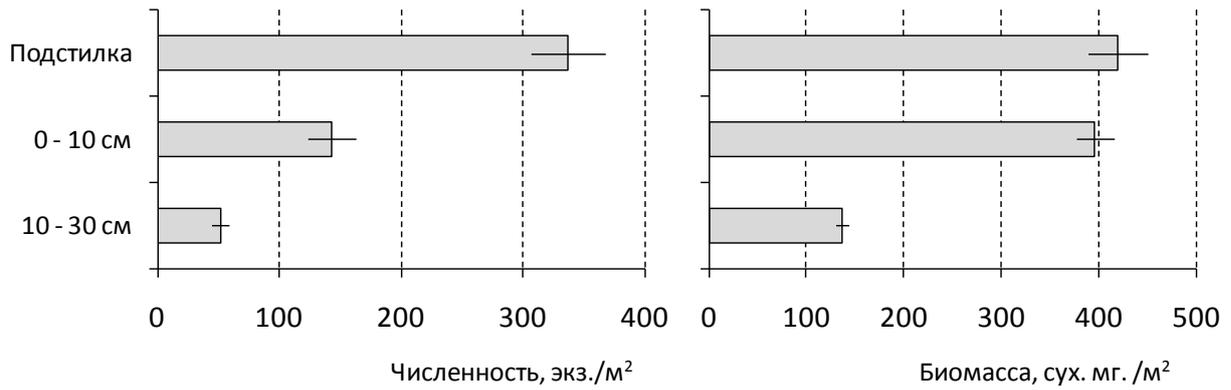


Рисунок 3.28. Вертикальное распределение численности и биомассы почвенных беспозвоночных на Черноголовской биостанции.

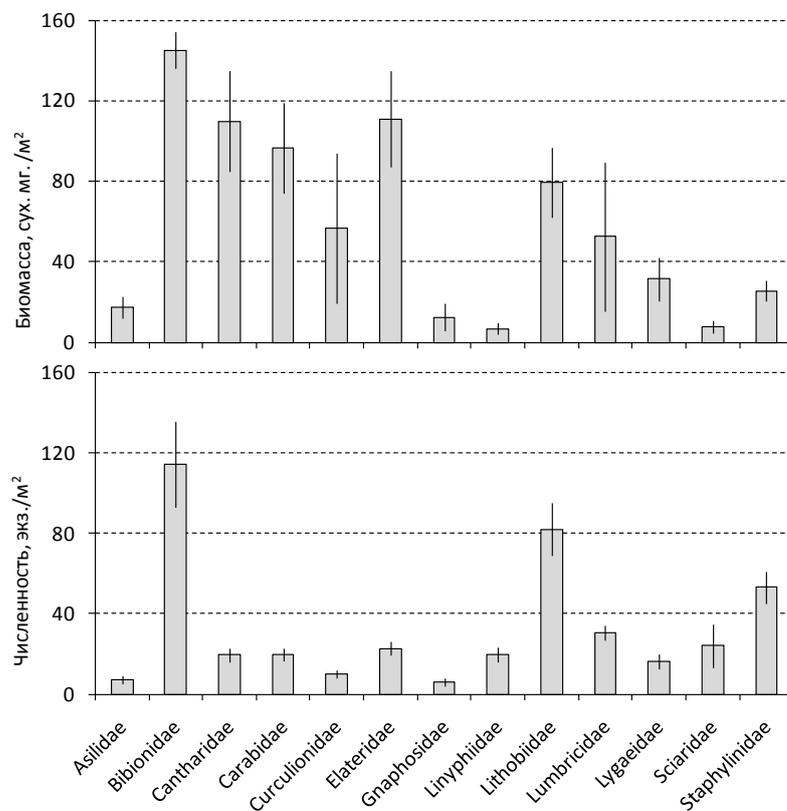


Рисунок 3.29. Численность и биомасса массовых семейств почвенных беспозвоночных в подзолистой почве смешанного леса Черноголовской биостанции.

Изотопный состав углерода и азота в опаде был равен $-28,9 \pm 0,1\%$ и $-2,5 \pm 0,1\%$ соответственно (рис. 3.30). Среди собранных беспозвоночных разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ составил 3,5‰ (от $-28,3\%$ до $-24,8\%$), разброс средних значений $\delta^{15}\text{N}$ был значительно больше и составил 9,3‰ (от $-2,3\%$ до 7‰). По совокупности двух параметров – численности и величинам $\delta^{15}\text{N}$ – выделяется группа хищников, имеющих наиболее высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ (от 4,3‰ до 7,0‰) и низкую (менее 5 экз./м²) численность. В ее состав вошли преимущественно пауки (**Linyphiidae**: *Centromerus brevivulvatus*, *C. sylvaticus*, *Hilaira nubigena*,

Minyriolus pusillus, *Robertus scoticus*, *Tapinocyba pallens*, *Walckenaeria cucullata*; **Gnaphosidae**: нимфы *Gnaphosa* sp., *Gnaphosa bicolor*, нимфы *Haplodrassus* sp.; нимфы **Theridiidae**; **Lycosidae**: нимфы *Lycosidae*, нимфы *Pirata* sp., нимфы *Pardosa* sp., нимфы *Trochosa* sp.), а также землянки *P. ferrugineum* (Geophilidae), которые имели наименьшие в этой группе величины $\delta^{15}\text{N}$ ($4,3 \pm 0,2\%$). Эти беспозвоночные имели достоверные отличия изотопного состава азота от прочих проанализированных животных (MW: U = 13463, Z = -11,08, p < 0,001). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в этой группе варьировали достаточно сильно – от $-27,1 \pm 0,4\%$ у *Pardosa* sp. до $-25,2 \pm 0,6\%$ у *C. brevivulvatus*.

Следующую группу формирует большое количество видов хищников 1–го порядка, имеющих сходный изотопный состав азота – от $2,6\%$ до $3,8\%$ и весьма широкий разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ (от $-28,0\%$ до $-25,3\%$), сопоставимый с общим по сообществу разбросом. В данной группе наиболее высокая численность была в основном у видов, занимающих крайние позиции относительно прочих почвенных беспозвоночных на плоскости ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$). Жуки-стафилины, пауки-крабы *O. trux* и личинки ктырей (Asilidae) имели наибольшие в группе величины $\delta^{15}\text{N}$ (более $3,5\%$), достаточно низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ (менее $-26,5\%$) и значительную численность (от 5 до 10 экз./м²). Костянки *L. curtipes*, проволочники *D. marginatus* и *S. aeneus* имели наиболее низкие в группе величины $\delta^{15}\text{N}$ и высокие средние значения $\delta^{13}\text{C}$ (больше -26%). Численность проволочников *D. marginatus* и *S. aeneus* была равна соответственно 6 ± 2 и 7 ± 5 экз./м², обилие костянок составило 82 ± 13 экз./м². Численность нимф Linyphiidae формально была высокой (20 ± 4 экз./м²). Однако, так как они не были определены до рода или вида, сравнивать эту обобщенную численность с численностью отдельных видов было бы некорректно. Помимо перечисленных таксонов, в данную группу вошли следующие беспозвоночные: герпетобионтные пауки из ряда семейств (**Gnaphosidae**: нимфы *Zelotes* sp.; **Hahniidae**: *Hahnia ononidum*, *H. pusilla*, нимфы *Hahnia* sp.; **Linyphiidae**: *Macrargus carpenteri*; нимфы **Salticidae**; **Theridiidae**: нимфы *Episinus* sp., *Euryopis flavomaculata*; **Thomisidae**: нимфы *Xysticus* sp.), гамазовые клещи, крупные почвенные нематоды, личинки верблюдонок *Rhaphidia* sp. (Rhaphidiidae), проволочники *Athous niger*, *A. subfuscus*, *Selatosomus impressus*.

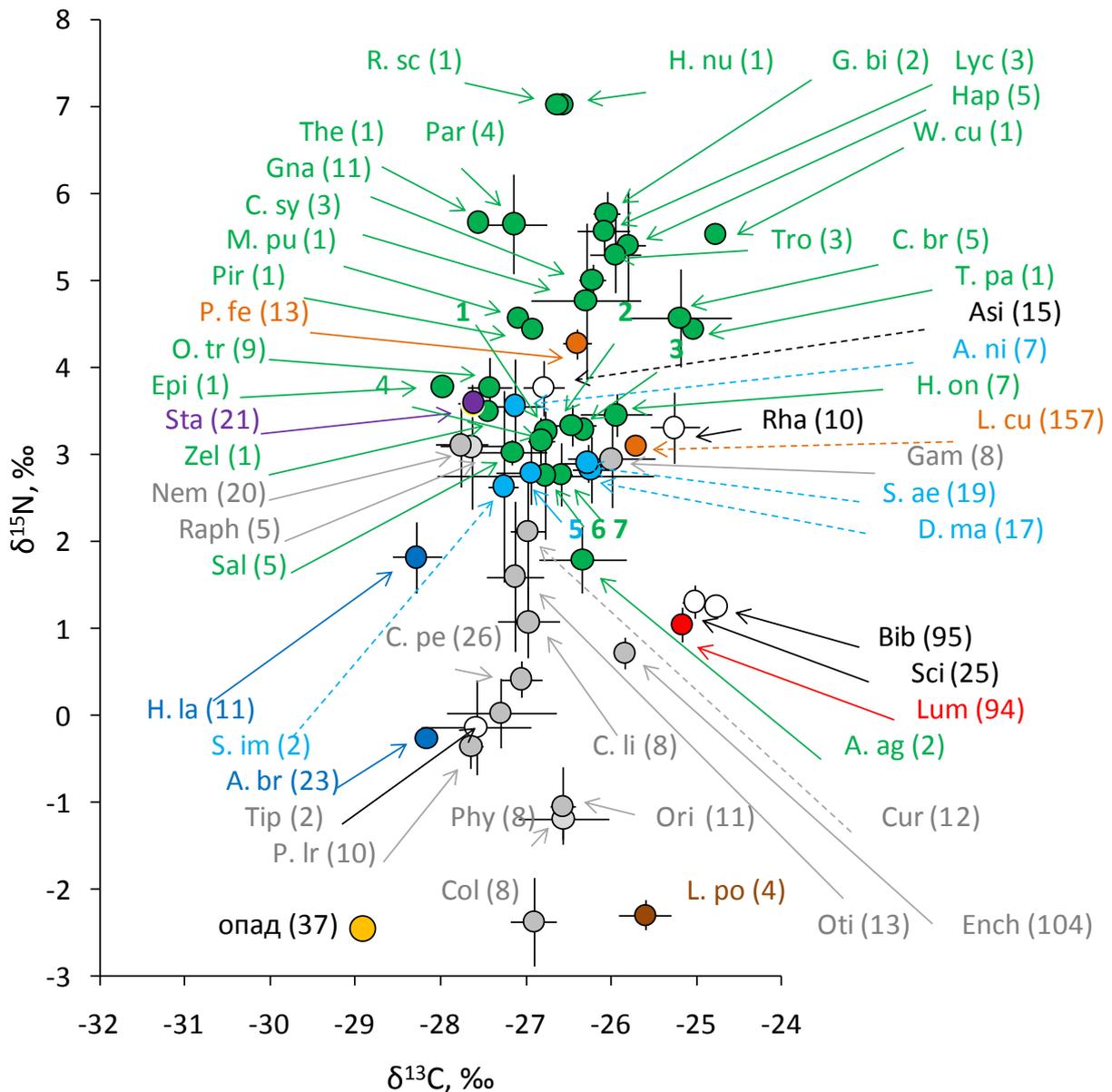


Рисунок 3.30. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) и численность (экз./м²) почвенных беспозвоночных в почве Черноголовской биостанции. Цифрами обозначены: 1 – *Hahnia pusilla*, 2 – нимфы *Hahnia* sp., 3 – *Macrargus carpenteri*, 4 – нимфы *Linyphiidae*, 5 – *Athous subfuscus*, 6 – нимфы *Hysticus* sp., 7 – *Euryopsis flavomaculata*. В скобках приведен размер выборки. Расшифровка сокращений названий таксонов дана в таблице 4 Приложения.

Остальные собранные в этом биотопе беспозвоночные имели более низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ (меньше 2,5‰), при этом разброс величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составил более 4‰. Среди собранных беспозвоночных присутствовали животные с разным типом питания, преобладали сапрофаги и корневые личинки жуков. Наиболее высокие средние величины $\delta^{15}\text{N}$ (от 1,5 до 2,1‰) были у неопределенных до рода личинок Curculionidae, пауков-пигмеев *Anguliphantes angulipalpis* и личинок жуков-долгоносиков *Otiorhynchus* sp. Кроме того, имаго жужелиц

Harpalus latus имели высокие величины изотопного состава азота ($1,8 \pm 0,4\%$), при этом были смещены по оси X более чем на 1 промилле левее относительно предыдущих трех видов. Подстилочные сапрофаги: личинки бекасниц *Bibio* sp., личинки Sciaridae и дождевые черви, имели сходный изотопный состав азота и углерода (около -25% и около $1,5\%$ соответственно). Все эти беспозвоночные имели очень высокую численность по сравнению с прочими беспозвоночными в данном биотопе (114 ± 21 экз./м², 24 ± 11 экз./м² и 10 ± 4 экз./м² соответственно). Сходный с ними изотопный состав имели собранные в верхнем слое почвы энхитреиды ($\delta^{13}\text{C} = -25,8 \pm 0,1\%$, $\delta^{15}\text{N} = 0,7 \pm 0,2\%$).

Сходные величины $\delta^{15}\text{N}$ (от $-0,5\%$ до 1%) и $\delta^{13}\text{C}$ (от $-28,2\%$ до $-27,0\%$) имели следующие подстилочные беспозвоночные: личинки *Amara brunnea* (Carabidae), личинки *Cantharis livida*, *C. pellucida*, *C. sp.* (Cantharidae); имаго и нимфы клопов *Pachybrachius luridus* (Lygaeidae) и личинки комаров Tipulidae. Наиболее высокая численность среди этих животных была у клопов (16 ± 4 экз./м²) и у личинок *C. pellucida* (10 ± 3 экз./м²).

Наиболее низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ были у личинок жуков-долгоносиков *Phyllobius* sp. и панцирных клещей ($-1,2 \pm 0,2\%$ и $-1,0 \pm 0,4\%$ соответственно), а также атмобионтных коллембол ($-2,4 \pm 0,5\%$) и кивсяков *Leptoiulus proximus* ($-2,3 \pm 0,2\%$). Изотопный состав углерода в тканях этих животных варьировал в пределах от $-26,9\%$ до $-25,6\%$.

3.5. Разделение трофических ниш ключевых таксономических групп почвенных беспозвоночных

Согласно данным изотопного анализа, структура трофических ниш сообщества почвенных беспозвоночных была сходной во всех исследованных модельных лесных экосистемах, имевших значительные различия растительного и почвенного покрова (рис. 3.31). На всех модельных участках были выявлены две группы хищных беспозвоночных, имеющих разные пищевые предпочтения. Хищники 2-го порядка, крупные герпетобионтные пауки, питаются не только почвенными сапрофагами, но и другими хищниками, а также некрофагами. Однако геобионтные представители этой группы (землянки, некоторые пауки-пигмеи) значительную часть энергии получают за счет питания почвенными коллемболами, ткани которых обогащены ^{15}N (Семенова 2010).

В Окском заповеднике (рис. 3.31А) у большинства хищников величины $\Delta^{15}\text{N}$ превышали 5% , в то время как среди сапрофагов значения $\Delta^{15}\text{N}$ варьировали в пределах от -2 до $+4\%$. Хищники 1-го и 2-го порядка достоверно различались по величинам $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (MANOVA: $F_{2,305} = 55$, $p < 0,001$). В группу хищников 2-го порядка, имеющих наивысшие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, вошли герпетобионтные пауки из семейств Lycosidae и Linyphiidae, землянки *Pachymerium ferrugineum* и личинки ктырей. Группу хищников первого порядка составили 15

видов жужелиц (основные роды: *Agonum*, *Carabus*, *Pterostichus*), проволочники, косянки и жуки-стафилины. Хищники из этой группы имели достаточно большой размах варьирования средних величин $\Delta^{13}\text{C}$ (от 0 до 3‰), что свидетельствует о широком круге потенциальных жертв. Жужелицы-миксофитофаги (*Amara brunnea*, *A. communis*) и жужелицы-коллемболофаги (*Loricera pilicornis*) имели сравнимые с сапрофагами величины $\Delta^{15}\text{N}$ (менее 4‰). Среди сапрофагов ниже-подстилочные (*Dendrobaena octaedra*) и выше-подстилочные (*Ectobius sylvestris*, атмобионтные коллемболы из семейства Tomoceridae) животные значительно различались по изотопному составу азота: выше-подстилочные формы имели меньшие величины $\Delta^{13}\text{C}$.

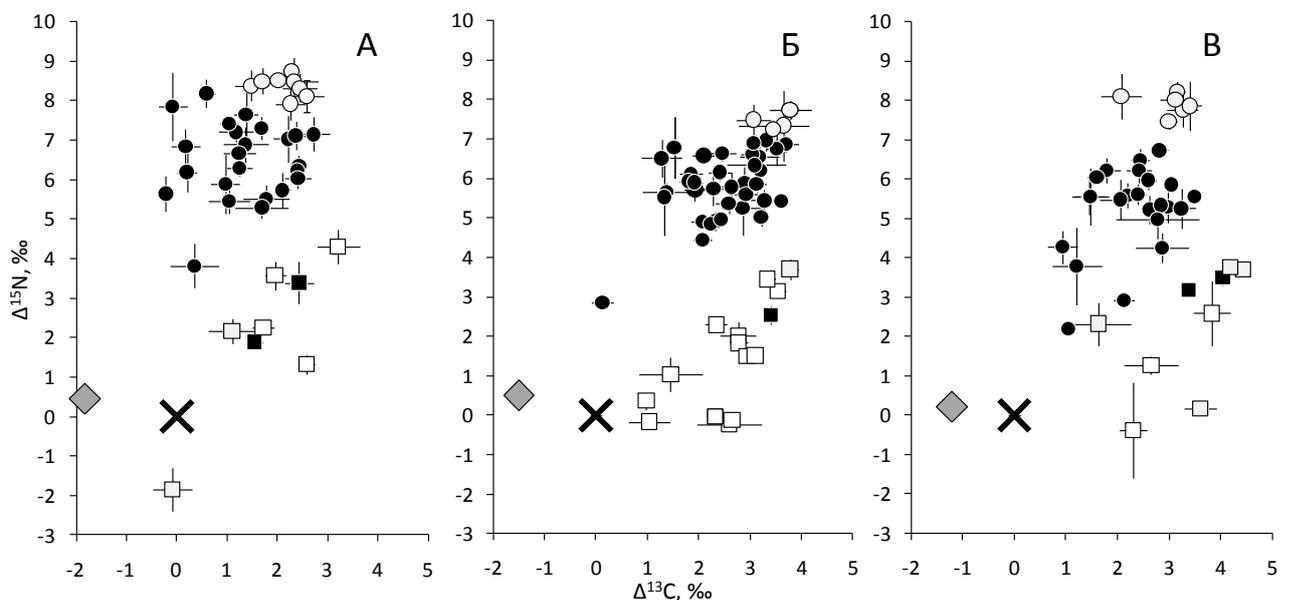


Рисунок 3.31. Нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) массовых видов почвенных беспозвоночных в Окском (А) и Полистовском (Б) заповедниках и на Черноголовской биостанции (В). Черные круги – хищники 1-го порядка, белые круги – хищники 2-го порядка, черные квадраты – почвенные сапрофаги, белые квадраты – подстилочные сапрофаги, кресты – опад, ромбы – зеленые растения.

В Полистовском заповеднике, как и в Окском, значения $\Delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных-сапрофагов не превышали 4‰, а у хищников всегда были выше 4,5‰ (за исключением коллемболофагов *L. terminatus*) (рис. 3.31Б). Среди хищных беспозвоночных выделяются две трофические группы (MANOVA: $F_{2,692} = 137$, $p < 0,001$). Группу хищников 2-го порядка составили шесть видов пауков-волков, четыре вида жуков-стафилинов и три вида тенетных пауков (сем. Araneidae). В группу хищников 1-го порядка вошли 12 видов жужелиц, пять видов стафилинов, четыре вида проволочников, пауки-крабы *Ozyptila trux* и косянки *Lithobius curtipes*. Геобионтные хищные личинки бекасниц (Rhagionidae) имели наивысшие среди всех

хищников величины $\Delta^{13}\text{C}$ ($4,0 \pm 0,3\%$), что, учитывая средние для хищников значения $\Delta^{15}\text{N}$, свидетельствует о питании исключительно почвенными (эндогейнными) сапрофагами.

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

Структура трофических ниш сообщества педобионтов смешанного леса на Черноголовской биостанции была сходна с таковой в других районах исследований (рис. 3.31В). В группу хищников 2-го порядка, имеющих наиболее высокие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, вошли герпетобионтные пауки из семейств Hahniidae (нимфы), Lycosidae (3 вида), Gnaphosidae (2 вида) и Linyphiidae (3 вида), землянки *P. ferrugineum* и личинки ктырей. Группу хищников 1-го порядка, достоверно отличающуюся от предыдущей по изотопному составу углерода и азота (MANOVA: $F_{2,242} = 84$, $p < 0,001$), составили три вида жуужелиц, пять видов проволочников, два вида пауков-крабов, косянки *L. curtipes*. Трофическая ниша личинок бекасиц была очень близка в данном локалитете и в Полистовском заповеднике. Низкие величины $\Delta^{13}\text{C}$ (менее 2,5‰) и $\Delta^{15}\text{N}$ (менее 3‰) хищных личинок *Amara communis* и *Cantharis livida* свидетельствуют о выраженной трофической связи этих беспозвоночных с тканями растений или с фитофагами.

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

Таким образом, на всех модельных участках были выявлены две группы хищных беспозвоночных, имеющих разные пищевые предпочтения. Представители первой группы, крупные герпетобионтные пауки, питаются не только почвенными сапрофагами, но и другими хищниками, а также некрофагами и зоофагами. Геобионтные представители хищников 1-го порядка (землянки, пауки-пигмеи) значительную часть энергии получают за счет питания

почвенными коллемболами и другими эндогеяными беспозвоночными, вследствие чего обогащены ^{15}N . Среди подстилочных сапрофагов выявлена выраженная степень разделения трофических ниш. Ряд видов первичных разрушителей опада: три вида кивсяков, личинки Sciaridae и Bibionidae – получают значительную часть энергии за счет потребления почвенного органического вещества, а диплоподы *O. sabulosus* и все изученные виды подстилочных коллембол могут быть трофически связаны с почвенными водорослями.

Важно отметить, что постоянство трофических ниш проявляется не только в виде неизменности расположения видов из разных трофических уровней относительно друг друга в плоскости изотопных значений. Виды каждого из трех трофических уровней (сапрофаги, хищники 1-го и 2-го порядков) имели очень схожие пределы варьирования значений $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ в исследованных локалитетах (рис.3.31). Величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ сапрофагов находились в пределах соответственно от 0‰ до 5‰ и от -1‰ до 4‰, хищников 1-го порядка – от 0‰ до 3,5‰ ($\Delta^{13}\text{C}$) и от 4‰ до 8‰ ($\Delta^{15}\text{N}$), хищников 2-го порядка – от 1‰ до 4‰ ($\Delta^{13}\text{C}$) и от 7‰ до 9‰ ($\Delta^{15}\text{N}$).

Согласно проведенным полевым исследованиям, в составе трофических групп хищников 1-го и 2-го порядков наблюдалось высокое видовое разнообразие: в каждом биотопе от 3 до 20 видов хищников имели сходный изотопный состав углерода и азота (рис. 3.3, 3.5, 3.7, 3.10, 3.12А, 3.12Б, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б, 3.30). Однако, изотопный состав представителей 12 наиболее массовых семейств почвенных хищников достаточно сильно различался (рис. 3.32А). Наименьшие величины $\Delta^{13}\text{C}$ (меньше 2‰) и $\Delta^{15}\text{N}$ (меньше 6‰) были у жужелиц и личинок мягкотелок, наибольшие величины $\Delta^{15}\text{N}$ (больше 7,5‰) – у крупных пауков из семейств Lycosidae и Gnaphosidae, наибольшие величины $\Delta^{13}\text{C}$ (больше 3‰) – у косянок и личинок Rhagionidae. Средние величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ представителей остальных массовых семейств (Asilidae, Thomisidae, Staphylinidae, Linyphiidae, Elateridae, Geophilidae) варьировали в пределах от 2 до 3 и от 6 до 7,5 ‰ соответственно.

Среди потенциальных жертв хищников детритного блока можно выделить три основные трофические группы, различающихся по величинам $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (нормированному по локальному опаду изотопному составу углерода и азота): (1) почвенные сапрофаги ($\Delta^{13}\text{C} = 3,0‰$; $\Delta^{15}\text{N} = 2,8‰$); (2) почвенные хищники ($\Delta^{13}\text{C} = 2,5‰$; $\Delta^{15}\text{N} = 5,8‰$), (3) фитофаги и живые ткани растений ($\Delta^{13}\text{C} = -0,2‰$; $\Delta^{15}\text{N} = 2,4‰$). Первую группу составили беспозвоночные, питающиеся мертвой органикой с низким содержанием ^{15}N , преимущественно растительного происхождения: диплоподы, подстилочные личинки ряда семейств двукрылых (например, Bibionidae, Sciaridae, Tipulidae), эпигейные дождевые черви, атмобионтные коллемболы. Во вторую группу вошли хищники, представленные на рисунке 3.32А. Третью группу формируют

ткани растений и фитофаги, питающиеся тканями живых растений: тли, гусеницы, растительноядные клопы.

Изотопный состав углерода и азота объектов внутри каждой группы из перечисленных трофических групп был довольно сходен, а между группами – различен (рис. 3.32А). Благодаря этому возможно оценить долю каждой из трех групп в рационе 12 семейств хищников. Соответствующий расчет был выполнен в программе IsoSource ver. 1.3.1 (Phillips and Gregg 2003). На основании полученных оценок можно заключить, что не менее половины энергии хищники из большинства изученных семейств (кроме представителей Gnaphosidae) получают за счет питания сапрофагами (рис. 3.32Б). Наиболее тесную трофическую связь с сапрофагами (в том числе населяющими минеральные горизонты почвы) имеют представители четырех семейств (Geophilidae, Lithobiidae, личинки Elateridae и Rhagionidae).

Более половины (64%) рациона крупных пауков из семейств Lycosidae и Gnaphosidae составляли других хищные беспозвоночные, средняя доля почвенных сапрофагов и фитофагов не превышала соответственно 36% и 18%. Известно, что среди пауков из этой экологической группы широко распространена охота на других хищников (Samu et al. 1999). С другой стороны, в работе В. Нентвига (Nentwig 1986) показано, что пауки *Pardosa lugubris* (Lycosidae) охотятся на имаго двукрылых (76% поеданий предложенных жертв) более охотно, чем на пауков-волков (59%), пауков-бокоходов (24%) и пауков-пигмеев (13%). Поэтому высокие величины $\Delta^{15}\text{N}$ представителей Lycosidae и Gnaphosidae могут быть связаны с питанием имаго двукрылых, которые, питаясь продуктами разложения животной органики, имеют очень высокие значения $\Delta^{15}\text{N}$ – до 12‰ (Hladilek 2008). Полученные нами оценки свидетельствуют о том, что значительную часть энергии эти пауки получают, не питаясь непосредственно почвенными беспозвоночными.

