

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской Академии наук**

На правах рукописи

Коробушкин Даниил Игоревич

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

**СПЕЦИАЛЬНОСТЬ – 03.02.08 – ЭКОЛОГИЯ
(БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ)**

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:

Доктор биологических наук А.В. Тиунов

Москва – 2016 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. Обзор литературы	8
1.1. Функционирование прибрежных экосистем	8
1.1.1. Детритные пищевые сети и водная субсидия	8
1.1.2. Поступление органического вещества из водных экосистем	10
1.1.3. Почвенная макрофауна прибрежных экосистем	14
1.1.4. Связи между водными и наземными пищевыми сетями.....	18
1.2. Изотопный состав вещества	21
ГЛАВА 2. Материал и методы.....	27
2.1. Экосистемы без водной субсидии.....	27
2.1.1. Литературные данные (мета-анализ)	27
2.1.2. Данные собственных полевых исследований.....	28
2.1.3. Статистическая обработка данных.....	28
2.2. Прибрежные экосистемы. Сбор материала и характеристика пробных площадей	33
2.2.1. Окский заповедник	33
2.2.2. Озеро Глубокое	36
2.2.3. Побережье Белого моря.....	38
2.2.4. Побережье Черного моря.....	40
2.2.5. Статистическая обработка данных.....	43
2.3. Лабораторная обработка материала.....	44
2.3.1. Таксономический анализ	44
2.3.2. Изотопный анализ.....	45
ГЛАВА 3. Изотопная ниша (значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) почвенной макрофауны лесов умеренного климатического пояса в условиях отсутствия водной субсидии.....	46
3.1. Изотопный состав макрофауны лесов умеренных широт.....	47
3.2. Обсуждение результатов главы 3.....	52
ГЛАВА 4. Оценка влияния водной субсидии из пресных водоемов на формирование функциональной и таксономической структуры почвенного населения прибрежных биотопов	55
4.1. Окский заповедник	55
4.1.1. Почвенное население в градиенте удаления от старицы реки Пры.....	55
4.1.1.1. Видовое разнообразие и численность почвенных беспозвоночных	55
4.1.1.2. Биомасса почвенных беспозвоночных	63
4.1.1.3. Динамическая плотность герпетобионтов	68

4.1.2. Изотопный состав компонентов детритной пищевой сети на разном расстоянии от старицы реки Пры.	73
4.1.2.1. Изотопный состав беспозвоночных в пределах пробных площадок.....	73
4.1.2.2. Закономерности изменения изотопного состава почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от старицы реки Пры.....	78
4.1.3. Содержание углерода водного происхождения в тканях наземных беспозвоночных.....	86
4.2. Прибрежные экосистемы озера Глубокое	91
4.2.1. Почвенное население в градиенте удаления от озера Глубокое.	91
4.2.1.1. Видовое разнообразие и численность почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от озера Глубокое.	91
4.2.1.2. Биомасса почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера Глубокое.	99
4.2.1.3. Динамическая плотность герпетобионтов в градиенте удаления от оз. Глубокое.....	104
4.2.2. Изотопный состав органического вещества и беспозвоночных на разном расстоянии от оз. Глубокое	106
4.2.3. Содержание в тканях наземных беспозвоночных водного углерода	108
4.3. Обсуждение результатов главы 4.....	109
Глава 5. Трофическая структура почвенного населения и оценка роли водной субсидии в энергетике приморских сообществ почвенных беспозвоночных.....	126
5.1. Прибрежные экосистемы Белого моря	126
5.1.1. Изотопный состав беспозвоночных прибрежных экосистем Белого моря	126
5.1.2. Углерод морского происхождения в рационе наземных беспозвоночных на разном расстоянии от Белого моря	128
5.2. Прибрежные экосистемы Черного моря.....	129
5.2.1. Изотопный состав прибрежных экосистем Черного моря.....	129
5.2.2. Углерод морского происхождения в рационе наземных беспозвоночных на разном расстоянии от Черного моря.....	132
5.3. Обсуждение результатов главы 5.....	133
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	136
ВЫВОДЫ.....	138
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	140
ПРИЛОЖЕНИЕ	162

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований

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

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

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

Важным агентом обмена веществом и энергией между экосистемами служат амфибиотические насекомые, личинки которых преобладают в составе сообществ макрозообентоса большинства водоемов умеренной зоны, а также развиваются в выбросах

органики на побережьях морей (Polis and Hurd 1995, Batzer and Wissinger 1996, Wissinger 1999, Демина и др. 2013). После вылета имаго насекомые переносят накопленное в воде вещество и энергию в наземные экосистемы (Сазонова 1970, Ballinger and Lake 2006, Попова и Харитонов 2012, Демина 2013).

Площадь, занимаемая прибрежными экосистемами, очень велика (только на территории России протекает более 2,8 млн. рек, насчитывается более 2,7 млн. озер, а суммарная протяженность береговой линии морей составляет около 61 тыс. км) (Государственный доклад... 2010), однако степень влияния аллохтонного вещества и энергии на функционирование сообществ наземной макрофауны (=мезофауна по Гилярову 1941) прибрежных экосистем изучена слабо. Большая часть опубликованных работ, посвященных влиянию «водной субсидии» на наземных беспозвоночных и позвоночных животных, рассматривает воздействие аллохтонных ресурсов на отдельные группы животных (в основном хищников) (например, Polis et al. 1997, Collier et al. 2002, Sanzone et al. 2003, Marczak and Richardson 2007), но не на почвенные сообщества в целом.