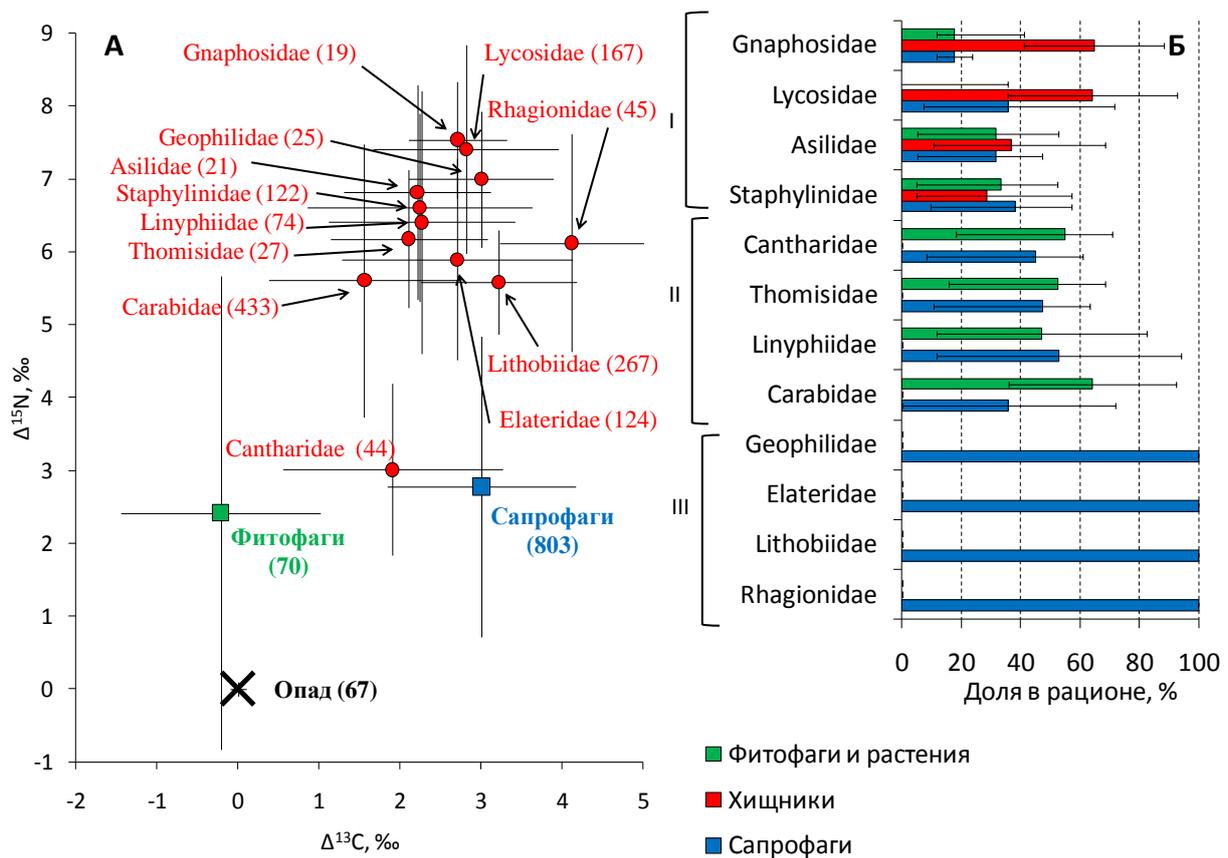


Рисунок 3.32. (А) Нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) хищных беспозвоночных 12 массовых семейств и двух типов их потенциальных жертв (объединенные данные исследований в трех экосистемах). (Б) Расчетная доля каждого из трех потенциальных типов жертв в рационе хищников из массовых семейств. «Усами» на рисунке А обозначено стандартное отклонение, на рисунке Б – 95% доверительный интервал. На рис. Б: I – Хищники-генералисты, II – хищники, питающиеся сапрофагами и фитофагами (и/или растениями), III – хищники, питающиеся сапрофагами.

Согласно результатам расчетов, в рационе жуков-стафилинов и личинок *Asilidae* все три типа жертв присутствовали в сходном соотношении (30 – 40%).

До половины рациона представителей четырех семейств почвенных хищников (*Cantharidae*, *Thomisidae*, *Linyphiidae*, *Carabidae*) составляют фитофаги и ткани растений. Так как изотопный состав углерода фитофагов и живых растений достаточно сходен (Hladilek 2008), то в рамках использованного подхода невозможно разделить эти типы пищевых субстратов. Наибольшую степень трофической связи с фитофагами и растениями (в среднем 64% рациона) имели жужелицы. В ряде исследований (Thiele 1977, Nengeveld 1980) показано, что в желудках имаго многих видов лесных жужелиц обнаруживаются растительные остатки, поэтому полученные нами результаты расчета рациона этих жуков можно интерпретировать как преобладание в рационе именно растений, а не фитофагов. О пауках *Xysticus cristatus*

(Thomisidae) известно, что они предпочитают имаго чешуекрылых (100% поеданий предложенных жертв) и растительноядных клопов (92%) (Nentwig 1986). Поэтому для пауков-крабов полученные результаты расчета рациона можно интерпретировать как питание насекомыми-фитофагами. Точных данных о рационе личинок жуков-мягкотелок, пауков-пигмеев достаточно мало, поэтому можно предположить, что в их рационе присутствуют, помимо почвенных сапрофагов, как ткани живых растений (в случае Cantharidae), так и фитофаги, например, полужесткокрылые и равнокрылые насекомые.

На основании полученных оценок рационов изученные семейства хищных беспозвоночных можно разделить на три трофические гильдии: (1) хищники, потребляющие преимущественно сапрофагов (в эту группу входят Lithobiidae, Geophilidae, Elateridae и Rhagionidae); (2) хищники, трофически связанные с сапрофагами, фитофагами и/или растениями (Cantharidae, Linyphiidae, Thomisidae и Carabidae); (3) хищники-полифаги, в рацион которых входят сапрофаги, фитофаги и хищники (Lycosidae, Gnaphosidae, Staphylinidae и Asilidae). Хищные беспозвоночные из выделенных гильдий значительно различаются по своему рациону.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии тесных трофических связей почвенных беспозвоночных (как сапрофагов, так и хищников) с широким кругом базовых пищевых ресурсов. Разные группы беспозвоночных внутри каждого трофического уровня имеют различные комбинации вклада каждого из ресурсов в энергетический баланс, что, вероятно, служит одним из факторов, обеспечивающих поддержание высокого видового разнообразия в детритных пищевых сетях.

3.6. Различия пространственной организации трофических ниш хищников и сапрофагов

Частичная трофическая (энергетическая) изоляция и разнообразие абиотических условий в локальных почвенных сообществах выступает одним из ключевых факторов, определяющих формирование и поддержание «избыточного» (Anderson 1975) разнообразия почвенных сообществ (Wardle 2002). Однако факторы, ведущие к пространственной фрагментации детритной трофической сети, не приводят к полной изоляции локальных трофических цепей (Power and Rainey 2000). Несмотря на значительные различия биологии отдельных видов, в целом подвижность хищных подстилочных беспозвоночных (жужелицы, косянки, бродячие пауки и пр.) существенно выше, чем сапрофагов и микробофагов (нематоды, энхитреиды, микроартроподы, дождевые черви). Поэтому можно полагать, что степень пространственной компартиментализации энергетических потоков различается на разных уровнях пищевой пирамиды: сапрофаги (*sensu lato*) осваивают преимущественно локальные ресурсы (в масштабе

сантиметров и первых метров), в то время как хищники интегрируют энергетические потоки с существенно большей площади (в масштабе десятков и более метров).

Этот вопрос был исследован нами на примере почвенного населения трех участков смешанного леса, расположенных в 500 м друг от друга (Окский заповедник) и трех близкорасположенных (60 м) участков смешанного леса (Полистовский заповедник). В силу разницы состава растительности и эдафических условий изотопный состав ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) почвы и опада на трех площадках статистически значимо различался. Благодаря этому было возможно оценить степень трофической связи беспозвоночных с локальными базовыми ресурсами.

В соответствии с изложенными выше представлениями, в далеко расположенных участках изотопный состав как герпетобионтных, так и геобионтных беспозвоночных значительно различался в соответствии с различиями изотопного состава опада (рис. 3.33А), что свидетельствует об изоляции пищевых цепей между изученными участками как на уровне сапрофагов, так и на уровне хищников.

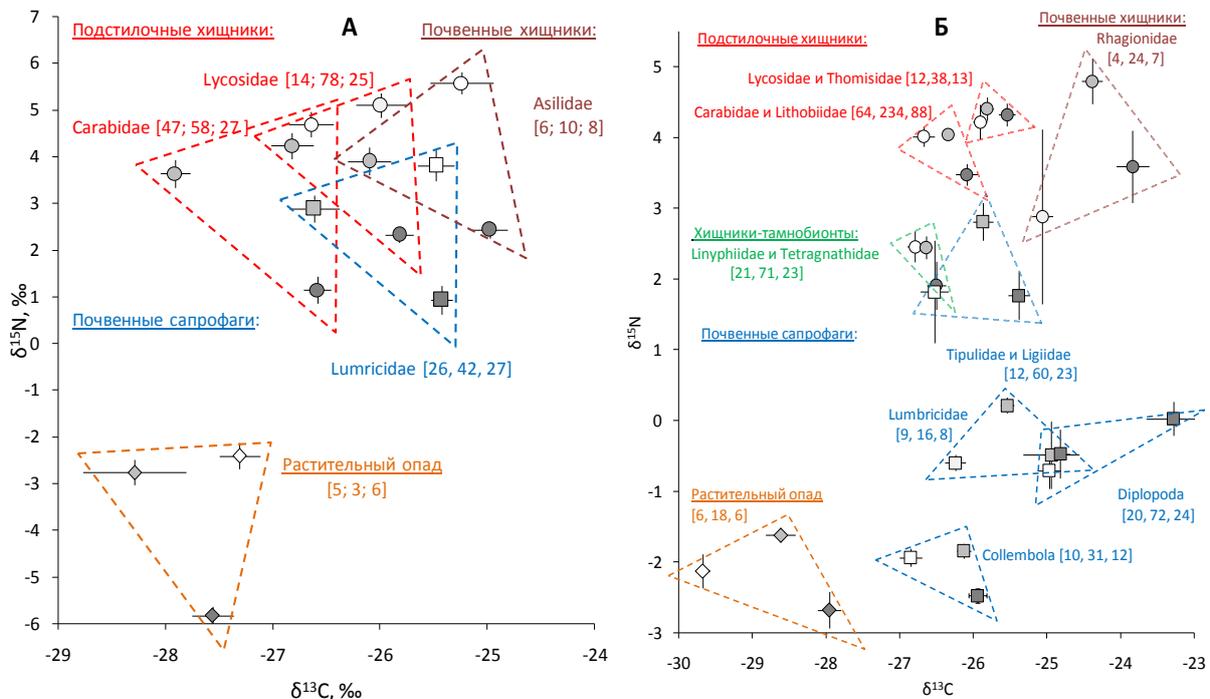


Рисунок 3.33. Изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, средние значения $\pm\text{SE}$) растительного опада и ключевых групп почвенных беспозвоночных в (А) трех расположенных в 500 м лесных биотопах Окского заповедника, (Б) трех близкорасположенных (60 м) лесных биотопах Полистовского заповедника. Образцы, относящиеся к одной систематической или экологической группе, окружены треугольниками. В квадратных скобках указано число проанализированных экземпляров, собранных в биотопах, соответственно обозначенных белым, серым и темно-серым цветом. Кругами отмечены хищники, квадратами – сапрофаги, ромбами – опад.

На близкорасположенных площадках изотопный состав сапрофагов (дождевых червей, коллембол, личинок Tipulidae и др.) и геобионтных хищников (личинки Rhagionidae) соответствовал изотопному составу локального опада (с учетом трофического фракционирования) и значительно различался на разных площадках, что свидетельствует об изоляции локальных трофических цепей на уровне сапрофагов и геобионтных хищников (рис. 3.33Б). Напротив, величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ подвижных подстилочных хищников (жужелицы, пауки, костянки) были очень близки на разных площадках (рис. 3.33Б), следовательно, на уровне этой экологической группы трофической изоляции локальных пищевых цепей не наблюдалось.

Таким образом, подвижные подстилочные хищники осуществляют не только регуляцию обилия консументов низших порядков, но и интегрируют локальные трофические сети, поддерживая функциональное единство детритного блока в пределах биотопа (или соседствующих биотопов).

3.7. Обсуждение результатов главы 3

Таксономический состав исследованных сообществ почвенных беспозвоночных в каждом локалитете согласуется с данными о географическом распространении дождевых червей, многоножек, мокриц, личинок двукрылых и жесткокрылых. Численность и вертикальное распространение в почве большинства таксономических групп почвенных беспозвоночных также соответствуют результатам аналогичных исследований, проведенных в лесных экосистемах умеренных широт северной и восточной Европы (Рыбалов 1991, Gongalsky et al. 2004, Malmström et al. 2009, Матвеев 2011, Рыбалов и Камаев 2011, Gongalsky and Persson 2013). Во всех модельных биотопах обилие мезофауны было наименьшим в нижнем почвенном слое, в переувлажненных почвах обитали преимущественно гигрофильные виды, а заболоченные участки были слабо заселены мезофауной. Локомоторная активность разных видов подстилочных хищников соответствовала особенностям их экологии: в июне в ловушки Барбера попадали преимущественно жужелицы с весенне-летним типом размножения, а в августе начинали встречаться виды летне-осеннего аспекта (Lindroth 1985, 1986). Наши данные об изотопном составе углерода и азота почвенных беспозвоночных, растений и опада согласуются с результатами других исследований, проведенных в лесных экосистемах (McNabb et al. 2001, Akamatsu et al. 2004, Halaj et al. 2005, Gratton et al. 2008, Okuzaki et al. 2009, Pollierer et al. 2009, Nyodo et al. 2010, Ikeda et al. 2010, Oelbermann and Scheu 2010, Hoekman et al. 2012). Таким образом, полученные в ходе полевых исследований многочисленные оригинальные данные о видовом разнообразии, численности и изотопном составе почвенной мезофауны, населяющей бореальные и гемибореальные леса Европейской равнины, представляют собой

подходящий материал для проверки экологических теорий, описывающих функционирование сообществ.

В детритных пищевых сетях широко распространены слабые опосредованные взаимодействия между видами (Wardle 2002), вследствие чего теория трофических каскадов (Paine 1980) и конкурентно-равновесная теория (Hairston et al. 1960) не всегда согласуются с результатами исследований детритных пищевых сетей (Begon et al. 1996, Стриганова 2006). Однако, существуют убедительные доказательства того, что численность двух групп педобионтов: почвенных грибов (Wardle 2002) и коллембол (Кузнецова 2005), ограничивается конкурентными взаимоотношениями внутри таксономической группы (т.е. нехваткой пищевых ресурсов), а не влиянием хищников. Напротив, обилие почвенных бактерий сдерживается преимущественно деятельностью бактериофагов: простейших и некоторых нематод (обзор: Wardle 2002).

Вопрос о том, какой из двух возможных механизмов ограничивает численность сапрофагов и хищников почвенной мезофауны, остается дискуссионным (Polis and Strong 1996, Wardle 2002). Помимо основных способов регуляции «сверху» и «снизу», многими авторами предполагается наличие одновременного влияния этих двух факторов (см. обзор Power 1992). Для проверки вопроса о том, какой из двух перечисленных факторов регулирует численность почвенных хищников и сапрофагов, мы использовали собственные данные об обилии беспозвоночных, объединенные с данными об их изотопном составе. Мы исходили из того, что степень различия изотопного состава углерода и азота сходных по экологии консументов отражает степень различия в наборе потребляемых ими жертв или пищевых субстратов. Таким образом, сильные различия изотопного состава отражают незначительный уровень пищевой конкуренции и *vice versa* (Newsome et al. 2007). Можно полагать, что если в некотором сообществе среди консументов одного трофического уровня имеется высокая конкуренция за ресурсы, то это должно приводить к разделению «изотопных ниш» доминирующих видов. Следовательно, мы сможем наблюдать высокое обилие нескольких видов, которые сильно отличаются от остальных по значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, а виды, имеющие сходные величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, будут малочисленны. Напротив, высокий уровень обилия видов, сходных по изотопному составу, противоречит конкурентному механизму ограничения численности видов на рассматриваемом трофическом уровне и, следовательно, предполагает превалирование механизма регуляции «сверху вниз» или регуляцию абиотическими факторами.

Наши данные о хищниках в большей степени согласуются с предположением о конкурентном механизме ограничения численности. Среди герпетобионтов пауки *P. hygrophilus* в Полистовском заповеднике и *P. eiseni* в Печоро-Илычском заповеднике, имевшие наиболее высокие величины $\delta^{15}\text{N}$, составляли до половины сборов в ловушках Барбера. Жужелицы-

полифаги, имевшие наиболее низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ среди почвенных хищников в лесных экосистемах, имели значительную суммарную динамическую плотность. Среди геобионтных хищников многоножки *M. curtipes* и личинки *Rhagio* sp. в большинстве модельных биотопов имели высокую численность и отличающийся от других подстилочных хищников изотопный состав. Напротив, близкие по изотопному составу углерода и азота проволочники, подстилочные пауки-пигмеи, пауки-крабы, личинки бекасниц и ктырей имели невысокое обилие в большинстве исследованных биотопов.

Среди сапрофагов, обитавших в одном биотопе, часто наблюдались значительные различия величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, однако, высокий уровень обилия был отмечен не для «изолированных» на плоскости ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$) видов, а, напротив, для «агрегированных» видов. Например, для представителей Lumbricidae, Sciaridae и Bibionidae из сборов Черноголовской биостанции; трех видов Lumbricidae из Полистовского заповедника. А значительно отличающиеся по величинам $\delta^{13}\text{C}$ от прочих сапрофагов диплоподы, мокрицы, личинки жуков-долгоносиков обычно имели низкую численность. Таким образом, с позиций теории конкурентного исключения, крупные почвенные сапрофаги, видимо, не лимитированы конкуренцией за пищевой ресурс. Их численность может контролироваться давлением хищников или (что особенно вероятно для дождевых червей) – абиотическими факторами (Uvarov et al. 2011).

Важно отметить, что подтвержденный на наших данных конкурентный механизм ограничения численности почвенных хищников не подразумевает наличия прямой конкуренции между отдельными видами хищников из разных семейств. Различия биологии жужелиц, пауков, многоножек, личинок мух и других хищников влекут за собой, как было показано выше, значительные различия трофического спектра (рис. 3.32, 3.34). Это приводит к увеличению размера общей трофической ниши, занимаемой почвенными хищниками, например, за счет получения энергии непосредственно из пастбищных пищевых сетей (von Berg et al. 2010). Подобный феномен особенно ярко выражен у жужелиц-полифагов, среди которых многочисленные совместно обитающие виды имеют сходный изотопный состав углерода и азота и одновременно – высокую уловистость (Okuzaki et al. 2009, Ikeda et al. 2010, Zalewski et al. 2014)

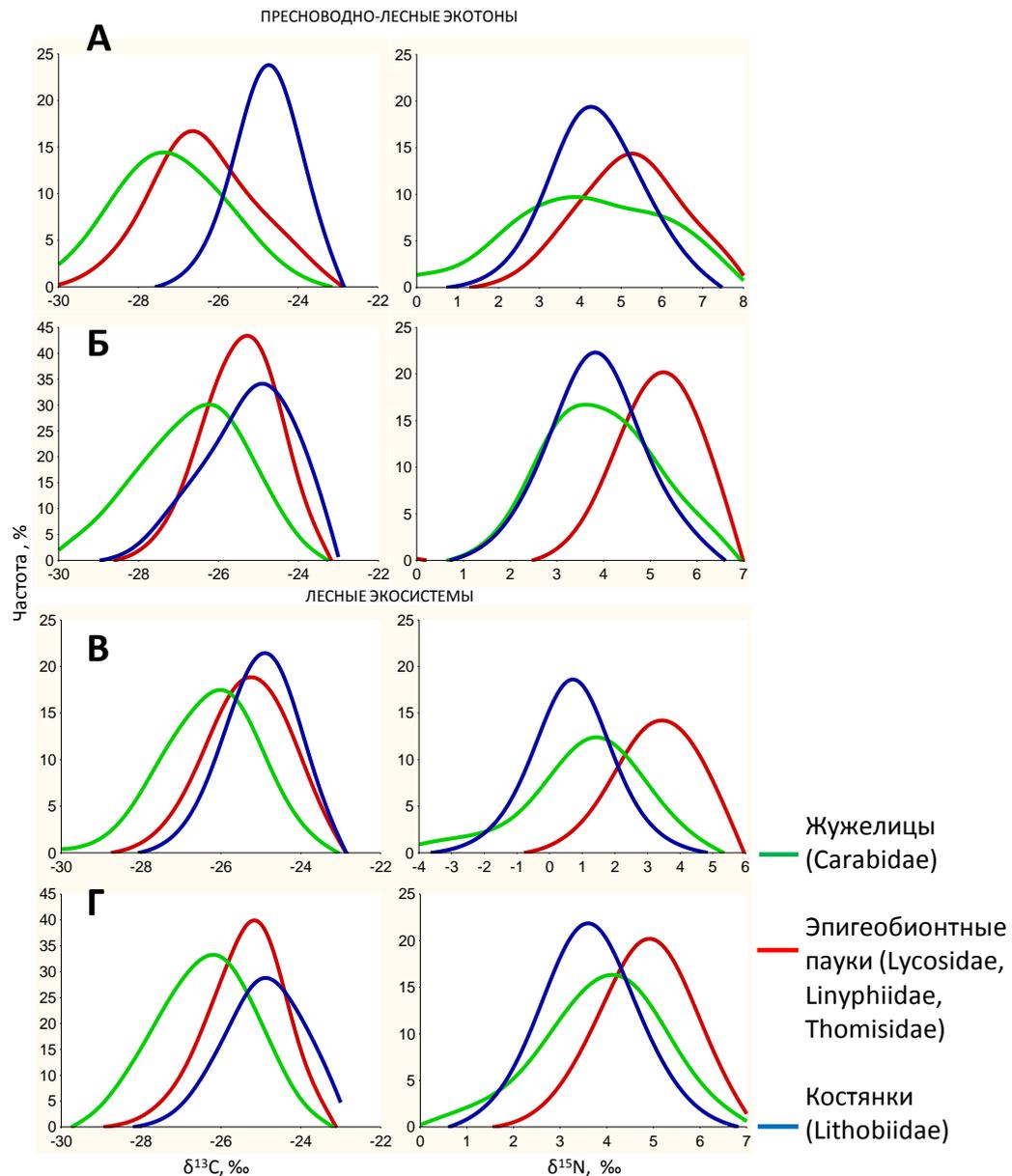


Рисунок 3.34. Распределение частот величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ трех групп хищников в Окском (А, В) и Полистовском (Б, Г) заповедниках.

Таким образом, если, согласно нашим данным, обилие хищников в значительной степени ограничено «снизу», сапрофагов «сверху», а доступность опада не ограничена деятельностью сапрофагов и лимитирована «снизу» обилием формирующей его растительности, то теоретически не исключено наличие каскадного эффекта в цепи «опад-сапрофаги-хищники». В некоторых исследованиях, посвященных проверке наличия трофического каскада в детритных пищевых сетях, он был зафиксирован (Hedlund and Öhrn 2000, Lawrence and Wise 2000), результаты других подобных работ были отрицательны (Mikola and Setälä 1998, Dyer and Letourneau 2003). Возможно, что проявлению трофического каскада в детритных сетях препятствует широкое распространение полифагии и трофических связей с пастбищной пищевой цепью среди почвенных хищников (Strong 1992, Polis and Strong 1996).

Пространственная неоднородность трофической организации, известная как для водных (Vetter 1998, Garvey et al. 2003), так и для наземных сообществ (Moore and de Ruiter 1991), обусловлена преимущественно абиотическими факторами среды (Downes et al. 1993) и характером распределения ресурсов (Maar et al. 2002). В лесных экосистемах жизнедеятельность деревьев выступает важным фактором, поддерживающим неоднородность почвенных условий за счет образования микросайтов (Скворцова и др. 1983, McCarthy 2001, Смирнова и Торопова 2008, Луговая и др. 2013). Как показано в разделе (3.4), видовой состав и обилие герпетобионтных и геобионтных беспозвоночных значительно различались в разных микросайтах. Эти различия могут быть обусловлены особыми физико-химическими свойствами почвы, формирующимися в фитогенном поле деревьев (Уранов 1965), что подтверждается в ряде исследований (Гиляров 1980, Scheu and Poser 1996, Стриганова и Емец 1998). Однако, уменьшение обилия фитофагов и общей численности беспозвоночных в межкрупных участках по сравнению с подкрупными может быть связано с уменьшением вклада корневого углерода в энергетику почвенных сообществ (Pollierer et al. 2007).

Пространственная неоднородность (обусловленная в том числе микромозаичной организацией бореальных лесов – Смирнова и др. 2010) и низкая мобильность почвенных беспозвоночных, в особенности сапрофагов, приводит к компартиментализации локальных пищевых цепей (Krause et al. 2003, Kato et al. 2010). Полученные нами данные об изотопном составе сапрофагов и малоподвижных почвенных хищников, населявших биотопы, находившиеся как на небольшом (60 м), так и на значительном (500 м) расстоянии друг от друга, свидетельствуют о том, что эти беспозвоночные утилизируют только локальные пищевые ресурсы (рис. 3.33). Следовательно, локальные трофические цепи, в которые входили эти педобионты, были изолированы друг от друга.

Активно перемещающиеся в пространстве хищники, охотясь в разных локальных цепях на консументов более низкого порядка, интегрируют эти цепи и обеспечивают единство трофической сети в целом. Однако, это свойство хищников было показано главным образом при изучении экотонов двух контрастных экосистем: наземной и пресноводной (Vannote et al. 1980, Junk et al. 1989, Thorp and DeLong 1994), наземной и морской (Anderson and Polis 1998, Bouchard and Bjorndal 2000), морской и пресноводной (MacAvoy et al. 2000). При этом интеграция хищниками локальных пищевых цепей, расположенных в одной экосистеме, была отчасти показана лишь в работе И. Като и коллег (Kato et al. 2010) для неопределенных до вида пауков-волков из трех родов. Наши данные об изотопном составе более 20 видов бродячих пауков, котянок и журулиц (рис. 3.33) позволяют с полной уверенностью заключить, что эти хищники интегрируют локальные пищевые детритные цепи, расположенные на расстоянии до нескольких десятков метров. Однако, локальные цепи в биотопах, находящихся на

значительном расстоянии (500 м), изолированы не только на уровне сапрофагов, но и на уровне активных хищников. Это может быть связано не только с недостаточной мобильностью беспозвоночных, но и с различиями мезорельефа в этих биотопах, препятствующими миграциям хищников между модельными площадями (Гиляров 1980).

Компартментализация базового уровня локальных пищевых цепей, в которые входят низшие консументы, и интеграция этих цепей на уровне высших хищников имеют ключевое значение для поддержания стабильности трофической сети. Одним из важнейших механизмов поддержания стабильности сообщества выступает неравноценность разных локальных трофических цепей (каналов, потоков) для высших хищников. Эта неравноценность может выражаться в различиях временной или пространственной динамики доступности энергии, поступающей из локальных каналов, для утилизации высшими консументами (Rooney et al. 2006). В случае детритных пищевых сетей часто выделяют два энергетических потока, имеющих разную скорость утилизации консументами: быстрый (бактериальный) и медленный (грибной) (Moore and Hunt 1988, Moore et al. 1989, 1993). Взаимная асинхронность динамики этих потоков (т.е. гетерогенность во времени) обеспечивает постоянное наличие кормовой базы для консументов. За счет разной скорости обновления базовых потоков энергии формируется значительная устойчивость системы в целом к внешним нарушениям (Rooney et al. 2006).

Концепция грибного и бактериального каналов описывает пути поступления энергии в дальнейшие звенья детритных пищевых сетей, но не различия базовых источников энергии, осваиваемых почвенными беспозвоночными (эти источники обсуждаются в разделе 1.2). Тем не менее, значительная часть различий динамики грибного и бактериального каналов может быть обусловлена именно различиями в способах освоения этих источников. При попытках отнесения какой-либо группы почвенных животных к грибному или бактериальному каналу часто возникает известная степень неопределенности, поскольку каналы не полностью изолированы друг от друга. Эта неопределенность неизбежна и при оценке вклада разных источников энергии в энергетический баланс популяций педобионтов. Тем не менее, существует возможность экспериментальных исследований динамики поступления в почву и утилизации педобионтами базовых источников энергии. В следующей главе представлены данные полевых исследований и экспериментов, посвященных изучению роли валежа (раздел 4.1), почвенных водорослей (раздел 4.2) и корневых выделений деревьев (раздел 4.3) в энергетике почвенной мезофауны и микрофауны, населяющей лесные почвы умеренного пояса.

ГЛАВА 4. ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА В ДЕТРИТНЫЕ ПИЩЕВЫЕ СЕТИ

4.1. Оценка роли валежа ели сибирской (*Picea obovata*) в энергетике почвенных беспозвоночных (полевое исследование)

Исследование было проведено в Печоро-Илычском заповеднике в высокотравном пихто-ельнике в период с 5 по 25 июля 2011 года в восьми валежинах ели сибирской (*Picea obovata*) сильной степени деструкции. В каждой валежине были выделены два слоя. Верхний слой (В) состоял из сосудистых растений, мха и листового опада. Срединный слой (С) состоял из разлагавшейся разными трофическими группами грибов древесины: С_к («бурый», или деструктивный, тип разложения древесины) и С_б («белый», или коррозионный, тип). Кроме того, было исследовано обилие мезофауны в участках верхнего слоя почвы (П), расположенных непосредственно под валежиной.

В результате проведенных учетов беспозвоночных в валежинах было собрано 372 экземпляра представителей мезофауны, относящихся к 22 видам, 15 семействам из четырех классов беспозвоночных: насекомые (Insecta), губоногие многоножки (Chilopoda), паукообразные (Arachnida), малощетинковые черви (Oligochaeta). Обилие и видовой состав собранных представителей мезофауны приведены в таблице 8 Приложения. Помимо мезофауны, был осуществлен сбор 685 экземпляров коллембол, относящихся к 17 видам из 7 семейств, численность и видовой состав этих беспозвоночных приведены в таблице 9 Приложения.

В слое В валежины наибольшее обилие было у пауков-пигмеев (Linyphiidae) (5 ± 2 экз./м²) и костянок (8 ± 3 экз./м²). Численность некоторых доминантных групп мезофауны значительно различалась в разных слоях валежины (рис. 4.1). Пауки-пигмеи встречались в древесине с деструктивным типом гнили и совершенно отсутствовали в древесине с коррозионным типом гнили. В почвенном слое численность пауков-пигмеев составляла 41 ± 12 экз./м³. Дождевые черви имели наибольшее обилие в слое С_к (139 ± 63 экз./м³), в то время как в слоях С_б и П их численность была значительно меньше, не превышая 40 экз./м³. Личинки жуков-щелкунов (преобладающий вид *Dalopius marginatus*) были достоверно более многочисленны в древесине обоих типов разложения, чем в почве под валежиной (рис. 4.1). Численность хищных многоножек из семейства Lithobiidae (преобладающий вид *Lithobius curtipes*) не имела статистически значимых различий среди разных слоев разлагающейся древесины и почвы, однако наибольшие средние значения численности были характерны для слоя С_к. Личинки двукрылых были наиболее обильны в почве под валежиной (69 ± 30 экз./м³), изредка встречаясь в мертвой древесине. Общая численность почвенной мезофауны в колодах сильной степени деструкции (260 ± 19 экз./м²) была значительно выше, чем в почве под валежом (101 ± 18 экз./м²).

и в подстилке и почве на участках без валежа (112 ± 12 экз./м²). В разлагающейся древесине были обильны пять видов дождевых червей, в то время как в почве они встречались единично.

Анализ данных учётов почвенных беспозвоночных с помощью методов MDS и DFA свидетельствует о значительных различиях видового состава и обилия мезофауны в различных частях валежины и почве под ней (рис. 4.2). Обладавший наибольшей дискриминирующей мощностью корень №1 выявил своеобразие таксономического состава и обилия почвенных беспозвоночных, населявших срединный слой валежины. Относительное обилие проволочников *D marginatus* и неполовозрелых червей *Eisenia* sp. имели статистически значимую корреляцию с корнем №1 ($R = -0.75$ и $R = -0.38$ соответственно), что свидетельствует о сильной топической связи этих беспозвоночных с разлагающейся древесиной. Однако, имаго червей *Dendrobaena octaedra*, *Eisenella tetraedra* и *Eisenia nordenskioldi* не имели выраженных топических предпочтений среди изученных микроместообитаний. Хищные многоножки *L. curtipes* были топически связаны с верхним слоем валежин ($R = 0.33$ для корня №1, $R = 0.54$ для корня №2).

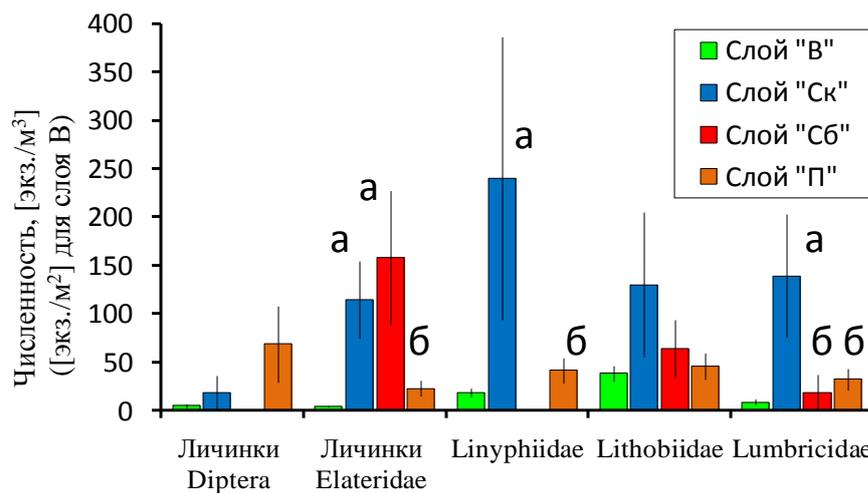


Рисунок 4.1. Численность пяти доминантных групп почвенных беспозвоночных в еловых валежинах. Разными буквами обозначены достоверные различия численности таксономических групп в разных слоях (KW, множественные сравнения, без учета слоя В, $p < 0,05$).

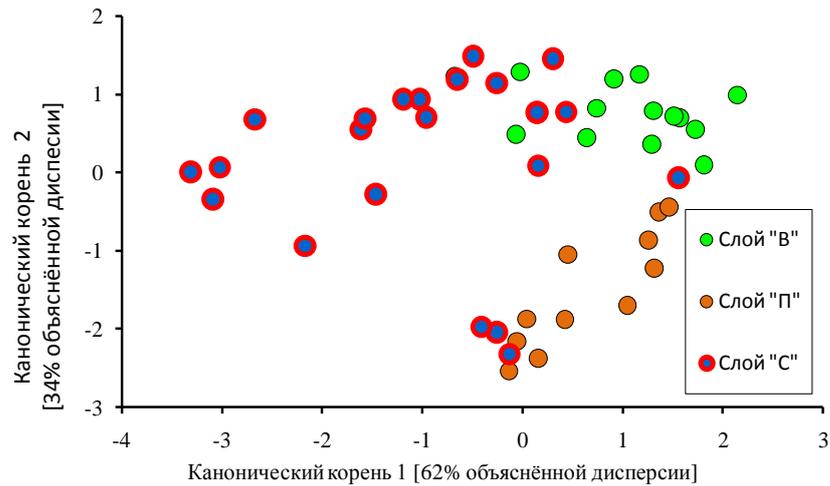


Рисунок 4.2. Распределение сообществ почвенных беспозвоночных в осях статистически значимых ($p < 0,01$) канонических корней многомерного шкалирования и дискриминантного анализа.

Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) разлагающейся древесины в слоях $\text{C}_\text{Б}$ и $\text{C}_\text{К}$ составил ($-25.47 \pm 0.29\text{‰}$, $-2.67 \pm 0.52\text{‰}$) и ($-25.85 \pm 0.17\text{‰}$, $-1.58 \pm 0.35\text{‰}$) соответственно. Ткани живых растений (листья и корни звездчатки и кислицы), произраставших на поверхности мертвых стволов, имели значительно меньшие (на 5,5 – 6‰) средние значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с мертвой древесиной.

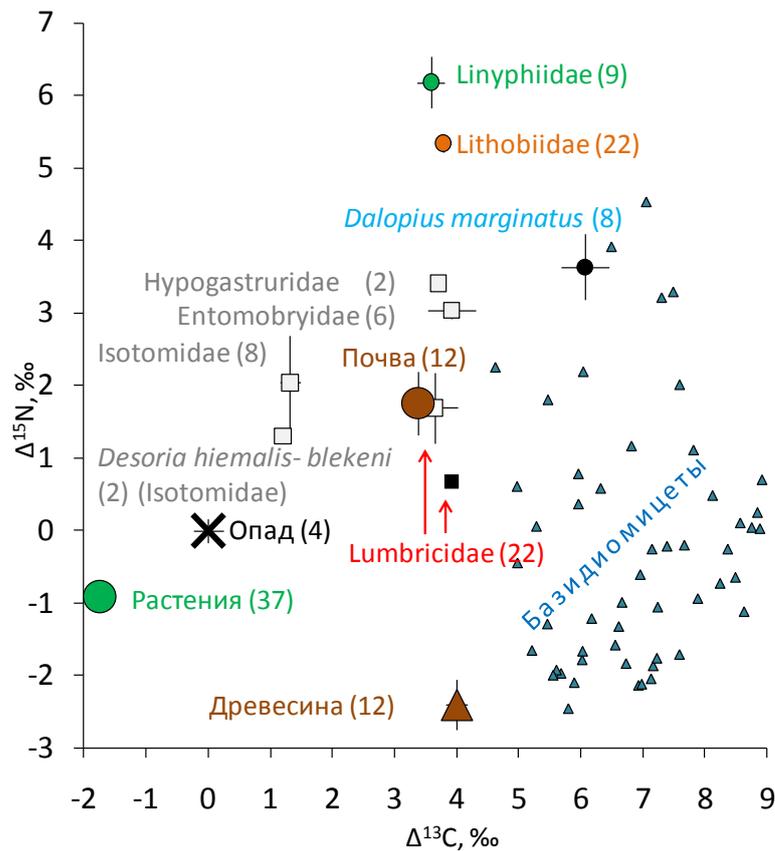


Рисунок 4.3. Нормированный по опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$) беспозвоночных, растений и грибов, собранных в мертвых стволах деревьев. Образцы из слоя В обозначены зеленым цветом, из слоев C_K – черным, и $\text{C}_\text{Б}$ – красным, из нескольких слоев – белым. В скобках указан размер выборки.

Древесина значительно отличалась по изотопному составу от опада ($\Delta^{13}\text{C}=4\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=2,5\text{‰}$), а мицелий и плодовые тела базидиомицетов были еще больше обогащены ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}=5\text{-}9\text{‰}$). Величина обогащения ^{15}N базидиомицетов относительно древесины была равна в среднем около $2,8\text{‰}$ (рис. 4.3). Различие изотопного состава древесины и базидиомицетов дало возможность оценить степень трофической связи почвенных сапрофагов, обитающих в валеже, с этими источниками энергии. Величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ были сходны у дождевых червей *D. octaedra*, собранных в древесине ($\Delta^{13}\text{C}=3,9\pm 0,3\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=1,5\pm 0,4\text{‰}$) и эпигейных Lumbricidae из Полистовского заповедника ($2,7\pm 0,1\text{‰}$ и $2,0\pm 0,1\text{‰}$ соответственно). Мы считаем, что сравнение величин $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ дождевых червей *D. octaedra* из разных локалитетов правомерно, так как значения $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ конкретных видов почвенных беспозвоночных, как было показано в разделе 3.5, слабо изменяются в разных биотопах. У проволочников *D. marginatus*, напротив, величины $\Delta^{13}\text{C}$ достоверно различались (MW: $U = 30$, $Z = 3,3$, $p < 0,001$) у экземпляров, собранных в разлагающейся древесине ($\Delta^{13}\text{C}=5,8\pm 0,5\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=5,0\pm 0,4\text{‰}$) и в лесной подстилке ($\Delta^{13}\text{C}=2,6\pm 0,3\text{‰}$, $\Delta^{15}\text{N}=5,4\pm 0,3\text{‰}$). Выявленные различия изотопного состава *D. marginatus* позволяют заключить, что представители этого вида,

обитавшие в валеже, значительную долю углерода и азота получали от дроворазрушающих базидиомицетов. На первый взгляд, полученные в этом разделе результаты о питании проволочников *D. marginatus* находятся в противоречии с данными о преобладании сапрофагов в рационе проволочников (раздел 3.5). Это противоречие, однако, исчезает, если учесть многочисленные свидетельства о широко распространенной среди личинок элатерид смене пищевого поведения, обусловленной условиями среды обитания (Гиляров 1949, Стриганова 1980), а также о возможности питаться разнообразными пищевыми субстратами (Долин 1964, Гурьева 1989).

Среди остальных почвенных беспозвоночных, обитающих в валеже (других видов дождевых червей и коллембол из трех семейств), не обнаружено групп, трофически зависимых от базидиомицетов (то есть имеющих сходные с этими грибами величины $\Delta^{13}\text{C}$ и более высокие величины $\Delta^{15}\text{N}$). Изотопный состав сапрофагов, червей и коллембол из семейств Нурогаструрidae и Entomobryidae свидетельствует о значительной доле древесины (или заселяющих древесину сапротрофных микромицетов и иных микроорганизмов) в их рационе. Хищные беспозвоночные (пять видов пауков-пигмеев и косянки *L. curtipes*), имели сходный изотопный состав в валеже (рис. 4.3) и в подстилке (рис. 3.30), что связано, по всей видимости, с отсутствием различий величин $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ в их жертвах.

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

4.2. Оценка роли наземных водорослей в энергетике подстилочных беспозвоночных (полевой эксперимент)

Полевой эксперимент для оценки вклада наземных водорослей в энергетику подстилочных беспозвоночных длительностью 4 месяца был проведен на Черноголовской биостанции в период с 25 мая по 22 сентября 2011 года. Мезокосмы – пластиковые ящики, имеющие сетчатое дно – были наполнены равным количеством однородного опада, собранным в окрестностях модельной площади. Доступ корней к опаду в мезокосмах регулировался

наличием или отсутствием пластиковых ножек высотой 5 см. Активность почвенных водорослей ограничивалась с помощью непрозрачной для солнечного света полипропиленовой садовой пленки, расположенной в два слоя (рис. 2.4). В эксперименте присутствовало четыре комбинации условий (табл. 2.5): **М+** – доступ корней и микоризы присутствовал, **М-** – доступ корней и микоризы отсутствовал, **С+** – солнечный свет был доступен, **С-** – солнечный свет не был доступен.

Во все мезокосмы, соприкасавшиеся с почвой, на момент завершения эксперимента проросли тонкие еловые корни, несшие микоризованные окончания. Изотопный состав этих корней не имел достоверных различий в мезокосмах с разным режимом освещения (рис. 4.4).

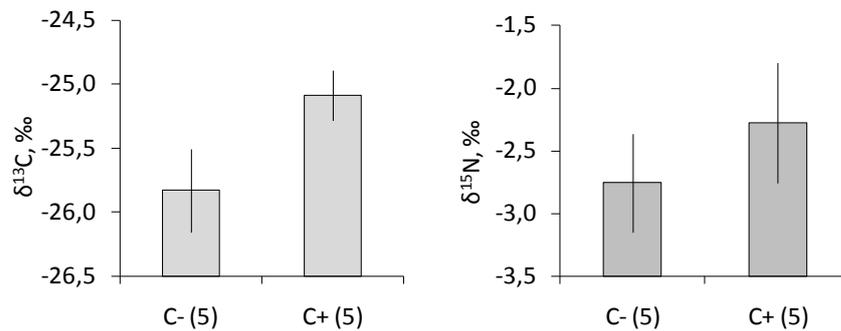


Рисунок 4.4. Изотопный состав углерода (справа) и азота (слева) тонких корней ели, проросших в мезокосмы, стоявших на поверхности почвы.

Однако, изотопный состав опада достоверно различался как по величинам $\delta^{13}\text{C}$ (KW: $H_{3,16} = 12,7$ $p=0,005$), так и по величинам $\delta^{15}\text{N}$ (KW: $H_{3,16} = 8,7$ $p=0,03$) в мезокосмах разных типов (рис. 4.5) Наиболее выраженные различия значений $\delta^{13}\text{C}$ опада были в (М+С+) и (М-С-) мезокосмы, значений $\delta^{15}\text{N}$ – в (М+С-) и (М-С-) мезокосмах. Факторы «освещенность» и «доступность корней» достоверно влияли на изотопный состав углерода, но не азота в опаде (табл. 4.1). Выявленные достоверные различия имели формальный характер (обусловленный, в частности, большим количеством повторностей), так как различия средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в опаде из разных типов мезокосмов не превышал 0,5‰.

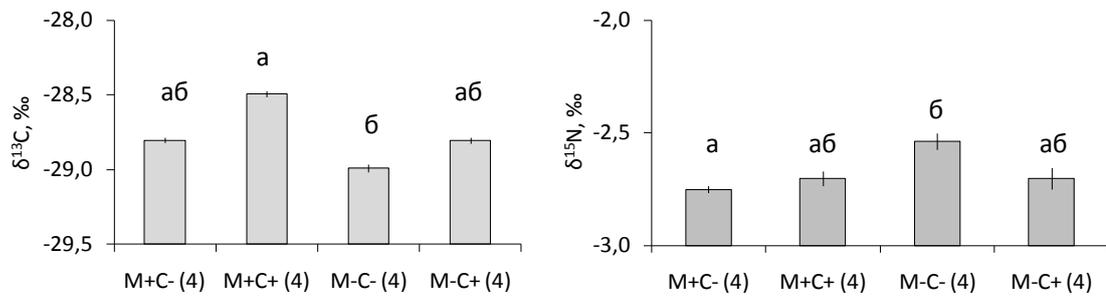


Рисунок 4.5. Изотопный состав углерода (справа) и азота (слева) опада в модельных мезокосмах с четырьмя типами условий. Буквами обозначены достоверные различия между группами (KW: множественные сравнения, $p < 0,05$).

Таблица 4.1. Влияние доступности корней и освещенности на изотопный состав опада (тест Манна-Уитни).

Фактор	Переменная	U	Z	p
Доступность корней	$\delta^{13}\text{C}$	8,5	-2,47	0,01
	$\delta^{15}\text{N}$	14,0	1,89	0,06
Освещенность	$\delta^{13}\text{C}$	7,5	-2,57	0,01
	$\delta^{15}\text{N}$	24,0	0,84	0,40

Видовой состав мезофауны, собранной в мезокосмах, представлен в таблице 10 Приложения. Наиболее многочисленными беспозвоночными были косянки *L. curtipes*, клопы *P. luridus* и нимфы пауков из семейства Linyphiidae. Остальные представители мезофауны встречались достаточно редко.

Степень освещенности (которая, как мы полагаем, определяла степень развития низших растений) не оказывала заметного влияния на численность беспозвоночных в экспериментальных мезокосмах (рис. 4.6А,Б). Присутствие в мезокосмах микоризных грибов достоверно увеличивало обилие коллембол (KW: $H_{1,20}=4,8$, $p=0,028$) и мезофауны (KW: $H_{1,20}=8,5$, $p=0,004$). В мезокосмах (M+) и (M-) численность представителей мезофауны была равна 17 ± 2 и 8 ± 1 экз./мезокосм, обилие коллембол – $2,4\pm 0,4$ и $1,4\pm 0,1$ тыс. экз./мезокосм соответственно. Наибольшая численность крупных почвенных беспозвоночных (20 ± 2 экз./мезокосм) была в мезокосмах (M+C+), условия в которых были наиболее близки к природным. Коллемболы были наиболее обильны ($2,8\pm 0,6$ тыс. экз./мезокосм) в мезокосмах (M+C-), которые, с учетом отрицательного фототаксиса коллембол, также были наиболее близки по условиям к их естественным местообитаниям. Выявленные зависимости, однако, могут объясняться и различиями температурных режимов в мезокосмах, так же как и эмиграцией педобионтов из приподнятых над землей (M-) мезокосмов.

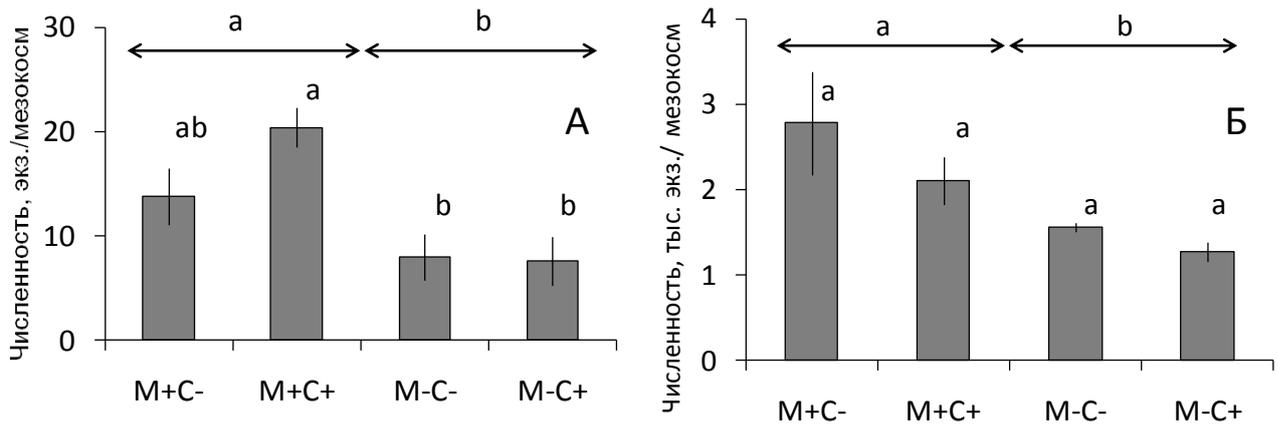


Рисунок 4.6. Численность мезофауны (А) и коллембол (Б) в модельных мезокосмах. Разные символы над стрелками отражают достоверные различия численности беспозвоночных в (М+) и (М-) мезокосмах. Разные символы над столбцами отражают достоверные различия численности беспозвоночных в мезокосмах 4 типов. В каждом случае использован критерий Краскела-Уоллиса (попарные сравнения).

Общая структура трофических ниш почвенных беспозвоночных в экспериментальных мезокосмах была сходной с таковой в других районах исследований. Изотопный состав углерода и азота всех исследованных таксономических групп почвенных беспозвоночных (рис. 4.7) не испытывал достоверного влияния степени освещенности или доступа микоризных грибов в мезокосмы.

Таким образом, затемнение мезокосмов не отразилось ни на численности, ни на трофической структуре модельных групп почвенных беспозвоночных.

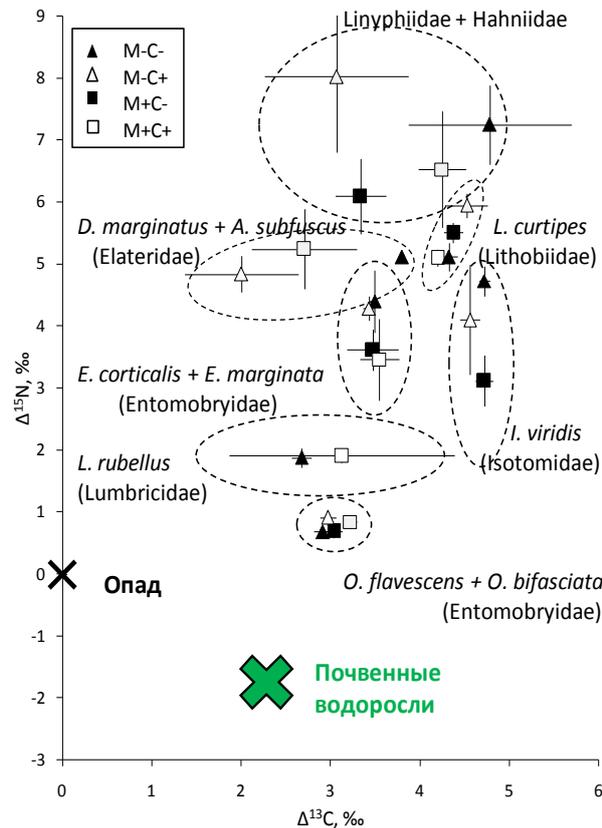


Рисунок 4.7. Нормированный опад изотопный состав ($\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$) беспозвоночных из модельных мезокосмов. Приблизительное положение почвенных водорослей показано по данным Hoering 1957, Hietz et al. 1999, Scheu and Folger 2004, Zechmeister et al. 2008.

4.3. Оценка роли свежезафиксированного углерода ели европейской (*Picea abies*) в энергетике почвенных беспозвоночных (полевой эксперимент)

Полевой эксперимент по оценке роли свежезафиксированного древесными растениями углерода в энергетике почвенных беспозвоночных был проведен на Черноголовской биостанции в период с 5 сентября по 21 октября 2012 года. В качестве модельного растения были выбраны пять имматурных деревьев ели европейской (*Picea abies*) высотой от 2,5 до 3,5 метров. Мечение поступающего в почву корневого углерода было осуществлено с помощью экспозиции модельных деревьев в атмосфере, содержащей меченый ^{13}C углекислый газ ($^{13}\text{CO}_2$). Каждое модельное дерево было помещено на трое суток в закрытые полипропиленовые камеры оригинальной конструкции объемом 24 м^3 или 36 м^3 . В каждую камеру было добавлено по 1 – 2 дм^3 (в зависимости от размера ели) меченого углекислого газа $^{13}\text{CO}_2$, газ вносился небольшими порциями ($0,5 - 0,9\text{ дм}^3$) в первый день экспозиции дерева в камере первой половине дня (с 10 до 13 часов). После процедуры метки в течение 46 дней, а также на 190-ый день, в огражденном участке почвы вокруг каждого дерева отбирали почвенные пробы. Собранных представителей мезофауны определяли до рода или вида, после чего исследовали изотопный состав углерода и азота в их тканях.

Метка (^{13}C) в проанализированных образцах считалась присутствующей в случае, если величина $\delta^{13}\text{C}$ в них превышала -23‰ (т.е. более чем на 1‰ больше максимальной средней величины $\delta^{13}\text{C}$, обнаруженной у почвенных беспозвоночных в смешанном лесу на территории Черноголовской биостанции, рис. 3.30). Однако, у ряда объектов, в которых естественный изотопный состав углерода был значительно меньше -23‰ (например, жужелицы или ткани деревьев), помеченные образцы определялись путем выявления аутлайеров. Всего в рамках эксперимента проанализировано 1065 особей беспозвоночных, 221 образец корней, иголок и веток модельных деревьев, 104 образца почвенных гиф грибов, 45 образцов опада и 60 образцов почвы.

Изотопный состав углерода хвои и тонких корней модельных деревьев значительно изменился после мечения елей (рис. 4.8). Величины $\delta^{13}\text{C}$ в хвое увеличились на $+175\text{‰}$ промилле по сравнению с естественным уровнем уже на следующий день после внесения метки, в то время как до тонких корней пул ^{13}C -атомов дошел лишь на третий день, величина пика в них составила $+25\text{‰}$. Более того, даже на четвертый день явная метка была обнаружена лишь в половине тонких корнях елей, что свидетельствует о неравномерном распределении свежезафиксированного углерода в тонких корнях модельных деревьев. В течение следующих трех недель величины $\delta^{13}\text{C}$ в хвое и корнях постепенно снижались. Однако на 21 и 32 день были отмечены повышение средних величин $\delta^{13}\text{C}$ (до значений $+25\text{‰}$ в хвое и -1‰ в корнях), после чего в течение 8-10 дней наблюдалось снижение содержания ^{13}C в тканях модельных деревьев. На 32 день в хвое и на 33 день в тонких корнях был зафиксирован второй пик значений $\delta^{13}\text{C}$, которые составили $+74\pm 8$ и $+27\pm 31\text{‰}$ соответственно. Большая ошибка среднего значений $\delta^{13}\text{C}$ корней вызвана наличием не содержащих метки образцов, собранных в тот день.

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

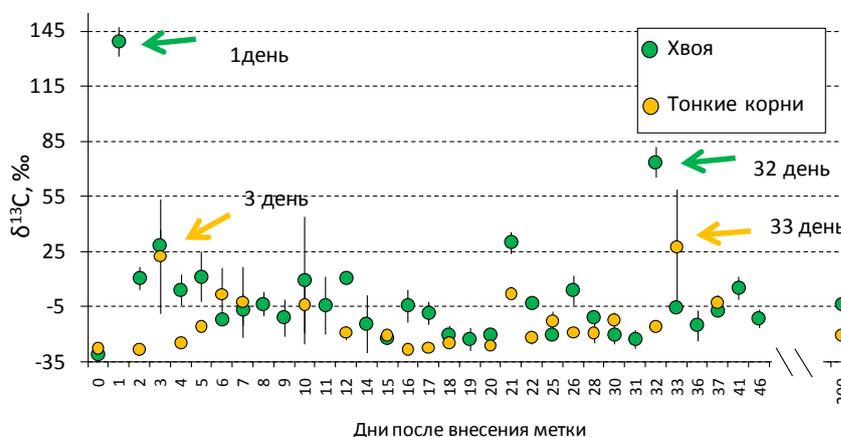


Рисунок 4.8. Динамика изотопного состава углерода хвои и тонких корней модельных деревьев после внесения ^{13}C -метки. Стрелками указаны максимальные значения величин $\delta^{13}\text{C}$.

Изменения в изотопном составе углерода почвенных гифов грибов были зафиксированы на третий день после внесения метки (рис. 4.9). Величина $\delta^{13}\text{C}$ составила $-15,1 \pm 4,2\%$, что значительно меньше, чем в тканях модельных деревьев. После этого в течение четырех дней метка присутствовала в большинстве образцов грибов и ее содержание достигло пика на шестой день после мечения. С 8-го по 26-ой день ^{13}C -метка время от времени присутствовала в образцах гифов грибов, однако средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в них были весьма низкими и не превышали -10% . На 28-ой, 33-ий и 36-ой дни после внесения метки изотопный состав углерода грибных гиф был в наибольшей степени обогащен ^{13}C . Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ образцов в эти дни варьировали в пределах от $+20$ до $+30\%$. После этого периода содержание ^{13}C в грибах было низким и незначительно превышало естественный уровень. В целом из 104 образцов гифов грибов, собранных во время эксперимента, 27 проб (или 26%) имело повышенное содержание атомов ^{13}C .

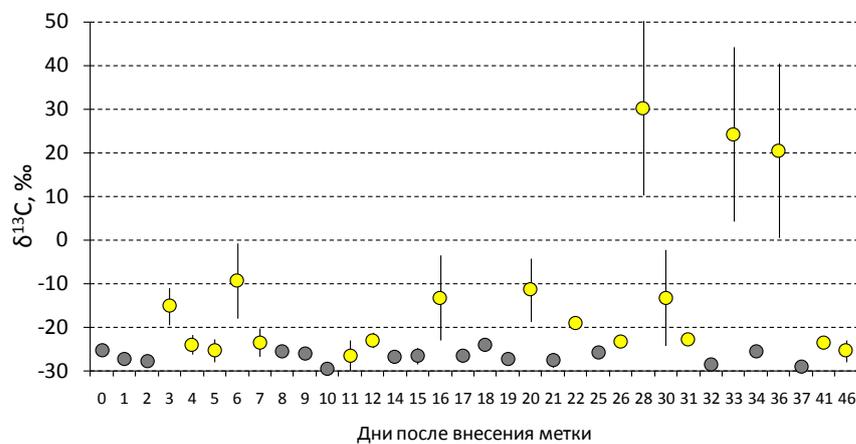


Рисунок 4.9. Динамика изотопного состава углерода почвенных гифов грибов после внесения ^{13}C -метки. Желтым цветом обозначены обогащенные по ^{13}C пробы.

Изотопный состав образцов животных и растений, не содержащих ^{13}C -метки, а также данные количественных учетов почвенной мезофауны описаны в разделе 3.4. Повышенное содержание атомов ^{13}C в почвенной мезофауне за весь период сборов следующим образом распределилось среди представителей четырех основных трофических групп: у хищников помеченными оказались 75 из 539 образцов (13,9%), у миксофагов – 1 из 58 (1,7%), у сапрофагов – 69 из 427 (16,2%), среди подстилочных фитофагов и почвенных ризофагов (41 экземпляр) метки обнаружено не было.

Среди сапрофагов, собранных в течение 46 дней после внесения метки, повышенное содержание атомов ^{13}C было зафиксировано у личинок двукрылых из семейств Sciaridae и Bibionidae (*Bibio* sp.), тараканов *E. sylvestris*, диплопод *L. proximus* и *P. denticulatus* и коллембол (рис. 4.10). Кроме того, среди майских сборов (на 190 день после внесения метки) некоторые почвенные нематоды имели повышенные величины $\delta^{13}\text{C}$. Уже на следующий день после

внесения метки у атмобионтных коллембол (сем. Sminthuridae) изотопный состав углерода составил +145,8‰. На второй и третий дни помеченными оказались самец таракана (220,9‰) и 10 личинок *Bibio* sp. (около -21‰). Первые помеченные личинки Sciaridae были собраны на 12-ый день после внесения метки (-22,5±0,1‰). Наибольшее количество помеченных особей сапрофагов наблюдалось в период с 16-го по 22-ой дни после мечения. Значительно позже – на 26-ой и 28-ой дни – была обнаружена метка в диплоподах. При этом величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях кивсяков были выше, чем в большинстве остальных беспозвоночных. Наибольшее количество помеченных особей оказалось среди личинок *Bibio* sp., однако, среднее обогащение по ^{13}C относительно естественного фона было у них довольно низким и редко превышало 5‰. В целом среди помеченных сапрофагов в период с 3-го по 20-ый день наблюдалась тенденция увеличения количества помеченных особей и содержания в них атомов ^{13}C , после чего эти параметры уменьшались.

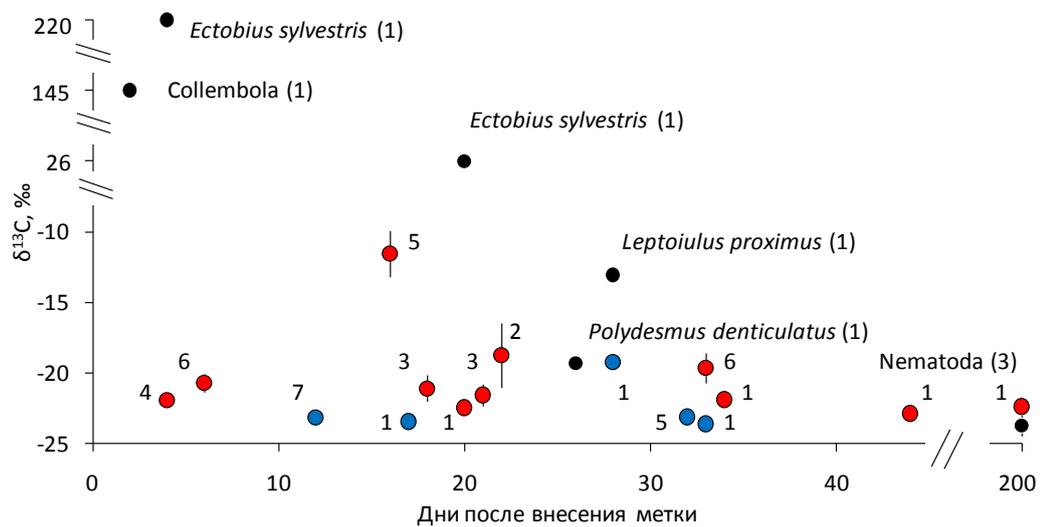


Рисунок 4.10. Динамика изменения изотопного состава углерода почвенных сапрофагов и микрофагов, содержащих ^{13}C -метку. Красными символами обозначены личинки *Bibio* sp. (Bibionidae), синими – личинки Sciaridae.

Видовой состав хищных беспозвоночных, имевших повышенное содержание атомов ^{13}C , был шире, чем у сапрофагов, и составил 13 видов. Наибольшее количество помеченных особей обнаружено у котянок *L. curtipes* (Lithobiidae). Отряд жесткокрылых был представлен личиночными стадиями шестью видами из двух семейств: *Amara brunnea*, *Pterostichus melanarius*, *P. niger* (Carabidae), *Cantharis livida*, *C. pellucida*, *Rhagonycha* sp. (Cantharidae), а также взрослыми жуками-стафилинами. Среди пауков оказались помеченными представители семейств Hahniidae (*Hahnia ononidum*), Linyphiidae (*Centromerus brevivulvatus*, *Tapinocyba pallens*) и Thomisidae (*Ozyptila* sp., *Xysticus* sp.). Также содержали повышенное количество атомов ^{13}C землянки *Pachymerium ferrugineum* (Geophilidae) и личинки верблюдонок *Rhaphidia* sp.

зелеными – стафилины (Staphylinidae), синими – личинки Carabidae (преимущественно *Amara brunnea*).

Так как в ходе сбора почвенных беспозвоночных учитывалась информация о глубине, на которой обнаружены животные (подстилка, верхний слой почвы 0-10 см, нижний слой почвы 10-30 см), была прослежена зависимость динамики сбора помеченных представителей мезофауны от слоя, в котором они обитали (рис. 4.12). Для расчета доли помеченных особей в день N учитывались все особи, собранные в период со дня 0 по день N включительно. Следовательно, величины, относящиеся к 200-му дню, представляют собой средние значения по всей выборке.

При сравнении кривых, построенных для почвенных сапрофагов (рис. 4.12А) и хищников (рис. 4.12Б), заметно, что у сапрофагов доля помеченных животных значительно убывает с глубиной обитания, в то время как у хищников этот фактор имеет существенно меньшее значение. Доля помеченных подстилочных сапрофагов, начиная с 7-го дня после начала эксперимента, всегда была выше 15% (от 17 до 25%) и в среднем составила 20%. В верхнем слое почвы эта величина, напротив, никогда не превосходила 15%. В нижнем же слое почвы доля помеченных сапрофагов была равна в среднем около 5%. Среди хищных беспозвоночных доля помеченных особей была сходной (13 – 17%), начиная с 12-го дня, однако в среднем наибольшая доля экземпляров, содержащих метку (17%), пришлось на сборы в верхнем слое почвы.

Первое появление метки было у сапрофагов, собранных в подстилке. Через два дня были помечены сапрофаги, обитающие в нижнем слое почвы, еще через два (на шестой день) – в верхнем слое. Напротив, среди хищных беспозвоночных метка была обнаружена среди обитателей всех трех слоев одновременно, на четвертый день (рис. 4.12Б).

Динамика изменения доли помеченных особей значительно различалась среди сапрофагов и хищников. Распространение метки среди сапрофагов имело явно выраженный пик, который наступал через 4–5 дней (для сборов в подстилке и верхнем слое почвы) или в тот же день (для сборов в нижнем слое почвы) после появления первых помеченных экземпляров в пробах. После этого доля помеченных особей постепенно убывала. Среди хищников характер распространения метки был иным. После первого появления метки доля помеченных животных, собранных в двух верхних слоях, монотонно и значительно возрастала со временем. Иная динамика наблюдалась среди хищников из нижнего слоя почвы. В этом слое после максимума относительного обилия помеченных особей (зафиксированного на следующий день после появления метки), доля экземпляров, обогащенных по ^{13}C , слабо изменялась в течение последующего времени (рис. 4.12Б).

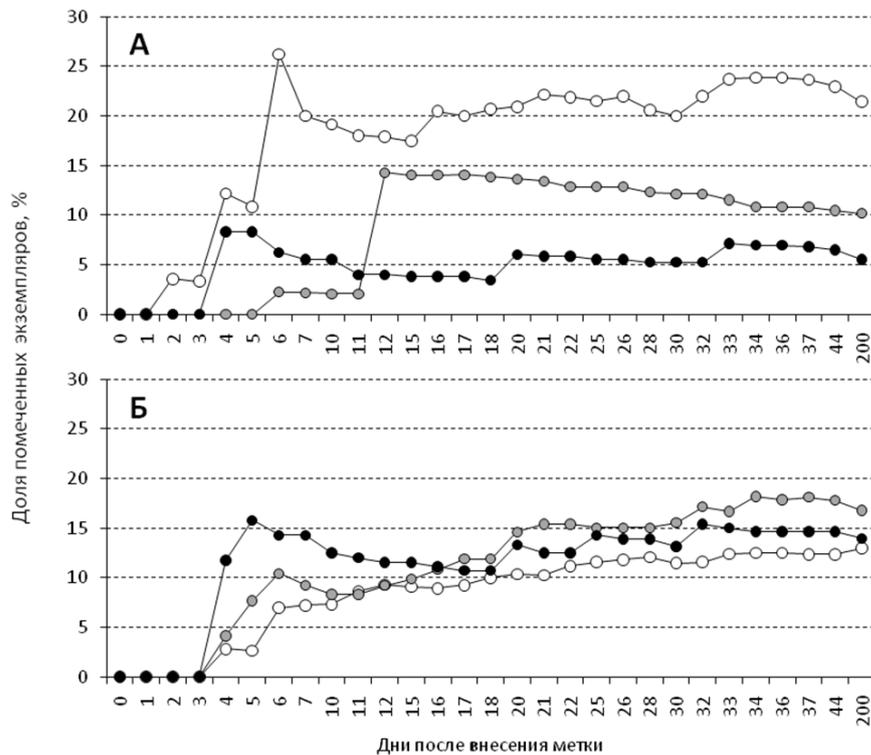


Рисунок 4.12. Изменение доли помеченных особей среди почвенных сапрофагов (А) и хищников (Б), собранных в подстилке (белые символы), верхнем слое почвы (серые символы) и нижнем слое почвы (черные символы). Доля особей рассчитывалась как число помеченных особей к общему числу пойманных к определенному моменту особей.

Другим информативным аспектом динамики распространения ^{13}C -метки среди почвенных беспозвоночных может служить анализ числа помеченных животных, без учета сборов немеченых особей. В этом случае становится возможным проследить и количественно охарактеризовать распространенность помеченных животных. На кривых, представленных на рисунке 4.13, показана зависимость накопленной доли собранных помеченных животных от времени.

Как видно из рисунка 4.13А, лишь среди подстилочных сапрофагов помеченные особи встречались почти постоянно. Среди верхнепочвенных сапрофагов обогащенные по ^{13}C особи перестали появляться в пробах уже с 17-го дня эксперимента. После этого лишь на 200-ый день в этом слое были снова отмечены экземпляры сапрофагов, содержащие незначительное количество метки, преимущественно нематоды (рис. 4.10). В нижнем почвенном слое помеченных особей сапрофагов было собрано только три особи.

Среди хищников динамика обнаружения помеченных особей была сходной. Начиная с момента первого обнаружения, практически в каждой пробе в двух верхних слоях присутствовали обогащенные по ^{13}C особи. В нижнем почвенном слое динамика обнаружения меченых хищников сходна с остальными слоями, если учитывать тот факт, что в нем собрано

всего 6 обогащенных по ^{13}C экземпляров хищных беспозвоночных. Важно отметить, что на 200-ый день после внесения метки лишь подстилочные хищники (пауки-пигмеи, косянки и личинки мягкотелок) имели сигнал ^{13}C , причем довольно слабый (рис. 4.11).

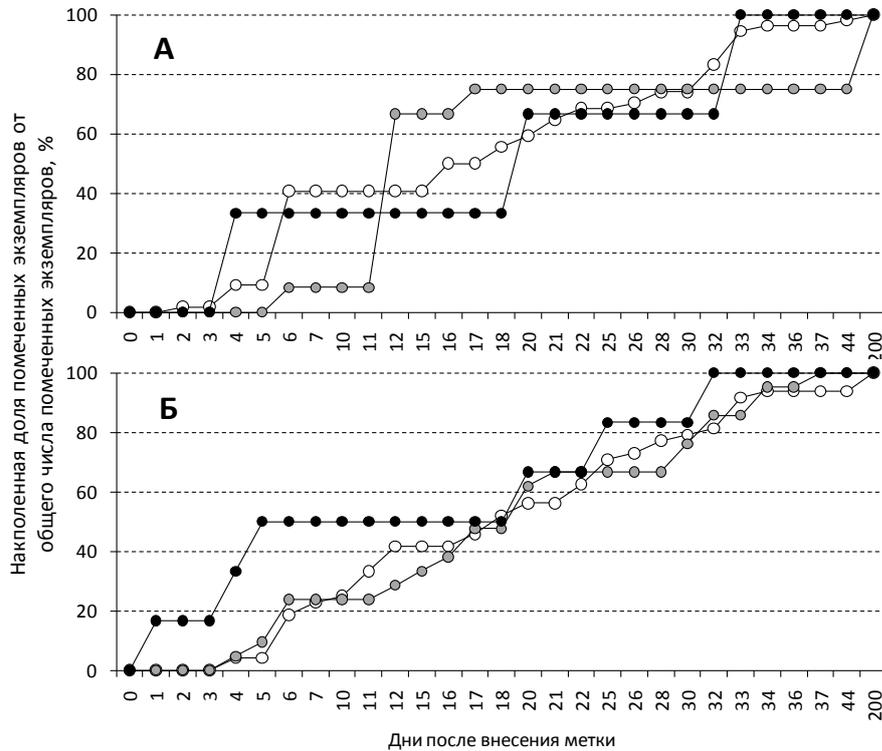


Рисунок 4.13. Динамика обнаружения помеченных особей среди почвенных сапрофагов (А) и хищников (Б), собранных в подстилке (белые символы), верхнем слое почвы (серые символы) и нижнем слое почвы (черные символы). Общее количество помеченных экземпляров составило 69 среди сапрофагов и 75 среди хищников.

Изотопный состав азота помеченных и непомеченных ^{13}C образцов почвенных беспозвоночных одного вида не имел выраженных различий (рис. 4.14). Наибольшие изменения содержания ^{13}C наблюдались у хищных беспозвоночных: косянок и пауков. Сильное увеличение величин $\delta^{13}\text{C}$ было также у помеченных образцов личинок *Rhagonycha* sp., проволочников *A. subfuscus* и тараканов *E. sylvestris*. Однако у этих трех таксонов была очень маленькая выборка. Содержание ^{13}C в сапрофагах: личинках Sciaridae, Bibionidae и диплоподах *L. proximus* слабо различалось в помеченных и непомеченных экземпляров

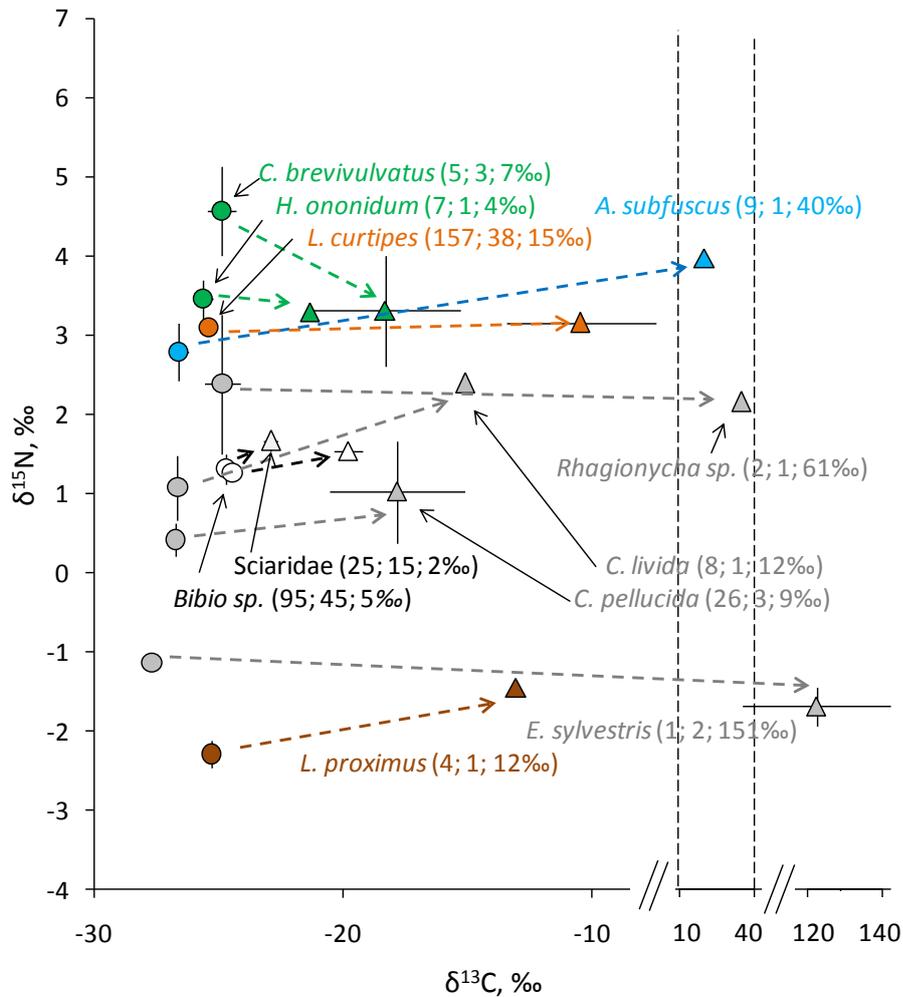


Рисунок 4.14. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) 11 наиболее массовых видов почвенной мезофауны, имевших повышенное содержание ^{13}C . Для каждого таксона приведен изотопный состав экземпляров без метки (круги) и с меткой (треугольники). В скобках указаны: (размер выборки без метки; размер выборки с меткой; разница величин $\delta^{13}\text{C}$). Расшифровка цветowych обозначений названий таксонов приведена в таблице 4 Приложения.

Наличие информации об общем содержании углерода, изменении содержания атомов ^{13}C в тканях, а также биомассе исследованных почвенных беспозвоночных позволяет рассчитать, какая доля внесенного в модельную систему ^{13}C ассимилировалась почвенной мезофауной.

Для расчета ассимилированного определенным видом беспозвоночного меченого углерода (А) была использована следующая формула:

$$A = \Delta(\%^{13}\text{C}) \times B \times C_{\text{mass}} \text{ [мг/м}^2\text{]},$$

где $\Delta(\%^{13}\text{C})$ – разность между долей содержания атомов ^{13}C во всех (включая помеченные) экземплярах данного вида и долей содержания атомов ^{13}C только в непомеченных образцах. Эта величина отражает обогащение по ^{13}C всей выборки особей по сравнению с

выборкой контрольных особей. Величина **B** – сухая биомасса вида, выраженная в $\text{мг}/\text{м}^2$. Величина C_{mass} – массовое содержание общего углерода в высушенных экземплярах.

Результаты расчетов для всех таксонов, имевших помеченные экземпляры, приведены в таблице 11 Приложения. Общее количество усвоенного ^{13}C составило 383 ± 149 $\text{мкг}/\text{м}^2$, на долю хищников пришлось 219 ± 95 , на долю сапрофагов 164 ± 53 $\text{мкг}/\text{м}^2$. Среди хищников наибольшее количество метки было ассимилировано костянками (65 ± 18 $\text{мкг}/\text{м}^2$), среди сапрофагов – тараканами (76 ± 49 $\text{мкг}/\text{м}^2$) и личинками комаров-толстоножек (31 ± 4 $\text{мкг}/\text{м}^2$) (рис. 4.15).

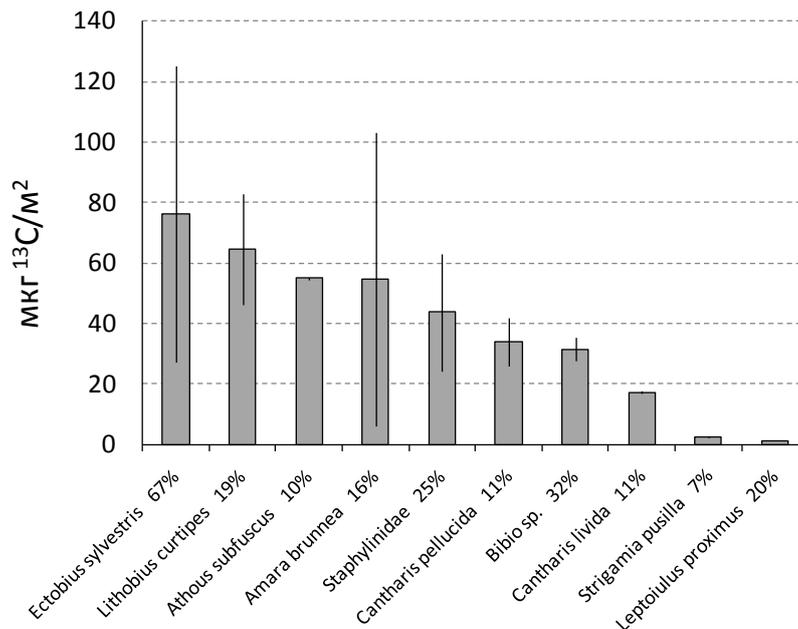


Рисунок 4.15. Усвоение углеродной метки наиболее массовыми группами почвенных беспозвоночных. Числа после названий таксонов указывают долю помеченных особей.

Таким образом, свежезафиксированный углерод растений представляет собой важный источник энергии для широкого круга таксонов почвенных беспозвоночных. Основным каналом поступления метки в детритные пищевые сети, по-видимому, выступают гифы грибов, хотя дизайн эксперимента не позволял установить это с полной определенностью. Широкое распространение метки среди нескольких групп хищных почвенных беспозвоночных связано, по всей видимости, с наличием в их пище жертв, питающихся непосредственно микоризными грибами, например, почвенных коллембол.

4.4. Обсуждение результатов главы 4

Результаты проведенных полевых экспериментов свидетельствуют о разной степени участия дополнительных (помимо листового и корневого опада) источников углерода в энергетику популяций почвенных беспозвоночных. Наиболее тесная трофическая связь была зафиксирована между представителями почвенной мезофауны и ризодепозитами ели

европейской. Энергия, содержащаяся в структурных элементах крупного валежа сильной степени деструкции, используется проволочниками и некоторыми дождевыми червями. Утилизация энергии в данном случае происходит опосредованно, преимущественно через потребление гифов сапротрофных грибов. Хищные представители почвенной мезофауны не имели заметных трофических связей с почвенными сапрофагами, обитавшими в валеже и, по всей видимости, использовали валеж преимущественно в качестве укрытия. Наконец, результаты эксперимента предполагают, что почвенные водоросли в условиях гемибореальных лесов не вносят заметного вклада в энергетику почвенной мезофауны и атмобионтных коллембол.

Своеобразие видовой структуры сообщества почвенной мезофауны в валеже по сравнению с почвой, показанное в результате нашего исследования, свидетельствует о важной роли валежа в поддержании видового разнообразия почвенной фауны. Значительные различия видового состава почвенной мезофауны в фоновой почве и трухлявых пнях сосны обыкновенной и ели обыкновенной (*P. sylvestris* и *P. abies*) показаны также в работе Т. Перссон и коллег, проведенной в южной Швеции (Persson et al. 2013).

Согласно полученным данным, рацион проволочников, обитавших в древесине, в значительной степени состоял из древоразрушающих, в то время как в фоновых участках этих беспозвоночных можно отнести к хищникам-миксофагам. По данным полевых и лабораторных исследований других авторов, многие представители микрофауны: клещи (Remén et al. 2008, Malmström and Persson 2011), коллемболы (Kaneda and Kaneko 2004, Johnson et al. 2005), протуры (Remén et al. 2008) и нематоды (Stadler and Sterner 1998) способны утилизировать базидиомицеты. Однако среди мезофауны только на мокрицах *Oniscus asellus* показано, что выедая доминирующие виды эктомикоризных базидиомицетов, эти рачки играют роль в формировании видового состава сообщества древоразрушающих грибов (Crowther et al. 2013). Пищевая ценность базидиомицетов для беспозвоночных, населяющих валеж, обусловлена более высоким содержанием азота в этих грибах по сравнению с древесиной (Kohzu et al. 2007). Однако способность многих базидиомицетов синтезировать ядовитые для беспозвоночных метаболиты сужает круг потенциальных потребителей мицелия этих грибов. К сожалению, не только механизмы, но и характер взаимоотношений почвенной мезофауны и почвенных грибов (как микоризных, так и сапротрофных), изучены до настоящего времени очень слабо (Hättenschwiler et al. 2005, Stenlid et al. 2008, Ekblad et al. 2013).

Большинство почвенных водорослей, в отличие от грибов, не способны продуцировать вещества, ядовитые для потенциальных консументов (Штина и Голлербах 1976). Однако проведенный нами полевой эксперимент не выявил значительного вклада почвенных водорослей в рацион модельных групп почвенных беспозвоночных. Среди работ, посвященных

этому вопросу, известны только лабораторные эксперименты. В исследовании Ш. Шоя и М. Фолгера (Scheu and Folger 2004) показано, что при смешанной диете, включавшей хлорококковую почвенную водоросль *Chlorococcum infusorium* и гифы грибов *Aspergillus fumigatus*, рацион коллембол *Heteromurus nitidus* более чем на 80% состоял из почвенных водорослей. Лабораторный эксперимент по оценке вклада меченых ^{13}C почвенных водорослей (Cyanophyta и Chlorophyta, $\delta^{13}\text{C} = 2360\text{‰}$) в рацион содержащихся в почве *Allolobophora chlorotica*, слизней *Deroceras reticulatum* и коллембол *Ceratophysella denticulata* показал разную степень трофической связи этих трех видов консументов с водорослями (Schmidt et al. 2003). Через три недели экспозиции в контейнерах с почвой и водорослями 16,8% углерода в тканях коллембол было ассимилировано из водорослей. Для дождевых червей эта величина составила от 0,5 (в контейнерах с нетронутой почвой) до 2% (во взрыхленном субстрате). Для моллюсков же не выявлено значительных различий изотопного состава в почве с водорослями и в контроле.

Безусловно, подобные лабораторные эксперименты не могут напрямую быть перенесены в естественные экосистемы. В данном случае результаты по составу рациона получены для видов, имеющих широкий спектр питания и, следовательно, имеющих физиологические потенции потреблять в условиях эксперимента почвенные водоросли. В связи с этим весьма вероятно преувеличение роли почвенных водорослей в питании почвенных беспозвоночных в лесных почвах. Результаты нашего эксперимента, проведенного в полевых условиях, наоборот, могут быть заниженными вследствие ряда причин. Одной из важнейших служит возможность миграции модельных групп почвенных беспозвоночных между мезокосмом и окружающей средой. Это косвенно подтверждается сходством численности большинства модельных групп почвенных беспозвоночных в мезокосмах с разными комплексами условиями. Однако если бы доля почвенных водорослей в рационе каких-либо модельных видов почвенных беспозвоночных была достаточно большой, то часть образцов, собранных в мезокосмах без доступа света, имела бы измененный изотопный состав. В таком случае, среди экземпляров из (С-) мезокосмов наблюдалась бы более высокая дисперсия величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению со сборами из (С+) мезокосмов. Такого явления не зафиксировано не было.

С питанием водорослями связывают обычно низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, характерные для ряда видов коллембол и панцирных клещей (Chahartaghi et al. 2005, Maraun et al. 2011). Результаты нашего эксперимента позволяют поставить под сомнение это мнение, поскольку изотопный состав эпигейных коллембол был идентичен в мезокосмах, изолированных прозрачной и темной пленкой (рис. 4.7) и не слишком сильно отличался от изотопного состава экологически близких видов в естественных условиях (рис. 3.21). С другой стороны, в условиях более открытых биотопов, например на болоте в Полистовском заповеднике, эпигейные

коллемболы содержали меньше ^{15}N , чем растительный опад, что может указывать на большую долю водорослей в их рационе.

Наконец, если даже в лабораторных условиях и при наличии очень заметной метки оценка доли почвенных водорослей в рационе дождевых червей не превосходит первых процентов, а в рацион слизней неотличима от нуля, то фактическая важность данной группы продуцентов в питании почвенной мезофауны в лесных экосистемах не может быть высокой. Тем не менее, для подстилочных коллембол и, возможно, панцирных клещей, почвенные водоросли могут представлять немалозначимый источник углерода, на что указывают результаты приведенных выше экспериментов. Более точная информация об этих трофических связях в естественных условиях лесных сообществ на данный момент отсутствует. Сказанное не исключает, что почвенные водоросли могут играть важную роль в питании почвенных беспозвоночных в иных типах экосистем, например, в тундрах и полярных пустынях (Стриганова 1985, Lukesova and Frouz 2007).

Трофические связи почвенных беспозвоночных с выделениями корней также исследованы весьма слабо. Маловероятно, что в проведенном нами эксперименте с мечением ризодепозитов или изотопная ^{13}C -метка могла попасть в ткани почвенных сапрофагов в составе опавшей хвои, так как известно, что свежееопавшая хвоя насыщена дубильными веществами, делающими ее недоступной для утилизации почвенными беспозвоночными и микроорганизмами (Стриганова 1980). Непосредственными пищевыми субстратами, в составе которого метка попала в полость тела сапрофагов, могли быть прежде всего гифы микоризных грибов, оплетающие опад, и тонкие корни ели. Кроме того, носителем метки могли быть нематоды, питавшиеся почвенной микрофлорой, которая способна усваивать насыщенный ^{13}C углекислый газ (Hart et al. 2013), образовавшийся при дыхании корней меченых деревьев.

На преобладающее значение гифов грибов при распространении метки из корней деревьев в ткани сапрофагов указывает то, что наибольшие концентрации ^{13}C были зафиксированы в тараканах и коллемболах, для которых микофагия является одним из важнейших типов питания. Подстилочные сапрофиллофаги (личинки *Vibionidae* и *Sciaridae*) содержали метку уже на следующий день после появления ее в тонких корнях, хотя питание живыми корнями для этих личинок сомнительно. Настолько быстрый транспорт метки из ризосферы в опад должен, по-видимому, объясняться деятельностью микоризных грибов, получающих углерод от растения-хозяина и использующих его для синтеза ферментов, разлагающих клеточные стенки в опаде (Ekblad et al. 2013).

Для хищных беспозвоночных набор возможных пищевых субстратов, потребление которых вызвало обогащение ^{13}C , значительно шире, чем у сапрофагов. Это обусловлено, прежде всего, широким таксономическим спектром хищников, для которых была

зафиксирована трофическая связь с ризодепозитами ели европейской. В рацион косянок *L. curtipes*, имевших высокую долю помеченных особей (19%), входят не только мелкие почвенные беспозвоночные (коллемболы, пауки, энхитреиды, личинки мух), но также фитофаги, гифы грибов и растительные остатки (Lewis 1965). В связи с этим широкое распространение метки среди косянок, полученное в нашем эксперименте, могло быть связано не только с питанием помеченными сапрофагами, но также глиями и гифами грибов. Среди имаго стафилинов также зафиксированы сверхвысокие величины $\delta^{13}\text{C}$. Для многих стафилинов характерна микофагия или питание микофагами, и с этим, по-видимому, связано и накопление метки в их тканях. Большое содержание метки в тканях личинок жуужелиц *A. brunnea* обусловлено, скорее всего, возможностью питания этих особей непосредственно тонкими еловыми корнями, так как для многих личинок жуужелиц показано наличие в составе рациона растительных тканей, а также необходимость их потребления для нормального развития (Sasakawa et al. 2010). Почвенные личинки мягкотелок, пауки-пигмеи и личинки верблюдонок, согласно литературным данным, являются облигатными хищниками, в их рацион входят различные мелкие почвенные беспозвоночные. Эти данные хорошо согласуются с равномерным во времени характером распределения и низким содержанием метки в тканях этих хищников (рис. 4.11).

Так как концентрация корневого углерода в помеченных особях хищников была значительно выше по сравнению с сапрофагами, можно предполагать, что сапрофаги, поглощая корневой углерод, не накапливали, но использовали его в метаболизме. Напротив, хищники более активно включали этот углерод в состав собственных тканей. Быстрый метаболизм легкодоступного корневого углерода в тканях сапрофагов может быть объяснен необходимостью значительных затрат энергии для усвоения азота, содержащегося в растительном опаде. У хищников подобной необходимости нет, так как их пищевой субстрат богат азотом, вследствие чего усвоенный углерод накапливался в тканях. Эта гипотеза нуждается в дальнейшей проверке.

Нам известно три прямых эксперимента, в которых прослежено поступление свежезафиксированного высшими растениями атмосферного углерода в почвенные пищевые сети (Ostle et al. 2007, Pollierer et al. 2007, Eissfeller et al. 2013).

В работе Остле с коллегами исследовалось распространение ^{13}C -метки в экосистеме луга, модельными объектами были энхитреиды, дождевые черви, коллемболы и клещи (Ostle et al. 2007). Уже на первый день после внесения $^{13}\text{CO}_2$ метка была обнаружена во всех четырех группах почвенной фауны, что, безусловно, связано с более быстрым проведением продуктов фотосинтеза в корни у травянистых растений по сравнению с деревьями. Общая ассимиляция меченого углерода достигала 22 мкг С/м² у коллембол, 10 мкг С/м² у червей и 6 мкг С/м² у

почвенных клещей. Эти величины сопоставимы с полученными нами в отношении основной части помеченных почвенных сапрофагов: личинок Sciaridae и диплопод (табл. 11 Приложения). Однако, в нашем эксперименте малоцетинковые черви не содержали метки.

В работе Поллиер с коллегами (Pollieger et al. 2007) исследовалось распространение метки (повышенная доля атомов ^{12}C в углекислом газе) в почвенных беспозвоночных, обитавших в смешанном лесу. Были оборудованы три типа модельных площадок: в одних доступ метки в почву был возможен лишь через выделения корней деревьев, в других – лишь через опад, в третьем типе площадок оба этих пути были открыты. Среди беспозвоночных, собранных в первом типе площадок, трофически связаны с ризодепозитами оказались коллемболы (*Onychiurus* sp., *Tomocerus* sp., *Dicyrtoma* sp., Entomobryidae), слизни *Arion* sp., дождевые черви *Aporrectodea longa*, *Octolasion tyrtaeum*, мокрицы *Trichoniscus pusillus*, хищные многоножки *Lithobius crassipes*, *Necrophloeophagus longicornis*, а также ряд видов клещей. Среди этих же беспозвоночных, собранных на площадках, содержащих только меченый опад, не было ни одного вида, имевших достоверное содержание метки. Кивсяки *Glomeris* sp. содержали метку на площадках с меченым опадом, но в их тканях не было обнаружено метки на площадках с мечеными выделениями корней. Интенсивность метки в эксперименте была невысока, что предопределило большую вероятность получения ложноотрицательных результатов. Тем не менее, список помеченных таксонов среди сапрофагов очень схож с нашим. Возможным путем появления метки из корней деревьев в тканях червей может служить корневой опад, который был потреблен червями, или же заглатывание содержащих метку микроскопических обитателей ризопланы, которые первыми среди консументов утилизируют ризодепозиты (Bonkowski et al. 2009).

В работе Айсфеллер и коллег молодые деревья бука (*Fagus sylvatica*) и ясеня (*Fraxinus excelsior*) были перемещены в контейнеры с почвой (диаметр 25 см, высота 45 см) и экспонированы в атмосфере, содержащей $^{13}\text{CO}_2$, в течение пяти месяцев (Eissfeller et al. 2013). Среди почвенных беспозвоночных, собранных из контейнеров с почвой в конце эксперимента, наибольшие средние величины $\delta^{13}\text{C}$ были у четырех видов косянок из рода *Lithobius*, землянок *Strigamia acuminata*, а также сенокосцев, мокриц и коллембол. Почвенные пауки (*Hahnia pusilla* и *Ozyptila trux*) содержали незначительное количество метки, сходное с результатами нашего эксперимента. Величины $\delta^{13}\text{C}$ первичных сапрофагов – диплопод рода *Glomeris* – составили от -20 до -10‰, что очень похоже на результаты, полученные в нашем эксперименте для диплопод *L. proximus* и *P. denticulatus*. Интересно отметить, что сходные величины ассимиляции метки в пауках и диплоподах получены в экспериментах с очень сильно, на порядки, различающимся количеством внесенного в систему ^{13}C . Таким образом, таксономический состав утилизовавших коревой углерод беспозвоночных был сходен во всех исследованиях.

Сапрофаги представлены кивсяками, мокрицами, коллемболами, панцирными клещами и дождевыми червями, хищники – губоногими многоножками, личинками мягкотелок и жужелиц, пауками из семейств Thomisidae и Linyphiidae.

Полученные данные о заметном вкладе углерода валежа и выделений корней в энергетику многих таксономических и функциональных групп почвенной мезофауны позволяют заключить, что листовой и корневой опад – не единственные источники энергии в детритных пищевых сетях. Высокая скорость встраивания углерода из корневых выделений в ткани хищных беспозвоночных заставляет предполагать наличие коротких трофических цепей между выделениями корней и хищниками, в том числе потребление растительных тканей некоторыми группами хищников. С этой точки зрения наши данные согласуются с концепцией широкого распространения полифагии (в том числе питания объектами, принадлежащими разным трофическим уровням) в детритных пищевых сетях (Polis and Strong 1996). Полученная нами информация о наличии сильной трофической связи между проволочниками, населявшими валеж, и древоразрушающими базидиомицетами, актуальна для учета регуляторных механизмов обилия древоразрушающих грибов, играющих важную роль в круговороте углерода и азота в детритных пищевых сетях (Ekblad et al. 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

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

Ряд других источников энергии также вносит вклад в энергетику определенных функциональных групп почвенной мезофауны. Стабилизированное органическое вещество почвы, обогащенное ^{13}C и ^{15}N по сравнению с опадом, осваивается (при посредстве микроорганизмов) популяциями геобионтных сапрофагов (энхитреид, дождевых червей, почвенных коллембол) и питающихся ими хищников (личинки бекасниц и ктырей), что подтверждается их изотопным составом. Органические вещества, поставляемые в почву живыми корнями древесных растений, потребляются широким кругом таксонов почвенной мезофауны, относящихся к разным трофическим уровням. Углерод, содержащийся в валеже сильной степени деструкции, утилизируется почвенными сапрофагами опосредованно, путем питания сапротрофной микрофлорой, разлагающей древесину. Однако специализированные древоразрушающие базидиомицеты, вероятно, достаточно хорошо защищены от микофагии, и активно потребляются только личинками щелкунов. Микоризные грибы, подобно древоразрушающим базидиомицетам, также имеют значительные энергетические ресурсы, которые могут вкладываться в защиту от микофагов. Возможно, именно с этим связано практически полное отсутствие (исключение: некоторые личинки Curculionidae) в лесных экосистемах почвенных сапрофагов, имеющих сходный с микоризными грибами изотопный состав, т.е. специализирующихся на питании микоризными грибами. Напротив, большинство беспозвоночных по изотопному составу углерода ближе к сапротрофным грибам, имеющих относительно слабый защитный аппарат. Несмотря на выгодное для потенциальных

консументов соотношение C:N в клетках почвенных водорослей, нами не было обнаружено заметного вклада этих организмов в энергетику модельных групп почвенной мезофауны.

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

ВЫВОДЫ

1. По данным изотопного анализа, структура трофических ниш в сообществе почвенных беспозвоночных детритного блока в бореальных и гемибореальных лесах весьма однородна и мало зависит от локальных условий.
2. Хищных беспозвоночных можно разделить на три трофические гильдии: (1) хищники, потребляющие преимущественно сапрофагов (в эту группу входят *Lithobiidae*, *Geophilidae*, *Elateridae* и *Rhagionidae*); (2) хищники, трофически связанные с сапрофагами, фитофагами и/или растениями (*Cantharidae*, *Linyphiidae*, *Thomisidae* и *Carabidae*); (3) хищники-полифаги, в рацион которых входят сапрофаги, фитофаги и хищники (*Lycosidae*, *Gnaphosidae*, *Staphylinidae* и *Asilidae*).
3. Подвижные подстилочные хищники из семейств *Carabidae*, *Lithobiidae*, *Lycosidae*, *Thomisidae* связывают локальные пищевые цепи, поддерживая функциональное единство детритных сетей в пределах в пределах биотопа (или соседствующих биотопов).
4. В условиях средней тайги численность почвенной мезофауны в валеже значительно выше, чем в почве. Однако доминирующие в древесине сильной степени деструкции специализированные базидиомицеты не служат пищевым ресурсом для большинства почвенных сапрофагов, за исключением личинок жуков-щелкунов.
5. По данным полевого эксперимента, почвенные водоросли не играют значительной роли в энергетике почвенных беспозвоночных (коллембол, проволочников, косянок).
6. Органические вещества, поставляемые в почву живыми корнями древесных растений, играют заметную роль в энергетике почвенной мезофауны. Внесенная в крону ели ^{13}C - CO_2 метка уже через 3-4 дня была обнаружена в тканях почвенных сапрофагов и хищников. Тесная трофическая связь с корнями выявлена у личинок мух-толстоножек (*Bibio* sp., метка обнаружена у 32% особей), косянок (*Lithobius curtipes*, 19%), личинок жужелиц (*Amara brunnea*, 16%) и имаго жуков-стафилинид (25% особей).

Благодарности

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в ризосфере преобладающих растений лесных биогеоценозов // Экология. 1972. №1. С. 45-52.
2. Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
3. Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. №11. С. 1327-1333.
4. Бабенко А.Б. Определитель коллембол фауны СССР. Общая часть, определительные таблицы семейств и родов. М.: Наука, 1988. 214 с.
5. Ваганов Е.А., Ведрова Э.Ф., Верховец С.В., Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Круглов В.Б., Онучин А.А., Сухинин А.И., Шибистова О.Б. Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 4. С. 631-649.
6. Вишнякова В.Н. Отряд Blattodea. Таракановые. Историческое развитие класса насекомых. М.: 1980. С. 136-145.
7. Гиляров А.М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. 2002. №. 11. С. 71-74.
8. Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. №. 11. С. 29-37.
9. Гиляров М.С. Факторы, определяющие вредоносность почвенных вредителей // Защита растений, сб. 1937. Т. 13. С. 41-53.
10. Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. № 4. С. 48-77.
11. Гиляров М.С. Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных // Доклады Академии Наук. 1944. № 43. С. 283-285.
12. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд-во Академии наук СССР, 1949. 181 с.
13. Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. 1951. Т. 31, вып. 2. С. 161-169.
14. Гиляров М.С. Некоторые основные положения экологии наземных беспозвоночных // Журнал Общей Биологии. 1973 Т. 34. С. 795-806.
15. Гиляров М.С. Биогеоценология и агроценология / Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 8-22.
16. Головач С.И. Двупарноногие многоножки. М.: ВИНТИ, 1980. 63 с.
17. Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 143 с.
18. Гончаров А.А., Тиунов А.В. Трофические цепи в почве // Журнал Общей Биологии. 2013. т.74, №6. С. 450-462.
19. Гродзинский В.А. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Урожай, 1965.
20. Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Athoinae. Триба Stenicerini. Л.: Наука, 1989. 295 с.
21. Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: Академкнига, 2002. 282 с.

22. Добровольский Г.В., Бабьева И.П., Богатырев Л.Г. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. М: Наука, 2003. 364 с.
23. Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) Европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 206 с.
24. Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978. 124 с.
25. Домрачева Л.И. Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1974. 24 с.
26. Ермаков И. П. Физиология растений // М.: Academia, 2005. 247 с.
27. Ермоленко П.М. Сезонная динамика опада хвои и листьев древесных пород в черневом поясе Западного Саяна // Энтомологические исследования в Сибири. 2002. С. 181-187.
28. Ефремов А.А., Павлова Е.С., Оффан К.Б., Кротова И.В. Получение целлюлозосодержащих продуктов из скорлупы кедровых орехов в условиях органосольвентного способа в среде уксусной кислоты // Химия растительного сырья. 1998. № 3. С. 87-92.
29. Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Аврова А.Ф. Строение и пространственно-временная изменчивость накопления подстилки в болотных березняках западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 84-94.
30. Жаворонкова Т.Н. Некоторые особенности строения жужелиц в связи с характером их питания // Энтомологическое обозрение. 1969. Вып. 4. С. 729-744.
31. Заварзин Г.А., Кудеяров В.Н. Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России // Вестник Российской академии наук. 2006. Т. 76, №. 1. С. 14-24.
32. Залеская Н.Т., Рыбалов Л.Б. Фауна мокриц (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) Москвы и Московской области / Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 170-178.
33. Залеская Н.Т., Титова Л.П. Губоногие многоножки (Chilopoda) // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. 1980. Т. 7. С. 63-131.
34. Зенкова И.В., Петрашова Д.А. Структура и динамика популяции *Monotarsobius curtipes* (Mugilopoda, Chilopoda) на северной периферии ареала // Экология. 2008. №. 6. С. 449-455.
35. Зенова Г. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли: Учебное пособие. М.: МГУ, 1990. 80 с.
36. Каплин В.Г. Комплексы почвенных беспозвоночных животных песчаных пустынь южной подзоны. Ашхабад: Ылым, 1978. 159 с.
37. Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.
38. Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л.: Наука, 1976. 212 с.
39. Козловская Л.С., Марьина Н.М. Влияние личинок элатерид (Coleoptera, Elateridae) на почвенную микрофлору / Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, 1966. С. 33-35.
40. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. Его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1980. 314 с.
41. Кононова М.М., Мишустин Е.Н., Штина Э.А. Микроорганизмы и трансформация органического вещества почвы // Почвоведение. 1972. №. 3. С. 95-105.

42. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей, 2005. 243 с.
43. Кузнецова С.А., Александрова Н.Б., Кузнецов Б.Н. Состав и превращения основных компонентов автогидролизованной древесины сосны, ели и осины // Химия в интересах устойчивого развития. 2001. №9. С. 655-665.
44. Кузяков Я.В. Изотопно-индикаторные исследования транслокации углерода растениями из атмосферы в почву (обзор литературы) // Почвоведение. 2001. № 1. С. 36-51.
45. Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 156 с.
46. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Экология. 2013. № 1. С. 3-10.
47. Мазуркин П.М., Михайлова С.И. Распределение фитомассы травы и деревьев в лесном фитоценозе // Современные проблемы науки и образования. 2009. №4. С. 26-37.
48. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009. №12. С. 1432-1445.
49. Мамаев Б.М. Биология насекомых-разрушителей древесины. М.: ВИНТИ, 1977. 214 с.
50. Марфенина О. Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
51. Матвеев В.А. Почвенная мезофауна сложных ельников и ее изменение при рубке леса и смене пород // Научные труды Государственного природного заповедника "Большая Кокшага". 2011. Вып. 5. С. 208-234.
52. Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. 343 с.
53. Методы почвенно-зоологических исследований [ред. М.С. Гиляров]. М.: Наука, 1975. 280 с.
54. Модели изменения биосферы на основе баланса углерода (по натурным и спутниковым данным и с учетом вклада бореальных экосистем) [ред. Е.А. Ваганов, А.М. Федоров]. Новосибирск, 2009. 98 с.
55. Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агропромиздат, 1989. 368 с.
56. Негроров О.П., Негророва Е.А. Эколого-фаунистическая характеристика дождевых червей Воронежской области. Воронеж: ИПЦ ВГУ, 2007. 43 с.
57. Никитин В.М., Оболенская А.В., Щеголев В.П. Химия древесины и целлюлозы. М.: Лесная промышленность, 1978. 367 с.
58. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 741 с.
59. Определитель обитающих в почве личинок насекомых [ред. М.С. Гиляров]. М.: Наука, 1964. 920 с.
60. Перель Т.С. Жизненные формы Lumbricidae // Журнал общей биологии. 1975. № 36. С. 189-202.
61. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных // М.: КМК, 2007. 147 с.
62. Приклонский С.Г., Тихомиров В.Н. Окский заповедник. М.: Мысль, 1989. 310 с.
63. Прокушкин С.Г., Степень Р.А., Прокушкин А.С., Каверзина Л.Н. Водорастворимые

- органические вещества сосновых подстилок и их аллелопатическая роль // Химия растительного сырья. 1998. № 3. С. 13-20.
64. Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов Северного Вьетнама // Зоологический Журнал. 1998. 77 (1). С. 117-132.
65. Радюкина А.Ю. Влияние валежа на лесные почвы. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2007. 119 с.
66. Решетникова Н.М., Королькова Е.О., Новикова Т.А. Флора и фауна заповедников. Сосудистые растения заповедника «Полистовский». Москва, 2006. 96 с.
67. Рыбалов Л.Б. Сравнительная характеристика населения почвенной мезофауны в евтрофных болотах и заболоченных лесах Приокско-Террасного заповедника / Изучение экосистем Приокско-Террасного Государственного Биосферного заповедника. Пущино, 1991. С. 88-120.
68. Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. Разнообразие почвенной мезофауны в северотаежных биогеоценозах бассейна реки Каменная (Карелия) // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 4. С. 403-412.
69. Семенина Е.Э. Изотопный анализ трофической дифференциации почвообитающих коллембол. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2010. 138 с.
70. Семенюк И.И. Трофическая и топическая специализация диплопод (Diplopoda, Mugiropoda) как механизм поддержания видового разнообразия таксоцена. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2012. 161 с.
71. Семенюк И.И., Тиунов А.В. Трофическая дифференциация видов в сообществе диплопод (Diplopoda, Mugiropoda) по данным изотопного анализа / Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: КМК, 2011. С. 254-273.
72. Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Алейников А.А. Почвы и почвенный покров таежного пояса Северного Урала (верховья реки Печора) // Почвоведение. 2013. №8. С. 1-13.
73. Скопинцев Б.А., Бакулина А.Г., Бикбулатова Е.М., Кудрявцева Н.А. Действие токсичных видов сине-зеленых водорослей на различные фазы развития кровососущих комаров и некоторых гидробионтов // Биологическое самоочищение и формирование качества воды. 1975. 77 с.
74. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
75. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67-78.
76. Смирнова О.В., Торопова Н. А., Луговая Д. Л., Алейников А. А. Методология исследования популяционной организации и сукцессионной динамики лесных экосистем (биогеоценозов) / Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки [отв. ред. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская]. М.: КМК, 2010. С. 20-40.
77. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 129-144.
78. Соболева-Докучаева И.И. Использование серологического метода для определения роли жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36, вып. 5. С. 749-760.

79. Соболева-Докучаева И.И., Солдатова Т.А. Влияние экологических условий сельскохозяйственной культуры на хищных почвенных жесткокрылых (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) / Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 120-130.
80. Стороженко В.Г. Грибные дереворазрушающие комплексы в генезисе еловых биогеоценозов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 1994. 43 с.
81. Стороженко В.Г. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. С. 279-283.
82. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
83. Стриганова Б.Р. Питание дождевых червей *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) в субарктике // ДАН. 1985. 284 (1). С. 253-256.
84. Стриганова Б.Р. Системный анализ биоценологических связей в почвенных сообществах / Чтения памяти академика М.С. Гилярова. 1 октября 2002 г. М.: КМК, 2006. 80 с.
85. Стриганова Б.Р., Емец В.М. Закономерности пространственно-временной динамики разнообразия почвенной мезофауны на примере жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) // Известия РАН. Серия биологическая. 1998. №6. С. 717-724.
86. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: КМК, 2005. 234 с.
87. Тиунов А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты. Дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2007а. 284 с.
88. Тиунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. 2007б. №4. С. 475-489.
89. Тихомирова А.Л. Некоторые сравнительные данные по экологии и поведению жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. 1967. Т. 46, №. 12. С. 1785-1798.
90. Тихомирова А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР) // М.: Наука, 1973. 191 с.
91. Тихомирова А.Л. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Подмосковья / Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 201-222.
92. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. 455 с.
93. Трефилова О.В. Интенсивность гетеротрофного дыхания в сосняках средней тайги: сравнительный анализ методов оценки // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, №. 4-5. С. 467-473.
94. Тыщенко В.П. Определитель пауков европейской части СССР. Л.: Наука, 1971. 283 с.
95. Уранов А.А. Фитогенное поле / Проблемы современной ботаники. М.: Наука, 1965. С. 251-254.
96. Филимонова Ж.В. Энхитреиды (Oligochaeta, Enchytraeidae) в биотестировании и контроле загрязнения почв. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2000. 276 с.
97. Цуриков С.М., Гончаров А.А., Тиунов А.В. Изотопный состав ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) разных тканей жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) и его изменения в онтогенезе // Зоологический журнал, в печати.
98. Филиппович Ю.Б. Основы биохимии. М.: Агар, 1999. 512 с.
99. Чернова Н.М., Бокова А.И., Варшав Е.В., Голощапова Н.П., Савенкова Ю.Ю. Зоофагия у коллембол // Зоологический Журнал. 2007. 86 (8). С. 1-13.

100. Шарова И.Х. Жизненные формы жуличиц // М.: Наука, 1981. 360 с.
101. Шиленкова О.Л., Тиунов А.В. Влияние доступного углерода на обилие коллембол и скорость деструкции опада: лабораторный эксперимент // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 478-483.
102. Шилова Е.И. О численности состава и массе беспозвоночных подзолистых почв // Вестник Ленинградского университета. 1950. № 1. С. 21-30.
103. Шилова Е.И. К биологической характеристике профиля подзолистой почвы // Почвоведение. 1951. №9. С. 536-548.
104. Штина Э.А. Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве / Разложение растительных остатков в почве [ред. М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова]. М.: Наука, 1985. С. 90-104.
105. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 144 с.
106. Щигель Д.С. Комплексы жесткокрылых-обитателей трутовых грибов Восточно-Европейской равнины и Крыма // Бюллетень: Отдел биологический. 2002. Т. 107, № 1. С. 8-21.
107. Akamatsu F., Toda H., Okino T. Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios // Ecological Research. 2004. V. 19, no. 6. P. 655-662.
108. Albers D., Migge S., Schaefer M., Scheu S. Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce // Soil Biology and Biochemistry. 2004. V. 36 (1). P. 155-164.
109. Albert A.M. Energy budgets for populations of long-lived arthropod predators (Chilopoda: Lithobiidae) in an old beech forest // Oecologia. 1983. V. 56, no. 2-3. P. 292-305.
110. Anderson J.M. The enigma of soil animal species diversity / Progress in soil zoology [ed. J. Vanek]. Prague: Academia, 1975. P.51-58.
111. Anderson W.B., Polis G.A. Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes // Oikos. 1998. V. 81. P. 75-80.
112. Andren O., Brussaard L., Clarholm M. Soil organism influence on ecosystem-level processes – bypassing the ecological hierarchy? // Applied Soil Ecology. 1999. V. 11. P. 177-188.
113. Ashe J.S. Major features of the evolution of relationships between gyrophaenine staphylinid beetles (Aleocharinae) and fresh mushrooms / Fungus-insect relationships. Perspectives in ecology and evolution [ed. Q. Wheeler]. Columbia: University press, 1984. 519 p.
114. Barber H. S. Traps for cave-inhabiting insects // Journal Elisha Mitchell Science Society. 1931. V. 46, no. 3. P. 259-266.
115. Barois I., Lavelle P. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // Soil Biology and Biochemistry. 1986. V. 18. P. 539-541.
116. Bauer T. The behavioral strategy used by imago and larva of *Notiophilus biguttatus* in hunting collembola // Misc. pap. landbouwhoges. Wageningen. 1979. P. 133-142.
117. Bauer T. How to capture springtails on the soil surface: the method of *Loricera pilicornis* // Rep. of 5th meeting eur. car. 1986. P. 43-48.
118. Baylis I.P., Cherrett I.M., Ford I.B. A survey of the invertebrates feeding on living clover roots (*Trifolium repens* L.) using ³²P as a radiotracer // Pedobiologia. 1986. V. 29. P. 201-208.
119. Bayon C., Etievant P. Methanic fermentation in the digestive tract of a xylophagous insect: *Oryctes nasicornis* larva (Coleoptera; Scarabaeidae) // Experientia. 1980. V. 36. P. 154-155.

120. Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science, 1996. 1068 p.
121. Belcher J.N., Miller J.D.A. Studies on the growth on Xanthophyceae in pure culture. IV Nutritional types amongst the Xanthophyceae // Archives of Microbiology. 1960. Bd 36, №3. P. 51-62.
122. Ben-David M., Flynn R.W., Schell D.M. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis // Oecologia. 1997. V. 111. P. 280-291.
123. Beylich A., Graefe U. Relationships between microannelid and earthworm activity // Agriculture and Forestry Research. 2012. Special Issue 357. P. 1-12.
124. Berg B., Ekbohm G. Litter mass loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest // Canadian Journal of Botany. 1991. V. 69. P. 1449-1456.
125. Berg B., McLaugherty C. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer, 2008. 338 p.
126. Berg M.P., Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure // Oikos. 2007. V. 116. P. 1789-1804.
127. Bonkowski M., Villenave C., Griffiths B. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots // Plant and Soil. 2009. V. 321. P. 213-233.
128. Bouchard S.S., Bjorndal K.A. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems // Ecology. 2000. V. 81. P. 2305-2313.
129. Bouche M.B. Strategies lombriciennes / Soil Organisms as Components of Ecosystems [eds. U. Lohm, T. Persson]. Stockholm: Ecological Bulletin, 1977. P. 122-132.
130. Brerton J.L.G. The distribution of woodland isopods // Oikos. 1957. V. 8. P. 75-106.
131. Briones M.J.I., Garnett M.H., Pearce T.G. Earthworm ecological groupings based on ^{14}C analysis // Soil Biology and Biochemistry. 2005. V. 37. P. 2145-2149.
132. Briones M.J.I., Ineson P. Use of ^{14}C carbon dating to determine feeding behaviour of enchytraeids // Soil Biology and Biochemistry. 2002. V. 34. P. 881-884.
133. Brooks J.R., Flanagan L.B., Buchmann N., Ehleringer J.R. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms // Oecologia. 1997. V. 110 (3). P. 301-311.
134. Byzov B.A. Intestinal microbiota of millipedes / Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Berlin: Springer, 2006. P. 89-114.
135. Caut S., Angulo E., Courchamp F. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction // Journal of Applied Ecology. 2009. V. 46. P. 443-453.
136. Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // Soil Biology and Biochemistry. 2005. V. 37. P. 1718-1725.
137. Cheng Y., Han Y., Wang Q., Wang Z. Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length, and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation // Frontiers of Biology in China. 2006. V. 1(3). P. 310-317.
138. Chu T.L., Szabo I.M. Szabo I. Nocardioform gut actinomycetes of *Glomeris hexasticha* Brandt (Diplopoda) // Biology and Fertility of Soils. 1987. V. 3. P. 113-116.
139. Clements J.C., Doucet D.A., McCorquodale D.B. Establishment of a European cockroach, *Ectobius lapponicus* (L.) (Dictyoptera: Blattodea), in the Maritime Provinces of eastern Canada // Journal of Acadian Entomological Society. 2013. V. 9. P. 4-7.

140. Cortez J., Bouche M.B. Do earthworms eat living roots // *Soil Biology and Biochemistry*. 1992. V. 24. P. 913-915.
141. Craig L., Riekel C., Herberstein M.E., Webe R.S., Kaplan D., Pierce N.E. Evidence for diet effects on the composition of silk proteins produced by spiders // *Molecular Biology and Evolution*. 2000. V. 17. P. 1904-1913.
142. Crotty F.V., Adl S.M., Blackshaw R.P., Murray P.J. Using stable isotopes to differentiate trophic feeding channels within soil food webs // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2012. V. 59 (6). P. 520-526.
143. Crowther T.W., Stanton D.W., Thomas S.M., A'Bear A.D., Hiscox J., Jones T.H., Boddy L. Top-down control of soil fungal community composition by a globally distributed keystone consumer // *Ecology*. 2013. V. 94 (11). P. 2518-2528.
144. Darby B.J., Neher D.A. Stable isotope composition of microfauna supports the occurrence of biologically fixed nitrogen from cyanobacteria in desert soil food webs // *Journal of Arid Environments*. 2012. V. 85. P. 76-78.
145. Darwin C. The formation of vegetable mould through the action of worms with observations of their habits. London: Murray, 1881. 298 p.
146. De Vos P. Endospore-forming soil bacteria. Springer, 2011. 347 P.
147. Didden W.A.M. Ecology of terrestrial Enchytraeidae // *Pedobiologia*. 1993. V. 37, no. 1. P. 2-29.
148. Downes B.J., Lake P.S., Schreiber E.S.G. Spatial variation in the distribution of stream invertebrates – implications of patchiness for models of community organization // *Freshwater Biology*. 1993. V. 30. P. 119-132.
149. D'Arcy-Burt S., Blackshaw R.P. Bibionids (Diptera: Bibionidae) in agricultural land: a review of damage, benefits, natural enemies and control // *Annals of Applied Biology*. 1991. V. 118, no. 3. P. 695-708.
150. Dunger W. Untersuchungen über Laubstreuersetzung durch Collembolen // *Zoologische Jahrbuecher. Abteilung fuer Systematic Oekologie und Geographie der Tiere*. 1956. V. 84. P. 75-98.
151. Dunger W. Ueber die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden - Makrofauna im Auenwald // *Zoologische Jahrbuecher. Abteilung fuer Systematic Oekologie und Geographie der Tiere*. 1958. V. 86, no. 2. P. 174-193.
152. Dyer L.A., Letourneau D. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs // *Ecology letters*. 2003. V. 6, is. 1. P. 60-68.
153. Ekblad A., Wallander H., Godbold D.L., Cruz C., Johnson D., Baldrian G., Plassard C. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling // *Plant and Soil*. 2013. V. 366 (1-2). P. 1-27.
154. Eissfeller V., Beyer F., Valtanen K., Hertel D., Maraun M., Polle A., Scheu S. Incorporation of plant carbon and microbial nitrogen into the rhizosphere food web of beech and ash // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. V. 62. P. 76-81.
155. Eitzinger B. Molecular Analysis of Centipede Predation. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen. Göttingen, 2013. 145 p.
156. Erdmann G., Otte V., Langel R., Scheu S., Maraun M. The trophic structure of bark-living oribatid mite communities analysed with stable isotopes (^{15}N , ^{13}C) indicates strong niche differentiation // *Experimental and Applied Acarology*. 2007. V. 41 (1-2). P. 1-10.
157. Fahey T.J., Hughes J.W., Pu M., Arthur M. Root decomposition and nutrient flux following whole-tree harvest of northern hardwood forest // *Forest Science*. 1988. V. 34. P. 744-768.

158. Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 1989. V. 40. P. 503-537.
159. Federmann C. Investigations on habitat choice of the carabid beetles *P. nigrita*, *P. minor* and *P. anthracinus* // *Rep. 4th symp. car.* 1983. P. 141-146.
160. Fisher B.M., Schatz H., Maraun M. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem // *Experimental and applied acarology*. 2010. V. 52, no. 3. P. 221-237.
161. Forbes S.A. The food relations of the Carabidae and Coccinellidae // *The Canadian Entomologist*. 1883. V. 15, no. 1. P. 13-14.
162. Fukuzawa K., Shibata H., Takagi K., Satoh F., Koike T., Sasa K. Vertical distribution and seasonal pattern of fine-root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: implication of the understory vegetation, Sasa dwarf bamboo // *Ecological research*. 2007. V. 22 (3). P. 485-495.
163. Gange A. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth // *Trends in Ecology and Evolution*. 2000. V. 15. P. 369-372.
164. Gardiner R.B., Jarvis W.R., Shipp J.L. Ingestion of *Pythium* spp. by larvae of the fungus gnat *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) // *Annals of Applied Biology*. 1990. V. 116, no. 2. P. 205-212.
165. Garvey J.E., Rettig J.E., Stein R.A., Lodge D.M., Klosiewski S.P. Scale-dependent associations among fish predation, littoral habitat, and distributions of crayfish species // *Ecology*. 2003. V. 84. P. 3339-3348.
166. Ghilarov M.S. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil? // *Ecological Bulletins*. 1977. V. 25. P. 593-597.
167. Gisin H. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels // *Revue Suisse de Zoologie*. 1943. V. 50. P. 131-224.
168. Gleixner G. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies // *Ecological Research*. 2013. V. 28, no. 5. P. 683-695.
169. Gongalsky K.B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. V. 57. P. 182-191.
170. Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V., Savin F.A. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north-south gradient in Russia // *Applied Soil Ecology*. 2004. V. 25, no. 2. P. 111-122.
171. Gratton C., Donaldson J., Vander Zanden M.J. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in northeast Iceland // *Ecosystems*. 2008. V. 11(5). P. 764-774.
172. Gwiazdowicz D.J., Kamczyc J., Rakowski R. Mesostigmatid mites in four classes of wood decay // *Experimental and Applied Acarology*. 2011. V. 55, no. 2. P. 155-165.
173. Gunn A., Cherrett J.M. The exploitation of food resources by soil meso- and macro invertebrates // *Pedobiologia*. 1993. V. 37. P. 303-327.
174. Hairston N.G, Smith F.E, Slobodkin L.B. Community structure, population control, and competition // *The American Naturalist*. 1960. V. XCIV, no. 879. P. 421-425.
175. Halaj J., Peck R.W., Niwa C.G. Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: a stable isotope analysis with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ // *Pedobiologia*. 2005. V. 49, no. 2. P. 109-118.
176. Handley L.L., Scrimgeour C.M. Terrestrial plant ecology and ^{15}N natural abundance: the present limits to interpretation for uncultivated systems with original data from a Scottish old field //

Advances in Ecological Research. 1997. V. 27. P. 133-212.

177. Harmon M.E., Krankina O.N., Sexton J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics // Canadian Journal of Forest Research. 2000. V. 30. P. 76-84.
178. Hart K.M., Oppenheimer S.F., Moran B.W., Allen C.C.R., Kouloumbos V., Simpson A.J., Kulakov L.A., Barron L., Kelleher B.P. CO₂ uptake by a soil microcosm // Soil Biology and Biochemistry. 2013. V. 57. P. 615-624.
179. Hashimoto M., Kaneko N., Ito M.T., Toyota A. Exploitation of litter and soil by the train millipede *Parafontaria laminata* (Diplopoda: Xystodesmidae) in larch plantation forests in Japan // Pedobiologia. 2004. V. 48. P. 71-81.
180. Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2005. V. 36. P. 191-218.
181. Hecky R.E., Hesslein R.H. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis // Journal of the North American Benthological Society. 1995. V. 14, no. 4. P. 631-653.
182. Hedlund K., Öchn M.S. Tritrophic interactions in a soil community enhance decomposition rates // Oikos. 2000. V. 88. P. 585-591.
183. Hengeveld R. Polyphagy, oligophagy and food specialisation in ground beetles // Netherlands Journal of Zoology. 1980. P. 564-584.
184. Hetrick L. A. Biology of the "love-bug", *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae) // Florida Entomologist. 1970. V. 53, no. 1. P. 23-26.
185. Hietz P., Wanek W., Popp M. Stable isotopic composition of carbon and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect // Plant, Cell and Environment. 1999. V. 22, no. 11. P. 1435-1443.
186. Hildrew A.G., Townsend C.R., Asham A.H. The predatory Chironomidae of an iron-rich stream: Feeding ecology and food web structure // Ecological Entomology. 1985. V. 10. P. 403-413.
187. Hladilek E. E. The role of spiders in the detrital food web of an eastern deciduous forest. Dis. ... Doctor of Philosophy. University of Kentucky, 2008. 682 p.
188. Hoering T. The isotopic composition of the ammonia and the nitrate ion in rain // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1957. V. 12, no. 1. P. 97-102.
189. Hobbie E. A., Colpaert J. V. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants // New Phytologist. 2003. V. 157, no. 1. P. 115-126.
190. Hobbie E.A., Macko S.A., Shugart H.H. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence // Oecologia. 1999. V. 118, no. 3. P. 353-360.
191. Hoekman D., Bartrons M., Gratton C. Ecosystem linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs // Oecologia. 2012. V. 170, no. 3. P. 735-743.
192. Hopkin S.P., Read H.J. The biology of millipedes. Oxford University Press, 1992. 233 p.
193. Hyodo F., Kohzu A., Tayasu I. Linking aboveground and belowground food webs through carbon and nitrogen stable isotope analyses // Ecological research. 2010. V. 25, no. 4. P. 745-756.
194. Hyodo F., Tayasu I., Konate S., Tondoh J.E., Lavelle P., Wada E. Gradual enrichment of ¹⁵N with humification of diets in a below-ground food web: relationship between ¹⁵N and diet age determined using ¹⁴C // Functional Ecology. 2008. V. 22. P. 516-522.
195. Hyodo F., Tayasu I., Wada E. Estimation of the longevity of C in terrestrial detrital food webs using radiocarbon (¹⁴C): how old are diets in termites? // Functional Ecology. 2006. V. 20. P. 385-393.

196. Hubbell S.P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, 2001. 390 p.
197. Huhta V., Sulkava P., Viberg K. Interactions between enchytraeid (*Cognettia sphagnetorum*), microarthropod and nematode populations in forest soil at different moistures // Applied Soil Ecology. 1998. V. 9. P. 53-58.
198. Hunt H.W., Coleman D.C., Ingham E.R., Ingham R.E., Elliott E.T., Moore J.C., Rose S.L., Reid C.P.P., Morley C.R. The detrital food web in a shortgrass prairie // Biology and Fertility of Soils. 1987. V. 3. P. 57-68
199. Hunter M.D. Out of sight, out of mind: the impacts of root-feeding insects in natural and managed systems // Agricultural and Forest Entomology. 2001. V. 3, no. 1. P. 3-9.
200. Ikeda H., Kubota K., Kagawa A., Sota T. Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios // Ecological Entomology. 2010. V. 35. P. 307-316.
201. Ineson P., Anderson J.M. Aerobically isolated bacteria associated with the gut and faeces of the litter feeding macroarthropods *Oniscus asellus* and *Glomeris marginata* // Soil biology and biochemistry. 1985. V. 17 (6). P. 843-849.
202. Jenkinson D.S., Rayner J.H. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments // Soil Science. 1977. V. 123, no. 5. P. 298-305.
203. Johnson D., Krsek M., Wellington E.M.H., Stott A.W., Cole L., Bardgett R.D., Read D.J., Leake J.R. Soil invertebrates disrupt carbon flow through fungal networks // Science. 2005. V. 309. P. 1047.
204. Jones D.L., Nguyen C., Finlay R.D. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface // Plant Soil. 2009. V. 321. P. 5-33.
205. Jordan A., Jurasinski G., Glatzel S. Small scale spatial heterogeneity of soil respiration in an old growth temperate deciduous forest // Biogeosciences Discussions. 2009. V. 6, no. 5. P. 9977-10005.
206. Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 1989. V. 106. P. 89-109.
207. Kato Y., Hori M., Okuda N., Tayasu I., Takemon Y. Spatial heterogeneity of trophic pathways in the invertebrate community of a temperate bog // Freshwater Biology. 2010. V. 55 (2). P. 450-462.
208. Kaneda S., Kaneko N. The feeding preference of a collembolan (*Folsomia candida* Willem) on ectomycorrhiza (*Pisolithus tinctorius* (Pers.)) varies with mycelial growth condition and vitality // Applied Soil Ecology. 2004. V. 27. P. 1-5.
209. Kapuscinski S. Welniak (*Prosternon tessellatum* L.) (Coleoptera, Elateridae) - szkodnik grzyba prawdziwego (*Boletus edulus* Bull.) // Polskie pismo entomol. 1956. V. 24. P. 157-163.
210. Kerr P.H. Revision of the genera of the Rhagionidae of the world (Diptera: Brachycera). Dis ... Doctor of Philosophy. Maryland, 2004. 611 p.
211. Kleber M. What is recalcitrant soil organic matter? // Environmental Chemistry. 2010. V. 7. P. 320-332.
212. Kominoski J.S. Linking resource and consumer diversity to ecosystem function in a detritus-based watershed // Dis. ... Doctor of Philosophy. Athens, 2008. 195 P.
213. Kohzu A., Miyajima T., Tateishi T., Watanabe T., Takahashi M., Wada E. Dynamics of ¹⁵N natural abundance in wood-decomposing fungi and their ecophysiological implications // Isotopes in environmental and health studies. 2007. V. 43, no. 2. P. 83-94.

214. Krause A.E., Frank K.A., Mason D.M., Ulanowicz R.E., Taylor W.W. Compartments revealed in foodweb structure // *Nature*. 2003. V. 426. P. 282-285.
215. Kuzyakov Y., Domanski G. Carbon input by plants into the soil. Review // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2000. V. 163. P. 421-431.
216. Kuzyakov Y., Gavrichkova O. Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls // *Global Change Biology*. 2010. V. 16. P. 3386-3406.
217. Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects // *Soil Biology and Biochemistry*. 2000. V. 32. P. 1485-1498.
218. Lavelle P., Spain A.V. *Soil ecology*. Springer, 2001. 654 p.
219. Lawrence K.L., Wise D.H. Spider predation on forest floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition // *Pedobiologia*. 2000. V. 44. P. 33-39.
220. Lefroy E.C., Hobbs R.J., O'Connor M.H., Pate J.S. Agriculture as a mimic of natural ecosystems // *Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture*. 1999. V. 37. P. 1-13.
221. Lewis J.G.E. The food and reproductive cycles of the centipedes *Lithobius variegatus* and *Lithobius forficatus* in a Yorkshire woodland // *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1965. V. 144, no. 2. P. 269-284.
222. Lewis J.G.E. *The Biology of Centipedes*. Cambridge: University Press, 1981. 476 p.
223. Lindroth C.H. *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark, Part 1*. Copenhagen: Scandinavian Science, 1985. 225 p.
224. Lindroth, C.H. *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark, Part 2*. Copenhagen: Scandinavian Science, 1986.
225. Lindroth C.H. *Ground beetles of Fennoscandia*. Washington: The Nat. Sc. Found, 1992. 814 p.
226. Lorenz K., Lal R. *Carbon sequestration in forest ecosystems*. Springer, 2010. 277 p.
227. Lindahl B.O., Taylor A.F.S., Finlay R.D. Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests - towards a less 'phytcentric' perspective // *Plant and Soil*. 2002. V. 242. P. 123-135.
228. Lukesova A., Frouz J. Soil and freshwater micro-algae as a food source for invertebrates in extreme environments / *Soil and Freshwater Micro-Algae as a Food Source for Invertebrates in Extreme Environments* [ed. J. Seckbach]. Springer, 2007. P. 265-284.
229. Lund J.W.G. *Soil algae / Physiology and biochemistry of algae* [ed. R.A. Lewin]. N.Y.: Academic press, 1962. P. 759-770.
230. Maar M., Nielson T.G., Richardson K., Christaki U., Hansen O.S., Zervoudaki S., Christou E.D. Spatial and temporal variability of food web structure during the spring bloom in the Skagerrak // *Marine Ecology-Progress Series*. 2002. V. 239. P. 11-29.
231. MacArthur R. Environmental patterns affecting bird species diversity // *American Naturalist*. 1964. V. 98. P. 387-397.
232. MacAvoy S.E., Macko S.A., McIninch S.P., Garman G.C. Marine nutrient contributions to freshwater apex predators // *Oecologia*. 2000. V. 122. P. 568-573.
233. Makarov M.I., Malysheva T.I., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Glasser B. Consistent patterns of ¹⁵N distribution through soil profiles in diverse alpine and tundra ecosystems // *Soil Biology and Biochemistry*, 2008. V. 40 (5). P. 1082-1089.
234. Malézieux E. Designing cropping systems from nature // *Agronomy for sustainable development*. 2012. V. 32, no. 1. P. 15-29.

235. Malmström A., Persson T. Responses of Collembola and Protura to tree girdling – some support for ectomycorrhizal feeding // *Soil Organisms*. 2011. V. 83. P. 279-285.
236. Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso-and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // *Applied Soil Ecology*. 2009. V. 43 (1). P. 61-74.
237. Maloney D. The ecology of wolf spiders in lowbush blueberry agrosystems. The thesis for degree of master of science. Cornell University, 1999. 198 p.
238. Manton S.M. The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution. Oxford, 1977. 527 p.
239. Martin A., Cortez J., Barois I., Lavelle P. The production of intestinal mucus by earthworms: A key process in their interactions with the soil microflora // *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*. 1987. V. 24. P. 549-558.
240. Maraldo K. Enchytraeidae (Oligochaeta) in a changing climate. PhD thesis. University of Copenhagen, 2009. 127 p.
241. Maraun M., Alpehi J., Beste P., Bonkowski M., Buryr R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S. Indirect effects of carbon and nutrient amendments on the soil meso- and microfauna of a beechwood // *Biology and Fertility of Soils*. 2001. V. 34. P. 222-229.
242. Martinez del Rio C., Wolf N., Carleton S., Gannes L. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biological Reviews*. 2009. V. 84. P. 91-111.
243. May B.M. Immature stages of Curculionidae: Larvae of the soil-dwelling weevils of New Zealand // *Journal of the Royal Society of New Zealand*. 1977. V. 7, no. 2. P. 189-228.
244. Mayntz D., Toft S., Effect of nutrient balance on tolerance to low quality prey in a wolf spider // *Ekologia*. 2000. V. 19. P. 153-158.
245. McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // *Environmental Reviews*. 2001. V. 9. P. 1-59.
246. McCutchan J., Lewis W., Kendall C., McGrath C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. 2003. V. 102. P. 378-390.
247. McNabb D.M., Halaj J., Wise D.H. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis // *Pedobiologia*. 2001. V. 45, no. 4. P. 289-297.
248. Melillo J.M., Aber J.D., Linkins A.E., Ricca A., Fry B., Nadelhoffer K.J. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter / *Ecology of Arable Land—Perspectives and Challenges*. Springer, 1989. P. 53-62.
249. Mikola J., Bardgett R.D., Hedlund K. Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs // *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives* [eds. M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti]. Oxford, 2002. P. 169-180.
250. Mikola J., Setälä H. No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web // *Ecology*. 1998. V. 79. P.153-164.
251. Minelli A. The Myriapoda. Brill, 2011. 396 p.
252. Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., Ruitter P.C., Dong Q., Hastings A., Wall D.H. Detritus, trophic dynamics and biodiversity // *Ecology letters*. 2004. V. 7. P. 584-600.
253. Moore J.C., Hunt H.W. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems // *Nature*. 1988. V. 333. P. 261-263.

254. Moore J.C., de Ruiter P.C. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within below-ground food webs // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1991. V. 34. P. 371-397.
255. Moore J.C., de Ruiter P.C., Hunt H.W. The influence of ecosystem productivity on food web stability // *Science*. 1993. V. 261. P. 906-908.
256. Moore J.C., Walter D.W., Hunt H.W. Habitat compartmentation and environmental correlates to food chain length // *Science*. 1989. V. 243. P. 238-240.
257. Nentwig W. Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? // *Oecologia*. 1986. V. 96. P. 571-576.
258. Newsome S.D., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. A niche for isotopic ecology // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2007. V. 5 (8). P. 429-436.
259. Norton J.M., Smith J.L., Firestone M.K. Carbon flow in the rhizosphere of ponderosa pine seedlings // *Soil biology and biochemistry*. 1990. V. 22. P. 449-455.
260. Nyffeler M., Moor H., Foelix R. Spiders feeding on earthworms // *Journal of Arachnology*. 2001. V. 29. P. 119-124.
261. Oelbermann K., Scheu S. Stable isotope enrichment in a generalist predator: effect of prey quality // *Oecologia*. 2002. V. 130. P. 337-344.
262. Oelbermann K., Scheu S. Trophic guilds of generalist feeders in soil animal communities as indicated by stable isotope analysis ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Bulletin of entomological research*. 2010. V. 100, no. 5. P. 511-520.
263. Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T. Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis // *Ecological research*. 2009. V. 24 (6). P. 1351-1359.
264. Ostle N., Briones M.J.I., Ineson P., Cole L., Staddon P., Sleep D. Isotopic detection of recent photosynthate carbon flow into grassland rhizosphere fauna // *Soil Biology and Biochemistry*. 2007. V. 39. P. 768-777.
265. Paine R.T. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure // *Journal of Animal Ecology*. 1980. V. 49. P. 667-685.
266. Perkins M., McDonald R., Frank van Veen F., Kelly S., Rees G., Bearhop S. Important impacts of tissue selection and lipid extraction on ecological parameters derived from stable isotope ratios // *Methods in Ecology and Evolution*. 2013. V. 4. P. 944-953.
267. Persson H. Root dynamics in young Scots pine stand in central Sweden // *Oikos*. 1978. V. 30. P. 508-519.
268. Persson T., Lenoir L., Vegerfors B. Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates? // *Forest Ecology and Management*. 2013. V. 290. P. 30-39.
269. Phillips D.L., Gregg, J.W. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes // *Oecologia*. 2001. V. 127. P. 171-179.
270. Phillips D.L., Gregg J.W. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources // *Oecologia*. 2003. V. 136, no. 2. P. 261-269.
271. Phillips D.L., Newsome S.D., Gregg, J.W. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods // *Oecologia*. 2005. V. 144. P. 520-527.
272. Pimm S.L. *Food webs*. Springer, 1982. 111 p.
273. Pokarzhevskii A.D., Zaboyev D.P., Ganin G.N., Gordienko S.A. Amino acids in earthworms: Are earthworms ecosystemivorous? // *Soil Biology and Biochemistry*. 1997. V. 29, no. 3. P. 559-567.
274. Polis G.A., Strong D.R. Food web complexity and community dynamics // *The American naturalist*. 1996. V. 147, no. 5. P. 813-846.

275. Pollierer M.M., Dyckmans J., Scheu S., Haubert D. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ^{13}C fatty acid analysis // *Functional Ecology*. 2012. V. 26. P. 978-990.
276. Pollierer M.M., Langel R., Korner C., Maraun M., Scheu S. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs // *Ecology Letters*. 2007. V. 10. P. 729-736.
277. Ponge J.F., Arpin P., Vannier G. Collembolan Response to Experimental Perturbations of Litter Supply in a Temperate Forest Ecosystem // *European Journal of Soil Biology*. 1993. V. 29. P. 141-153.
278. Popp B., Graham B., Olson R., Hannides C., Lott M., Lopez-Ibarra G., Galvan-Magana F., Fry B. Insight into the trophic ecology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from compound-specific nitrogen isotope analysis of proteinaceous amino acids // *Terrestrial Ecology*. 2007. V. 1. P. 173-190.
279. Poser T. 1988. Chilopoden als Pradatoren in einem Laubwald // *Pedobiologia*. V. 31. P. 261-281.
280. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. 2002. V. 83, no. 3. P. 703-718.
281. Potapov A.M., Semenina E.E., Kurakov A.V., Tiunov A.V. Large $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and small $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope fractionation in an experimental detrital foodweb (litter–fungi–collembolans) // *Ecological research*, 2013. V. 28(6). P. 1069-1079.
282. Power W.E. Top-down and Bottom-up forces in food webs: do plants have primacy // *Ecology*. 1992. V. 73, no. 3. P. 733-746.
283. Power M.E., Rainey W.E. Food webs and resource sheds: towards spatially delimiting trophic interactions / *The ecological consequences of environmental heterogeneity* [eds. M.J. Hutchings, E.A. John, A.J.A. Stewart]. Oxford, 2000. P. 291-314.
284. Puppe D., Schrader S., Giesemann A., Gebauer G. Isotopic labelling of enchytraeids under FACE conditions: A possible way to analyse the residue-enchytraeid-soil system considering elevated atmospheric CO_2 concentrations // *Agriculture and Forestry Research*. 2012. Special Issue 357. P. 21-26.
285. Rall B.C., Kalinkat G., Ott D., Vucic-Pestic O., Brose U. Taxonomic versus allometric constraints on non-linear interaction strengths // *Oikos*. 2011. V. 120. P. 483-492.
286. Rayner A.D.M., Boddy L. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. Chichester, 1988. 587 p.
287. Rätty M., Huhta V. Earthworms and pH affect communities of nematodes and enchytraeids in forest soil // *Biology and Fertility of Soils*. 2003. V. 38, no. 1. P. 52-58.
288. Remen C., Persson T., Finlay R., Ahlstrom K. Responses of oribatid mites to tree girdling and nutrient addition in boreal coniferous forests // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. P. 2881-2890.
289. Roberts J., Taylor P., Uetz G.W. Kinship and food availability influence cannibalism tendency in spiders // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2003. V. 54. P. 416-422.
290. Roger P.A., Tirol A., Ardales S. Chemical composition of cultures and natural samples of N_2 -fixing blue-green algae from rice fields // *Biology and Fertility of Soils*. 1986. V. 2, no. 3. P. 131-140.
291. Rooney N., McCann K., Gellner G., Moore J.C. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature*. 2006. V. 442. P. 265-269.
292. Rosindell J., Hubbel S.P., Etienne R.S. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten // *Trends in Ecology and Evolution*. 2001. V. 26 (7). P. 340-348.
293. Rypstra A., Samu F. Size dependent intraguild predation and cannibalism in wolf spiders // *The*

Journal of Arachnology. 2005. V. 33. P. 390-397.

294. Samu F., Toft S., Kiss B. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1999. V. 45, no. 5. P. 349-354.
295. Sasakawa K., Ikeda H., Kubota T. Feeding ecology of granivorous carabid larvae: a stable isotope analysis // Journal of Applied Entomology. 2010. V. 134, no. 2. P. 116-122.
296. Schal C., Gautier J.Y., Bell W.J. Behavioural ecology of cockroaches // Biological Reviews. 1984. V. 59. P. 209-254.
297. Scheu S., Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community // Oecologia. 2000. V. 123, no 2. P. 285-296.
298. Scheu S., Folger M. Single and mixed diets in Collembola: effects on reproduction and stable isotope fractionation // Functional Ecology. 2004. V. 18, no. 1. P. 94-102.
299. Scheu S., Poser G. The soil macrofauna (Diplopoda, Isopoda, Lumbricidae and Chilopoda) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community structure // Applied Soil Ecology. 1996. V. 3, no. 2. P. 115-125.
300. Scheu S., Schaefer M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources // Ecology. 1998. V. 79, no. 5. P. 1573-1585.
301. Schmidt O., Dyckmans J., Black K. Bodenalgeln als C-Quelle für Bodentiere // Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft. 2003. V. 102. P. 397-398.
302. Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kogel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // Nature. 2011. V. 478. P. 49-56.
303. Setälä H., Huhta V. Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor // Ecology. 1991. V. 72, no. 2. P. 665-671.
304. Setälä H., Rissanen J., Markkola A.M. Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment // Oikos. 1997. V. 80. P. 112-122.
305. Shilenkova O.L., Tiunov A.V. Soil–litter nitrogen transfer and changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in decomposing leaf litter during laboratory incubation // Pedobiologia. 2013. V. 56, is. 3, P. 147-152.
306. Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // Proceedings of the Royal Society Biological Sciences. 2006. V. 273. P. 1-9.
307. Sih A., Crowley P., McPeck M., Petranka J., Strohmeier K. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments // Annual Review of Ecology and Systematics. 1985. V. 16. P. 269-311.
308. Smetana A. Staphylinidae, Staphylininae. Praha, 1958. 437 p.
309. Smithwick E.A., Mack M.C., Turner M.G., Chapin I.F.S., Zhu J., Balser T.C. Spatial heterogeneity and soil nitrogen dynamics in a burned black spruce forest stand: distinct controls at different scales // Biogeochemistry. 2005. V. 76 (3). P. 517-537.
310. Spain A.V., Saffigna P.G., Wood A.W. Tissue carbon source for *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta: Glossoscolecidae) in a sugarcane ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 1990. V. 22. P. 703-706.
311. Spain A.V., Lavelle P., Mariotti A. Stimulation of plant growth by tropical earthworms // Soil biology and Biochemistry. 1992. V. 24. P. 1629-1633.

312. Stadler M., Sterner O. Production of bioactive secondary metabolites in the fruit bodies of macrofungi as a response to injury // *Phytochemistry*. 1998. V. 49. P. 1013-1019.
313. Stenlid J., Penttilä R., Dahlberg A. Wood-decay basidiomycetes in boreal forests: distribution and community development / *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* [eds. L. Boddy, J. C. Frankland, P. van West]. Elsevier, 2008. P. 239–263.
314. Strickland M.S., Wickings K., Bradford M.A. The fate of glucose, a low molecular weight compound of root exudates, in the belowground foodweb of forests and pastures // *Soil Biology and Biochemistry*. 2012. V. 49. P. 23-29.
315. Strong D.R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems // *Ecology*. 1992. V. 73, no. 3. P. 747-754.
316. Sulkava P., Huhta V. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor // *Oecologia*. 1998. V. 116, no. 3. P. 390-396.
317. Swift M.J. The ecology of wood decomposition // *Science progress*. 1977. V. 64. P. 175-199.
318. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford, 1979. 372 p.
319. Szabo I.M., Marialigeti K., Chu T., Jager K., Szabo I., Contreras E., Ravasz K., Heydrich M., Palik E. On the ecology of nocardioform intestinal actinomycetes of millipedes (Diplopoda) // *Proc. 6th Int. Symp. Actinom. Biol.* 1985. P. 701-705.
320. Tayasu I., Nakamura T., Oda H., Hyodo F., Takematsu Y., Abe T. Termite ecology in a dry evergreen forest in Thailand in terms of stable ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and radio (^{14}C , ^{137}Cs and ^{210}Pb) isotopes // *Ecological Research*. 2002. V. 17. P. 195-206.
321. Thiele H.U. *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behavior*. N.Y.: SpringerVerlag, 1977. 369 p.
322. Thompson R.M., Hemberg M., Starzomski B.M., Shurin, J. B. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs // *Ecology*. 2007. V. 88 (3). P. 612-617.
323. Thorp J.H., DeLong M.D. The riverine productivity model – an heuristic view of carbon-sources and organic-processing in large river ecosystems // *Oikos*. 1994. V. 70. P. 305-308.
324. Tillberg C., McCarthy D., Dolezal A., Suarez A. Measuring the trophic ecology of ants using stable isotopes // *Insectes sociaux*. 2006. V. 53. P. 65-69.
325. Tiunov A.V., Scheu S. Carbon availability controls the growth of detritivores (Lumbricidae) and their effect on nitrogen mineralization // *Oecologia*. 2004. V. 138. P. 83-90.
326. Tarroux A., Ehrich D., Lecomte N., Jardine T., Bety J., Berteaux D. Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction // *Methods in Ecology and Evolution*. 2010. V. 1, no. 3. P. 231-241.
327. Traugott M. The prey spectrum of larval and adult *Cantharis* species in arable land: An electrophoretic approach // *Pedobiologia*. 2003. V. 47, no. 2. P. 161-169.
328. Traugott M., Pazmandi Ch., Kaufmann R., Juen A. Evaluating $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratio analysis to investigate trophic relationships of elaterid larvae (Coleoptera: Elateridae) // *Soil Biology and Biochemistry*. 2007. V. 39. P. 1023-1030.
329. Traugott M., Schallhart N., Kaufmann R., Juen A. The feeding ecology of elaterid larvae in central European arable land: new perspectives based on naturally occurring stable isotopes // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. P. 342-349.
330. Uetz G.W., Biscoff J., Raver J. Survivorship of wolf spiders reared on different diets // *Journal of Arachnology*. 1992. V. 20. P. 207-211.

331. Uvarov A. V. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: their role for earthworm performance and ecosystem functioning // *Pedobiologia*. 2009. V. 53, no. 1. P. 1-27.
332. Uvarov A.V., Tiunov A.V., Scheu S. Long-term effects of seasonal and diurnal temperature fluctuations on population dynamics of two epigeic earthworm species in a forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2011. V. 43. P. 559-570.
333. van Eldijk M., McGann C., Kiick K., Hest J. Elastomeric polypeptides. Topics in current // *Chemistry*. 2012. V. 310. P. 71-116.
334. von Berg K., Thies C., Tschardt T., Scheu S. Changes in herbivore control in arable fields by detrital subsidies depend on predator species and vary in space // *Oecologia*. 2010. V. 163. P. 1033-1042.
335. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. River continuum concept // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980. V. 37. P. 130-137.
336. Vetter E.W. Population dynamics of a dense assemblage of marine detritivores // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1998. V. 226. P. 131-161.
337. Vogt K.A., Vogt D.J., Bloomfield J. Input of organic matter to the soil by tree roots / Plant roots and their environments [eds. H. Persson, B.L. McMichael]. Elsevier, 1991. P. 171-190.
338. Waldner T., Sint D., Juen A., Traugott M. The effect of predator identity on post-feeding prey DNA detection success in soil-dwelling macro-invertebrates // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. V. 63. P. 116-123.
339. Wardle D.A. Impacts of disturbance on detritus food webs in agroecosystems of contrasting tillage and weed management practices // *Advances in Ecological research*. 1995. V. 26. P. 105-185.
340. Wardle D. A. Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press, 2002. 392 p.
341. Wardle D.A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 870-886.
342. Wardle D.A., Yeates G.W. The dual importance of competition and predation as regulatory forces in terrestrial ecosystems: evidence from decomposer food-webs // *Oecologia*. 1993. V. 93. P. 303-306.
343. Watanabe H., Tokuda G. Animal cellulases // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2001. V. 58, no. 9. P. 1167-1178.
344. Webb S., Hedges G., Simpson S. Diet quality influences the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of locusts and their biochemical components // *The Journal of Experimental Biology*. 1998. V. 201. P. 2903-2911.
345. Wehi P., Hicks B. Isotopic fractionation in a large herbivorous insect, the Auckland tree weta // *Journal of Insect Physiology*. 2010. V. 56. P. 1877-1882.
346. Wei X.T., Xu X.D., DeLoach C.J. Biological control of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by larvae of *Promachus yesonicus* (Diptera: Asilidae) in China // *Biological Control*. 1995. V. 5, no. 2. P. 290-296.
347. Wise D.H., Barata J.L. Prey of two syntopic spiders // *Journal of Arachnology*. 1983. V. 11. P. 271-281.
348. Wise D.H., Moldenhauer D.M., Halaj J. Using stable isotopes to reveal shifts in prey consumption by generalist predators // *Ecological Applications*. 2006. V. 16, no. 3. P. 865-876.
349. Zalewski M., Dudek D., Tiunov A.V., Godeau J.F., Okuzaki Y., Ikeda H., Sienkiewicz P., Ulrich W. High niche overlap in the stable isotope space of ground beetles // *Annales Zoologici Fennici*. 2014. *in press*

350. Zechmeister H.G., Hohenwallner D., Smidt S., Roder I., Maringer S., Richter A., Wanek W. Total nitrogen content and ^{15}N signatures in moss tissue: Indicative value for nitrogen deposition patterns and source allocation on a nation - wide scale // Environmental Science and Technology. 2008. V. 42. P. 8661-8667.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Размеры проб древесины, использованных при учете численности ксилобионтов

Параметр	Номер валяжины							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Высота, см	24	28	34	34	40	26	22	24
Ширина, см	30	34	38	48	46	36	30	30
Длина, см	28	21	15	12	11	21	30	28
Объем, тыс. см ³	15,8	15,7	15,2	15,4	15,9	15,4	15,5	15,8
Площадь продольного сечения, тыс. см ²	1,2	1,0	0,8	0,8	0,7	1,0	1,2	1,2

Таблица 2. Численность (экз./м²) почвенных беспозвоночных в Окском заповеднике по данным почвенных учетов

Семейство	Вид	Березняк		Дубрава		Сосняк №1		Сосняк №3	
		Ср.	Ст. ош.	Ср.	Ст. ош.	Ср.	Ст. ош.	Ср.	Ст. ош.
Asilidae	Asilidae	-	-	48,0	16,7	2,3	2,3	8,0	4,9
Blatellidae	<i>Ectobius sylvestris</i>	-	-	-	-	6,9	3,2	-	-
Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6
Carabidae	<i>Badister sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6
Curculionidae	Curculionidae	-	-	41,6	11,0	11,4	5,8	9,6	3,5
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	-	-	19,2	9,5	6,9	4,8	8,0	4,9
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	-	-	11,2	4,8	4,6	3,0	3,2	3,2
Elateridae	<i>Selatosomus impressus</i>	8,0	8,0	6,4	3,5	4,6	3,0	1,6	1,6
Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i>	-	-	4,8	3,4	11,4	9,0	-	-
Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i>	8,0	8,0	8,0	3,6	13,7	6,5	-	-
Elateridae	<i>Selatosomus nigricornis</i>	24,0	8,0	3,2	3,2	-	-	-	-
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-	-	8,0	4,9	11,4	6,7	8,0	3,6
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-	-	48,0	9,2	38,9	11,5	40,0	9,3
Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-	-	1,6	1,6	11,4	4,6	3,2	2,1
Staphylinidae	<i>Staphylinus erythropterus</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6
Staphylinidae	<i>Drusilla canaliculata</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6
Staphylinidae	<i>Gabrius sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6
Staphylinidae	<i>Manda mandibularis</i>	16,0	8,0	-	-	-	-	-	-
Tabanidae	Tabanidae	-	-	-	-	2,3	2,3	-	-
	Сумма	64,0	10,0	200	38,3	125,8	20,2	91,2	18,0

Таблица 3. Динамическая плотность (экз./100лов.-сут.) жужелиц в пяти модельных биотопах в Окском заповеднике

	Березняк	Сосняк №3	Сосняк №2	Сосняк №1	Дубрава
<i>Agonum fuliginosum</i>	-	0,5	2,7	1,4	0,9
<i>Agonum viduum</i>	1,8	-	-	-	-
<i>Amara brunnea</i>	3,6	-	-	-	-
<i>Amara communis</i>	-	-	0,5	1,4	-
<i>Amara sp.</i>	0,9	-	-	-	-
<i>Badister unipustulatus</i>	0,9	-	-	-	-
<i>Bembidion dentellum</i>	0,5	-	-	-	-
<i>Bembidion doris</i>	-	0,5	0,5	-	-
<i>Calathus micropterus</i>	-	4,5	1,8	2,7	0,9
<i>Carabus arvensis</i>	0,5	-	4,5	10,5	3,6
<i>Carabus granulatus</i>	17,3	0,9	-	1,4	-
<i>Cychrus caraboides</i>	-	-	0,5	-	-
<i>Elaphrus cupreus</i>	1,4	-	-	-	-
<i>Harpalus laevipes</i>	0,9	-	-	-	-
<i>Loricera pilicornis</i>	11,4	0,5	0,5	-	0,9
<i>Oodes helopiodes</i>	0,9	-	-	-	1,4
<i>Oxyphilaphus obscurus</i>	-	0,5	5,5	1,8	4,1
<i>Patrobus atrorufus</i>	0,5	6,8	1,8	10,0	3,6
<i>Pterostichus antracinus</i>	6,8	-	-	-	0,5
<i>Pterostichus diligens</i>	3,2	-	-	-	-
<i>Pterostichus melanarius</i>	1,8	0,9	0,9	-	-
<i>Pterostichus minor</i>	1,8	-	-	-	9,1
<i>Pterostichus niger</i>	2,7	-	0,5	0,5	0,9
<i>Pterostichus nigrita</i>	-	-	-	0,5	-
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-	-	-	2,3	-
<i>Trechus secalis</i>	-	-	0,5	-	0,5

Таблица 4. Список сокращений названий таксонов.

		Цветовые обозначения:	
		Дождевые черви	
		Губоногие многоножки	
		Тенетные пауки	
		Бродячие пауки	
		Проволочники	
		Жужелицы	
		Стафилины	
		Диплоподы	
		Двукрылые	
		Прочие	

	Вид	Семейство	Рисунки, на которых присутствует вид
D. oc	<i>Dendrobaena octaedra</i> Savigny, 1826	Lumbricidae	3.3, 3.7, 3.10, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
D. ru	<i>Dendrodrilus rubidus</i> Savigny, 1826	Lumbricidae	3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
L. ru	<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Lumbricidae	3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
Lum	-	Lumbricidae	3.30
L. cu	<i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847	Lithobiidae	3.3, 3.5, 3.7, 3.10, 3.12А, 3.12Б, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б, 3.30
L. pr	<i>Lithobius proximus</i> Sseliwanoff, 1878	Lithobiidae	3.25
P. fe	<i>Pachymerium ferrugineum</i> C.L.Koch, 1835	Geophilidae	3.3, 3.7, 3.10, 3.30
A. di	<i>Araneus diadematus</i> Clerck, 1757	Araneidae	3.12Б
A. ma	<i>Araneus marmoreus</i> Clerck, 1757	Araneidae	3.12Б
C. co	<i>Cyclosa conica</i> Pallas, 1772	Araneidae	3.18А, 3.18Б, 3.21А
F. bu	<i>Floronia bucculenta</i> Clerck, 1757	Linyphiidae	3.15Б, 3.18Б, 3.21Б
L. tr	<i>Linyphia triangularis</i> Clerck, 1757	Linyphiidae	3.12Б, 3.15Б, 3.18Б, 3.21Б
M. se	<i>Metellina segmentata</i> Clerck, 1757	Tetragnathidae	3.12А, 3.12Б, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
N. em	<i>Neriere emphana</i> Walckenaer, 1842	Linyphiidae	3.12А, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
N. pe	<i>Neriere peltata</i> Wider, 1834	Linyphiidae	3.12А, 3.15А, 3.21А
A. ag	<i>Anguliphantes angulipalpis</i> Westring, 1851	Linyphiidae	3.30
C. br	<i>Centromerus brevivulvatus</i> Dahl, 1912	Linyphiidae	3.30
C. sy	<i>Centromerus sylvaticus</i> Blackwall, 1841	Linyphiidae	3.30
Epi	<i>Episinus</i> Latreille, 1809	Theridiidae	3.30
G. bi	<i>Gnaphosa bicolor</i> Hahn, 1833	Gnaphosidae	3.30
Gna	Личинки	Gnaphosidae	3.30
H. on	<i>Hahnia ononidum</i> Simon, 1875	Hahniidae	3.30
Hap	<i>Haplodrassus</i> Chamberlin, 1922	Gnaphosidae	3.30
Lin	Личинки	Linyphiidae	3.3, 3.5, 3.7, 3.10
Lyc	Личинки	Lycosidae	3.30
M. pu	<i>Minyriolus pusillus</i> Wider, 1834	Linyphiidae	3.30
O. pr	<i>Ozyptila praticola</i> C. L. Koch, 1837	Thomisidae	3.18А
O. tr	<i>Ozyptila trux</i> Blackwall, 1846	Thomisidae	3.18А, 3.21А, 3.21Б, 3.30
P. ei	<i>Pardosa eiseni</i> Thorell, 1875	Lycosidae	3.25

Продолжение таблицы 4.

P. hy	<i>Pirata hygrophilus</i> Thorell, 1872	Lycosidae	3.12А, 3.12Б, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
P. la	<i>Pirata latitans</i> Blackwall, 1841	Lycosidae	3.12Б
P. lu	<i>Pardosa lugubris</i> Walckenaer, 1802	Lycosidae	3.3, 3.5, 3.7, 3.8, 3.10, 3.18А
P. pr	<i>Pardosa prativaga</i> L. Koch, 1870	Lycosidae	3.12Б
Par	<i>Pardosa</i> C. L. Koch, 1847	Lycosidae	3.30
Pir	<i>Pirata</i> Sundevall, 1833	Lycosidae	3.3, 3.5, 3.8, 3.10, 3.30
Sal	Личинки	Salticidae	3.30
T. pa	<i>Tapinocyba pallens</i> O. P.-Cambridge, 1872	Linyphiidae	3.30
T. sp	<i>Trochosa spinipalpis</i> Cambridge, 1895	Lycosidae	3.12А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б
T. te	<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	Lycosidae	3.18Б
The	Личинки	Theridiidae	3.30
Tro	<i>Trochosa</i> C. L. Koch, 1847	Lycosidae	3.30
W. cu	<i>Walckenaeria cucullata</i> C. L. Koch, 1836	Linyphiidae	3.30
Zel	<i>Zelotes</i> Gistel, 1848	Gnaphosidae	3.30
<hr/>			
A. ni	<i>Athous niger</i> L., 1758	Elateridae	3.30
A. su	<i>Athous subfuscus</i> O. F. Muller 1764	Elateridae	3.3, 3.7, 3.10, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
D. ma	<i>Dalopius marginatus</i> L., 1758	Elateridae	3.3, 3.7, 3.10, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.30
P. te	<i>Prosternon tessellatum</i> L., 1758	Elateridae	3.3, 3.7
S. ae	<i>Selatosomus aeneus</i> L., 1758	Elateridae	3.3, 3.5, 3.7, 3.30
S. im	<i>Selatosomus impressus</i> F.	Elateridae	3.5, 3.7, 3.30
S. ni	<i>Selatosomus nigricornis</i>	Elateridae	3.5, 3.15А, 3.15Б
<hr/>			
A. br	<i>Amara brunnea</i> Gyll., 1810	Carabidae	3.7, 3.30
A. co	<i>Amara communis</i> Panz., 1797	Carabidae	3.7
A. fu	<i>Agonum fuliginosum</i> Panz., 1809	Carabidae	3.5
A. vi	<i>Agonum viduum</i> Panz., 1797	Carabidae	3.5
B. do	<i>Bembidion doris</i> Panz., 1797	Carabidae	3.5
B. un	<i>Badister unipustulatus</i> Bon., 1813	Carabidae	3.18А, 3.21А
C. ar	<i>Carabus arcensis</i> Hbst., 1784	Carabidae	3.3, 3.8
C. ca	<i>Cychrus caraboides</i> L., 1758	Carabidae	3.8
C. gr	<i>Carabus granulatus</i> L., 1758	Carabidae	3.5, 3.15А, 3.18А, 3.21А
C. mi	<i>Calathus micropterus</i> Duft., 1812	Carabidae	3.3, 3.7, 3.8, 3.18А, 3.18Б, 3.25
H. la	<i>Harpalus latus</i> L., 1758	Carabidae	3.30
L. pi	<i>Loricera pilicornis</i> F., 1775	Carabidae	3.5
L. te	<i>Leistus terminatus</i> Hellw. in Panz., 1793	Carabidae	3.18Б, 3.21А, 3.21Б, 3.25
O. he	<i>Oodes helopioides</i> F., 1792	Carabidae	3.5
O. ob	<i>Oxypselaphus obscurus</i> Hbst., 1784	Carabidae	3.3, 3.5, 3.18Б
P. ae	<i>Pterostichus aethiops</i> Panz., 1796	Carabidae	3.18А, 3.21А
P. an	<i>Pterostichus anthracinus</i> Ill., 1798	Carabidae	3.3, 3.5
P. at	<i>Patrobus atrorufus</i> Stroem, 1768	Carabidae	3.3, 3.5, 3.18А
P. me	<i>Pterostichus melanarius</i> Ill., 1798	Carabidae	3.3, 3.15А, 3.18А, 3.18Б, 3.21А
P. mi	<i>Pterostichus minor</i> Gyll., 1827	Carabidae	3.5, 3.7, 3.10 3.3, 3.5, 3.7, 3.10, 3.12А, 3.12А, 3.15А, 3.15Б, 3.18А, 3.18Б, 3.21А, 3.21Б
P. ni	<i>Pterostichus niger</i> Schall., 1783	Carabidae	3.5, 3.8, 3.10, 3.12А, 3.15А, 3.15Б, 3.18А
P. nt	<i>Pterostichus nigrata</i> Payk., 1790	Carabidae	3.3, 3.7, 3.8, 3.18А, 3.21А, 3.25
P. ob	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> F., 1787	Carabidae	3.3, 3.7, 3.8, 3.18А, 3.21А, 3.25
T. ri	<i>Trechus rivularis</i> Gyll., 1810	Carabidae	3.15Б
T. se	<i>Trechus secalis</i> Payk., 1790	Carabidae	3.3, 3.8, 3.10, 3.15Б, 3.18Б, 3.21Б

Окончание таблицы 4.

A. an	<i>Anthophagus angusticollis</i> Mannerheim, 1830	Staphylinidae	3.18A, 3.21A
D. ca	<i>Drusilla canaliculata</i> F., 1787	Staphylinidae	3.10
G. ci	<i>Geostiba circellaris</i> Gravenhorst, 1806	Staphylinidae	3.18A, 3.21A
L. ge	<i>Lathrobium geminum</i> Kraatz, 1857	Staphylinidae	3.18Б
L. im	<i>Lathrobium impressum</i> Heer, 1841	Staphylinidae	3.15A, 3.15Б
L. lo	<i>Lathrobium longulum</i> Gravenhorst, 1802	Staphylinidae	3.18A, 3.21A
M. ma	<i>Manda mandibularis</i> Gyllenhal, 1827	Staphylinidae	3.5
O. pu	<i>Othius punctulatus</i> Goeze, 1777	Staphylinidae	3.18Б, 3.21A, 3.21Б
O. su	<i>Othius subuliformis</i> Stephens, 1833	Staphylinidae	3.15Б, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б
Q. fu	<i>Quedius fuliginosus</i> Gravenhorst, 1802	Staphylinidae	3.18A, 3.21Б
R. ru	<i>Rugilus rufipes</i> Germar, 1836	Staphylinidae	3.18A
S. er	<i>Staphylinus erythropterus</i> L., 1758	Staphylinidae	3.3, 3.7, 3.8, 3.10
Sta	Имаго	Staphylinidae	3.30
X. tr	<i>Xantholinus tricolor</i> Fabricius, 1787	Staphylinidae	3.15A, 3.18A, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б
C. ro	<i>Chromatoiulus rossicus</i>	Julidae	3.18A
L. po	<i>Leptoiulus proximus</i>	Julidae	3.30
O. sa	<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	Julidae	3.18A, 3.18Б
P. de	<i>Polydesmus denticulatus</i> C.L. Koch, 1847	Polydesmidae	3.15A, 3.15Б, 3.18A, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б
P. ge	<i>Polyzonium germanicum</i> Brandt, 1837	Polyzoniidae	3.21Б
S. sa	<i>Schizophillum sabulosum</i>	Julidae	3.15A, 3.15Б, 3.18A, 3.18Б
Asi	Личинки	Asilidae	3.3, 3.7, 3.10, 3.30
Bib	<i>Bibio</i> Geoffroy, 1762	Bibionidae	3.30
Rha	<i>Rhagio</i> Fabricius, 1775	Rhagionidae	3.15Б, 3.18A, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б, 3.30
Sci	Личинки	Sciaridae	3.30
Tab	Личинки	Tabanidae	3.7
Tip	Личинки	Tipulidae	3.18A, 3.21A, 3.30
C. li	<i>Cantharis livida</i> L., 1758	Cantharidae	3.30
C. pe	<i>Cantharis pellucida</i> Fabricius, 1792	Cantharidae	3.30
Col	-	Collembola	3.3, 3.5, 3.7, 3.10, 3.30
Cur	Личинки	Curculionidae	3.3, 3.7, 3.30
E. sy	<i>Ectobius sylvestris</i> Poda, 1761	Blatellidae	3.7, 3.8, 3.10
Ench	-	Enchytraeidae	3.30
G. st	<i>Geotrupes stercorarius</i> L., 1758	Scarabaeidae	3.3
Gam	-	Gamasoidea	3.30
I. vi	<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	Isotomidae	3.21A
L. hy	<i>Ligidium hypnorum</i> Cuvier, 1792	Ligiidae	3.15Б, 3.18A, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б
Nem	-	Nematoda	3.30
O. fl	<i>Orchesella flavescens</i> Bourlet, 1839	Entomobryidae	3.21A
Ori	-	Oribatida	3.30
Oti	<i>Otiorhynchus</i> Germar, 1822	Curculionidae	3.30
P. fl	<i>Pogonognathellus flavescens</i> Tullberg, 1871	Tomoceridae	3.12A, 3.12Б, 3.15A, 3.15Б, 3.18A, 3.18Б, 3.21A, 3.21Б
P. lr	<i>Pachybrachius luridus</i> Hahn, 1826	Lygaeidae	3.30
Phy	<i>Phyllobius</i> Germar, 1824	Curculionidae	3.30
Raph	<i>Rhaphidia</i>	Rhaphidiidae	3.30
T. vu	<i>Tomocerus vulgaris</i> Tullberg, 1871	Tomoceridae	3.15Б, 3.18Б, 3.21Б

Таблица 5. Численность (экз./м²) почвенных беспозвоночных в Полистовском заповеднике по данным почвенных учетов

Семейство	Вид	Верховое болото				Экотон				Смешанный лес				Смешанный лес с елью				
		Июнь		Август		Июнь		Август		Июнь		Август		Июнь		Август		
		ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	12,8	1,3	9,6	1,5	16,0	1,7	7,5	1,0	
	<i>Dalopius marginatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	19,2	2,5	3,2	0,7	11,2	1,4	5,9	0,8	
	<i>Selatosomus impressus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	0,5	1,6	0,5	1,6	0,5	1,6	0,5	
	<i>Selatosomus nigricornis</i>	-	-	-	9,6	1,7	9,6	1,3	1,6	0,5	-	-	-	-	-	1,6	0,5	
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	0,5	1,6	0,5	
Julidae	<i>Chromatoiulus rossicus</i>	-	-	-	1,6	0,5	1,6	0,5	-	-	-	-	-	2,4	0,6	-	-	
	<i>Chromatoiulus sjaelandicus</i>	-	-	-	1,6	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Cylindroiulus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	0,5	-	-	-	-	
	<i>Leptoiulus proximus</i>	-	-	-	-	-	-	1,6	0,5	-	-	-	-	1,6	0,5	1,6	0,5	
	<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,2	0,7	4,8	1,1	
	<i>Proteroiulus fuscus</i>	1,6	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Schizophillum sabulosum</i>	-	-	-	4,8	1,1	6,4	1,1	1,6	0,5	-	-	-	3,2	0,7	2,4	0,6	
Ligiidae	<i>Ligidium hypnorum</i>	-	-	-	1,6	0,5	11,2	2,1	4,8	1,1	11,2	2,0	4,3	0,9	4,0	1,0		
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	9,6	4,6	6,4	3,0	25,6	2,7	8,0	1,1	32,0	3,2	43,2	3,0	38,9	2,7	24,5	2,0	
Lumbricidae	<i>D. octaedra</i>	-	-	-	25,6	2,5	4,8	1,1	35,2	3,0	30,4	3,0	19,7	2,6	20,3	2,1	2,1	
	<i>D. rubidus</i>	-	-	-	24,0	3,6	11,2	1,7	27,2	3,1	19,2	2,4	28,8	3,2	27,2	2,4	2,4	
	<i>L. rubellus</i>	-	-	-	4,8	1,1	3,2	0,7	20,8	1,5	20,8	2,0	25,6	3,0	22,9	1,7	1,7	
	<i>Octolasion lacteum</i>	-	-	-	3,2	1,0	3,2	0,7	-	-	-	-	2,4	0,6	1,6	0,5	0,5	
Polydesmidae	<i>Polydesmus denticulatus</i>	-	-	-	3,2	0,7	1,6	0,5	4,8	0,8	8,0	1,4	2,1	0,6	3,2	0,6		
Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	-	-	-	1,6	0,5	-	-	-	-	3,2	0,7	-	-	-	-		
Rhagionidae	<i>Rhagio sp.</i>	-	-	1,6	0,8	-	-	11,2	1,3	4,8	0,8	14,4	1,8	11,2	1,6	15,5	1,4	
Staphylinidae	<i>Anthophagus angusticollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	9,6	1,3	-	-	12,8	3,7	-	-	
	<i>Atheta arctica</i>	-	-	-	-	-	-	4,8	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Atheta euroaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,2	1,6	-	-	
	<i>Atheta fungi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	2,8	4,8	0,9	
	<i>Atheta gyllenhalii</i>	-	-	-	4,8	3,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Bolitochara mulsanti</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	1,1	
	<i>Drusilla canaliculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	0,8	-	-	
	<i>Geostiba circillaris</i>	-	-	-	4,8	1,6	-	-	-	-	14,4	7,3	-	-	28,4	4,4	7,2	2,8
	<i>Gerophaena gintilis</i>	-	-	-	-	-	-	4,8	1,7	-	-	-	4,8	2,1	-	-	-	-
	<i>Habrocerus capillaricornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14,4	9,7	-	-	4,8	2,0

Продолжение таблицы 5

	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.	ср.	ст.ош.
<i>Ischnosoma longicorni</i>	-	-	-	-	4,8	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ischnosoma splendidum</i>	-	-	-	-	-	-	4,8	0,5	-	-	4,8	0,5	4,8	0,5	4,8	0,5
<i>Lathrobium brunipes</i>	-	-	-	-	-	-	4,8	0,8	4,8	0,9	4,8	1,2	-	-	-	-
<i>Lathrobium geminum</i>	-	-	4,8	2,0	-	-	4,8	0,6	-	-	4,8	1,1	9,6	8,3	-	-
<i>Lathrobium impressum</i>	-	-	28,8	8,8	9,6	6,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lathrobium longulum</i>	-	-	4,8	0,6	4,8	2,1	14,4	2,1	4,8	1,1	6,4	1,6	9,6	1,7	-	-
<i>Othius punctulatus</i>	-	-	4,8	1,4	-	-	19,2	2,4	14,4	1,6	4,8	0,6	6,4	1,2	-	-
<i>Othius subuliformis</i>	-	-	-	-	9,6	1,7	9,6	1,2	19,2	2,5	4,8	0,8	17,6	12,8	-	-
<i>Oxypoda alternans</i>	-	-	4,8	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxypoda spectabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	0,5	-	-
<i>Philonthus decorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	9,0	4,8	0,5	-	-
<i>Philonthus fumarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	1,2	-	-	-	-	-	-
<i>Quedius fuliginosus</i>	-	-	4,8	1,8	-	-	-	-	9,6	1,1	14,4	2,4	-	-	-	-
<i>Rugilus rufipes</i>	-	-	4,8	1,5	-	-	-	-	-	-	24,0	8,5	4,8	0,6	-	-
<i>Rugilus similis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	1,7	-	-	-	-	-	-
<i>Sepedophilus pedicularius</i>	-	-	-	-	4,8	0,7	-	-	-	-	-	-	4,8	3,0	-	-
<i>Stenus polustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	1,0	-	-
<i>Tachinus laticollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,8	0,8	-	-
<i>Xantholinus tricolor</i>	-	-	9,6	3,3	4,8	2,0	9,6	1,2	14,4	2,8	7,2	1,6	12,8	1,5	-	-
Tipulidae			1,6	0,5	-	-	8,0	1,6	-	-	6,9	1,2	3,2	0,7	-	-

Таблица 6. Динамическая плотность (экз./100лов.-сут.) жуужелиц и пауков в четырех модельных биотопах в Полистовском заповеднике

Семейство	Вид	Верховое болото		Болотно-лесной экотон		Смешанный лес		Смешанный лес с преобладанием ели	
		Июнь	Август	Июнь	Август	Июнь	Август	Июнь	Август
Carabidae	<i>Agonum assimile</i>	-	-	0,2	-	0,2	-	-	-
	<i>A. munsteri</i>	-	-	0,2	0,5	-	-	-	-
	<i>Badister unipustulatus</i>	-	-	-	-	0,6	-	0,5	-
	<i>Calathus micropterus</i>	-	-	-	-	0,6	0,9	0,2	-
	<i>Carabus granulatus</i>	-	-	1,6	0,2	3,7	1,4	3,6	-
	<i>Harpalus sp.</i>	-	-	-	-	0,1	-	-	-
	<i>Leistus terminatus</i>	-	-	0,2	-	0,1	3,4	0,7	1,4
	<i>Loricera pilicornis</i>	-	-	0,2	-	0,3	-	0,2	-
	<i>Notiophilus palustris</i>	-	-	0,2	-	-	0,2	-	-
	<i>Oxypsilaphus obscurus</i>	0,2	-	0,2	-	0,2	0,9	-	-
	<i>Patrobus atrorufus</i>	-	-	-	-	-	2,3	-	-
	<i>Platynus krinkii</i>	-	-	-	-	0,1	-	-	-
	<i>P. platyderus</i>	-	-	-	0,2	0,2	0,5	-	-
	<i>Pterostichus aethiops</i>	-	-	-	-	2,2	0,7	2,5	-
	<i>P. anthracinus</i>	-	-	-	-	0,2	1,6	-	-
	<i>P. melanarius</i>	0,2	-	0,5	-	9,5	0,9	10,2	0,2
	<i>P. niger</i>	1,4	-	1,4	0,9	4,7	11,8	6,8	2,5
	<i>P. nigrita</i>	7,3	-	4,5	0,7	0,8	0,2	-	-
	<i>P. oblongopunctatus</i>	-	-	-	-	6,7	0,5	7,0	0,2
	<i>Trechus rivularis</i>	-	-	-	1,4	-	-	-	-
<i>T. secalis</i>	-	-	-	3,0	-	25,0	-	7,0	
Clubionidae	<i>Clubiona sp.</i>	-	-	-	-	0,5	-	-	-
Gnaphosidae	<i>Drassodes sp.</i>	-	-	0,2	-	-	-	-	-
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus signifer</i>	-	-	0,2	-	-	-	-	-
Gnaphosidae	<i>Zelotes sp.</i>	-	-	0,2	-	-	-	-	-
Lycosidae	<i>Alopecosa oculata</i>	0,2	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Pardosa lugubris</i>	-	-	-	-	0,8	-	-	-
	<i>P. prativaga</i>	-	3,6	-	-	-	-	-	-
	<i>Pirata hygrophillus</i>	2,3	-	8,6	4,8	18,1	12,5	42,0	3,6
	<i>P. latitans</i>	-	0,5	-	-	-	-	-	-
	<i>Trochosa sp.</i>	0,7	-	-	0,5	0,1	-	-	-
	<i>T. spinipalpis</i>	1,4	-	-	2,3	0,3	0,9	0,2	-
<i>T. terricola</i>	-	-	-	-	0,1	0,7	-	-	
Pisauridae	<i>Dolomedes sp.</i>	0,2	1,4	0,2	-	0,4	0,2	0,5	-
Tetragnathidae	<i>Tetragnatha sp.</i>	0,2	-	0,2	0,2	0,1	-	0,2	-
Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>	-	-	-	-	0,2	-	-	-
Thomisidae	<i>O. trux</i>	0,2	-	-	-	0,6	-	0,5	0,5

Таблица 7. Численность (экз./м²) и биомасса (сух. мг/м²) почвенных беспозвоночных в Черноголовской биостанции по данным почвенных учетов

Группа	Семейство	Вид	Биомасса (сух.мг/м ²)		Численность (экз./м ²)	
			ср. знач.	ст. ош.	ср. знач.	ст. ош.
Arachnida	Arachnida	Неполовозрелые	1,2	0,7	14,9	4,0
	Gnaphosidae	Неполовозрелые	15,9	8,8	6,2	1,9
	Hahniidae	<i>Hahnia ononidum</i>	0,7	0,4	2,5	1,4
	Hahniidae	Неполовозрелые	0,5	0,4	1,8	1,2
	Linyphiidae	<i>Centromerus</i> spp.	1,8	0,7	4,0	1,3
	Linyphiidae	Неполовозрелые	6,3	3,4	17,5	3,2
	Lycosidae	Неполовозрелые	4,7	1,7	3,6	1,3
	Salticidae	Неполовозрелые	1,5	0,9	1,8	0,9
	Tetragnathidae	Неполовозрелые	0,2	0,2	0,4	0,4
	Theridiidae	Theridiidae	1,9	1,3	1,8	1,2
	Thomisidae	Неполовозрелые	11,9	5,6	8,0	2,6
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharis livida</i>	37,9	16,1	3,3	1,1
	Cantharidae	<i>Cantharis pellucida</i>	94,6	23,1	10,2	2,6
	Cantharidae	<i>Cantharis</i> sp.	0,1	0,1	7,3	2,9
	Cantharidae	<i>Rhagonycha</i>	-	-	0,7	0,5
	Carabidae	<i>Amara brunnea</i>	26,3	7,8	8,0	2,2
	Carabidae	Имаго	64,8	24,9	5,5	1,5
	Carabidae	Личинки	23,2	10,2	5,1	1,5
	Coleoptera	Coleoptera	45,8	25,2	5,1	1,5
	Curculionidae	<i>Otiorhynchus</i> sp.	2,7	1,0	4,7	1,3
	Curculionidae	<i>Phyllobius</i> sp.	14,1	14,1	1,1	0,6
	Curculionidae	Личинки	1,6	1,6	4,4	2,0
	Elateridae	<i>Athous niger</i>	15,1	7,7	3,6	1,3
	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	28,6	12,2	4,4	1,5
	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	12,7	4,0	6,2	1,5
	Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i>	72,3	22,6	6,5	1,8
	Elateridae	<i>Selatosomus impressus</i>	2,9	2,9	0,7	0,5
	Elateridae	Личинки	-	-	1,8	1,1
	Lampyridae	<i>Lampyrus</i> sp.	8,0	8,0	0,7	0,5
Staphylinidae	Имаго	27,7	6,5	49,1	6,6	
Diptera	Asilidae	Личинки	12,9	5,3	8,0	2,0
	Bibionidae	<i>Bibio</i> sp.	154,2	32,0	122,2	22,8
	Diptera	Личинки	8,8	8,1	23,3	12,8
	Rhagionidae	<i>Rhagio</i> sp.	11,9	5,1	3,6	1,3
	Sciaridae	Личинки	8,3	3,6	26,2	11,6
	Tipulidae	Личинки	1,6	1,6	0,7	0,5
Myriapoda	Diplopoda	<i>Leptoiulus proximus</i>	3,9	1,9	2,5	0,9
		<i>Pachymerium ferrugineum</i>	21,9	8,4	5,1	2,0
	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	83,4	21,2	81,8	13,3
Прочие	Blatellidae	<i>Ectobius sylvestris</i>	13,6	8,3	1,5	0,7
	Cephalidae	<i>C. abietis</i>	36,0	26,1	1,5	0,7
	Chrysopidae	Chrysopidae	0,8	0,8	0,4	0,4
	Lumbricidae	Неполовозрелые	15,7	3,2	30,9	3,9
	Lygaeidae	<i>Pachybrachius luridus</i>	24,2	6,1	14,5	2,8
	Raphidiidae	<i>Raphidia</i> sp.	3,3	2,2	2,2	1,1

Таблица 8. Численность (экз./м²) мезофауны в валеже сильной степени деструкции

Семейство	Вид	В		Ск		Сб		П	
		среднее	ст.ош.	среднее	ст.ош.	среднее	ст.ош.	среднее	ст.ош.
Mimetidae	<i>Ero turiata</i>	0,6	0,6	-	-	-	-	-	-
Bibionidae	<i>Biblio sp.</i>	0,5	0,5	-	-	-	-	9,1	9,1
Clubionidae	нимфы	-	-	-	-	25,6	25,6	-	-
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	-	-	25,9	25,9	-	-	4,6	2,0
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	-	-	132,0	74,4	114,6	39,9	1,1	1,1
Geophilidae	<i>Strigamia pusilla</i>	2,8	1,3	106,7	54,3	-	-	2,3	2,3
Lampyridae	<i>Lampyrus sp.</i>	-	-	18,3	18,3	-	-	-	-
Linyphiidae	<i>Agyneta conigera</i>	0,5	0,5	-	-	25,6	25,6	-	-
Linyphiidae	<i>Centromerus arcanus</i>	1,4	1,0	-	-	-	-	-	-
Linyphiidae	<i>Centromerus sylvaticus</i>	0,7	0,7	-	-	-	-	-	-
Linyphiidae	<i>Lepthyphantes sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1,1	1,1
Linyphiidae	Linyphiidae	11,8	2,9	-	-	76,8	76,8	6,9	2,2
Lithobiidae	<i>Lithobius proximus</i>	0,6	0,6	-	-	-	-	-	-
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	37,5	8,2	63,7	29,6	130,1	74,6	11,4	3,5
Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	4,1	1,8	-	-	-	-	1,1	1,1
Lumbricidae	<i>Denticollis linearis</i>	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-
Lumbricidae	<i>Eisenia atlaevenita</i>	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-
Lumbricidae	<i>Eisenella tetraedra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
Lumbricidae	<i>Eisenia nordenskoldi</i>	-	-	-	-	17,6	17,6	-	-
Lumbricidae	<i>Eisenia sp.</i>	2,7	1,7	18,3	18,3	95,9	51,5	-	-
Lumbricidae	неполовозрелые	1,1	0,8	-	-	25,6	25,6	6,9	2,8
Opiliones	Opiliones	1,1	0,8	18,3	18,3	-	-	-	-
Staphylinidae	Staphylinidae	4,8	1,5	45,4	29,5	51,2	51,2	4,6	2,6
Thomisidae	<i>Ozyptila trux</i>	3,8	2,5	-	-	-	-	-	-
Tipulidae	Tipulidae	1,2	0,9	-	-	-	-	-	-
Linyphiidae	<i>Hilare trigida</i>	-	-	-	-	25,6	25,6	-	-
Psychodidae	Psychodidae	1,6	1,6	-	-	-	-	-	-
Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	3,9	1,4	-	-	86,3	39,5	2,3	1,6
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes alacris</i>	-	-	-	-	25,6	25,6	-	-

Таблица 9. Численность (экз./м²) коллембол в валеже сильной степени деструкции

Семейство	Вид	В		Сб		Ск		П	
		среднее	ст. ош.						
Arrhopalitidae	<i>Arrhopalites</i> sp.	0,2	0,2	0,1	0,1	-	-	0,1	0,1
Symphyleona	-	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-
Isotomidae	<i>Folsomia</i> sp.	0,2	0,2	0,2	0,2	-	-	-	-
Onychiuridae	<i>Hymenaphorura</i> sp.	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Entomobryidae	<i>Orchesella flavescens</i>	0,2	0,1	0,3	0,3	-	-	-	-
Tomoceridae	<i>Tomocerus minutus</i>	0,4	0,2	-	-	0,1	0,0	-	-
Onychiuridae	-	-	-	0,2	0,1	0,1	0,1	-	-
Neanuridae	<i>Neanura muscorum</i>	-	-	-	-	-	-	0,1	0,1
Isotomidae	<i>Pseudanurophorus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	0,1	0,1
Isotomidae	<i>Vertagopus westerlundi</i>	-	-	-	-	-	-	0,1	0,1
Isotomidae	<i>Isotoma viridis</i>	1,1	1,0	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1
Entomobryidae	Entomobryinae	0,6	0,2	0,6	0,3	0,4	0,2	0,2	0,2
Entomobryidae	<i>Entomobrya nivalis</i>	1,8	0,4	0,6	0,3	1,0	0,3	0,2	0,2
Isotomidae	<i>Folsomia amplissima</i>	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2
Isotomidae	<i>Desoria hiemalis-blekeni</i>	3,7	0,9	2,3	1,9	0,2	0,2	0,6	0,2
Isotomidae	<i>Parisotoma notabilis</i>	1,8	1,4	0,1	0,1	-	-	0,6	0,6
Onychiuridae	<i>Protaphorura</i> sp.	0,5	0,5	0,4	0,4	1,0	1,0	0,9	0,7
Hyogastruridae	<i>Xenylla betulae</i>	3,3	2,6	1,7	1,0	3,1	1,1	1,0	0,6
Isotomidae	<i>Folsomia quadrioculata</i>	1,9	0,9	1,4	1,2	0,9	0,6	1,9	1,2
Poduromorpha	-	-	-	0,6	0,3	-	-	2,5	1,7
Isotomidae	<i>Isotomiella minor</i>	1,2	1,2	0,6	0,5	0,1	0,1	5,6	3,5
	Сумма	17,1	8,1	9,1	3,1	7,2	2,9	8,2	2,6

Таблица 10. Численность (экз./мезокосм) мезофауны в мезокосмах

Семейство	Вид	M+C+		M+C-		M-C+		M-C-	
		ср.	ст. ош.						
Bibionidae	<i>Bibio</i> sp.	0,4	0,2	0,4	0,2	2,0	2,0	0,2	0,2
Blatellidae	<i>Ectobius sylvestris</i>	0,4	0,2	-	-	-	-	-	-
Cantharidae	<i>Cantharis</i> sp.	0,6	0,4	0,2	0,2	0,2	0,2	-	-
Carabidae	<i>Harpalus latus</i>	0,4	0,4	-	-	0,6	0,4	-	-
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	0,2	0,2	0,6	0,4	0,8	0,4	-	-
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	-	-	-	-	0,4	0,2	0,2	0,2
Linyphiidae	Linyphiidae	0,2	0,2	0,2	0,2	-	-	0,4	0,2
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	0,4	0,4	-	-	-	-	1,6	1,6
	<i>Denadrobaena octaedra</i>	4,0	1,7	2,6	0,6	0,8	0,6	0,8	0,4
Lumbricidae	<i>Apporoctodea caliginosa</i>	2,6	0,9	1,8	0,7	-	-	1,4	0,5
Lygaeidae	<i>Pachybrachinus luridus</i>	1,2	0,4	2,2	0,6	0,6	0,4	1,6	0,5
Staphylinidae	Staphylinidae	10,0	2,1	5,8	2,1	2,2	0,9	1,8	0,4

Таблица 11. Сухая биомасса, изотопный состав и количество усвоенного ^{13}C помеченных таксонов почвенных беспозвоночных

	Семейство	Вид	Биомасса, мг/м ²	N	Доля проб с меткой, %	$\delta^{13}\text{C}$ контроль	$\delta^{13}\text{C}$ помеченных	$\delta^{15}\text{N}$	Усвоение ^{13}C , мкг/м ²
Хищники	Cantharidae	<i>Cantharis livida</i>	25,8±10,7	9	11	-26,6±0,3	-15,1	1,2±0,3	17,2±0,53
	Cantharidae	<i>Cantharis pellucida</i>	70±16,2	38	11	-26,8±0,2	-18,3±1,9	0,4±0,1	34,0±7,96
	Cantharidae	<i>Rhagonycha sp.</i>	0,1±0,1	3	33	-24,8±0,7	36,0	2,3±0,5	0,58±0,01
	Carabidae	<i>Amara brunnea</i>	19,2±5,4	32	16	-27,8±0,1	20,1±42,5	0,4±0,2	54,7±48,5
	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	23,2±6,0	10	10	-26,6±0,4	14,2	2,9±0,3	54,8±0,55
	Geophilidae	<i>Strigamia pusilla</i>	14,1±5,5	14	7	-26,1±0,2	-22,9	4,3±0,1	2,45±0,13
	Hahniidae	<i>Hahnia ononidum</i>	0,6±0,3	8	13	-25,6±0,4	-21,3	3,4±0,2	0,13±0,01
	Linyphiidae	<i>Centromerus brevivulvatus</i>	0,3±0,1	8	38	-24,8±0,6	-18,3±3,2	4,1±0,4	0,13±0,06
	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>	0,1±0,1	2	50	-24,7	-22,6	4,2±0,1	0,01±0
	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	79,3±17	195	19	-25,4	-10,4±4,2	3,1±0,1	64,5±18,2
	Rhaphidiidae	<i>Raphidia sp.</i>	2,3±1,4	6	17	-27,4±0,4	-23,8	3,0±0,5	0,50±0,04
	Staphylinidae	Staphylinidae	25,6±5,3	28	25	-27,3±0,2	3,2±13,5	6,2±0,1	43,8±19,3
	Thomisidae	<i>Ozyptila sp.</i>	0,7±0,3	6	17	-27,1±0,4	-18,4	3,1±0,4	0,32±0,01
	Thomisidae	<i>Xysticus sp.</i>	3,1±2,2	3	33	-26,4±1,3	-24,4	2,7±0,4	0,34±0,21
Сапрофаги	Bibionidae	<i>Bibio sp.</i>	145,1±9,0	140	32	-24,4±0,1	-19,8±0,5	1,3±0,1	31,4±3,88
	Blatellidae	<i>Ectobius sylvestris</i>	9±5,3	3	67	-27,6	123,6±97,2	-1,4±0,2	76,3±48,9
	Diplopoda	<i>Leptoiulus proximus</i>	2,5±1,2	5	20	-25,3±0,3	-13,0	-2,1±0,2	1,21±0,03
	Sciaridae	Sciaridae	7,7±2,9	40	38	-24,7±0,2	-22,9±0,2	1,4±0,1	0,65±0,11