Исследование экологической значимости латеральных связей между водными и наземными экосистемами требует количественной оценки мощности водной субсидии. Такая оценка может быть проведена с использованием методов изотопного анализа углерода (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, обычно выражается относительной величиной $\delta^{13}\text{C}$). Морские экосистемы существенно обогащены ^{13}C по сравнению с наземными (Хёфс 1983, Peterson and Fry 1987), а органическое вещество пресных водоемов, особенно эвтрофных, часто обеднено ^{13}C по сравнению с органическим веществом суши (France 1999). Таким образом, изотопный состав углерода удобен для идентификации водной субсидии, поступающей в наземные пищевые сети. Изотопный состав азота (соотношение $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$, выражается величиной $\delta^{15}\text{N}$) для этих целей менее пригоден, однако он позволяет определить позицию животного в трофической цепи (Peterson and Fry 1987, Post 2002), что дает возможность идентифицировать различия в освоении водной субсидии представителями различных функциональных групп организмов. Оценка экологической значимости водной субсидии требует, очевидно, параллельного исследования функциональной структуры сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах и на приводораздельных участках, в условиях отсутствия существенного поступления ресурсов из водоемов.

Цель и задачи исследования.

Цель исследования – оценить вклад углерода, поступающего из водных экосистем, в энергетический баланс педобионтов прибрежных биотопов и влияние водной субсидии на формирование функциональной и таксономической структуры почвенного населения.

Для достижения данной цели были поставлены следующие **задачи**:

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

Научная новизна работы

Впервые произведена количественная оценка функциональной значимости водной субсидии для организации сообщества педобионтов в прибрежных биотопах пресноводных водоемов и морей. Рассчитана доля пищевых ресурсов, происходящих из водоемов, в питании массовых видов почвенных макробеспозвоночных прибрежных лесных экосистем европейской части России. Установлено, что в прибрежных экосистемах с относительно бедными органическим веществом почвами пища ресурсы водного происхождения осваиваются всеми видами хищных беспозвоночных. Выявлено, что наземные сапротрофные беспозвоночные играют важную роль в интеграции водной субсидии в наземные пищевые сети. Установлено, что поступление водной субсидии может оказывать влияние на структуру сообщества крупных почвенных животных. Обозначена пространственная зона влияния водной субсидии на наземные пищевые сети.

На основании собственных и литературных данных вычислены типичные диапазоны величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенной макрофауны в лесах умеренного климатического пояса

северного полушария; эти данные широко применимы для любых экологических исследований с использованием изотопного анализа.

Теоретическое и практическое значение работы

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

Результаты работы были использованы при выполнении Государственного контракта «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем», реализованного в рамках федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2013 годы».

Положения, выносимые на защиту

1. Изотопный состав углерода и азота почвенных беспозвоночных лесов умеренного пояса в приводораздельных условиях попадает в ограниченное поле значений, отклонение от которого может служить индикатором поступления аллохтонных ресурсов (в том числе водной субсидии) в локальные пищевые сети.
2. Активными акцепторами водной субсидии являются беспозвоночные-сапрофаги, разлагающие поступающие на берег органические выбросы, хищники-гигрофилы и пауки, специализирующиеся на питании летающими насекомыми. Хищники-генералисты осваивают водную субсидию в меньшей степени, но поступление аллохтонных ресурсов может определять повышенную долю их численности и биомассы в составе почвенного населения прибрежных биотопов.
3. Значительное влияние водной субсидии ($>20\%$ «водного» углерода в тканях беспозвоночных) распространяется только на первые десятки метров от водоемов.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

1.1. Функционирование прибрежных экосистем

1.1.1. Детритные пищевые сети и водная субсидия

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот вещества в экосистемах возможны только за счет постоянного притока энергии. В конечном итоге почти вся жизнь на Земле существует за счет энергии солнечного излучения, которая переводится фотосинтезирующими организмами в химические связи органических соединений. Пищевые связи в сообществах – это механизм передачи энергии от одного организма к другому, а организмы любого вида являются потенциальной пищей для других. Систему непосредственных трофических связей между организмами, которые обеспечивают передачу вещества и энергии, называют пищевой или трофической цепью. Как правило, органическое вещество может передаваться по трофической цепи не более чем через 4-6 звеньев, место каждого звена в цепи питания называют трофическим уровнем (Бигон и др. 1989). Организмы часто формируют трофические связи с несколькими пищевыми объектами и сами могут служить жертвой нескольких видов хищников. В силу этого отдельные пищевые цепи переплетаются, и трофические взаимоотношения видов в сообществе точнее передаются термином трофическая сеть (Биологический... 1986, Одум 1986).

Пищевые цепи разделяют на два основных типа: пастбищные и детритные. Основу первых составляют автотрофные организмы (как правило, зеленые растения), вторых – мертвое органическое вещество (детрит) (Биологический... 1986, Криволуцкий и Покаржевский 1986, Чернова и Былова 2004). Первичная продукция, вырабатываемая наземными растениями в луговых или лесных сообществах, вовлекается во множество пищевых цепей, однако в живом виде участниками пастбищной пищевой сети (фитофагами) съедается, как правило, лишь небольшая часть (Бигон и др. 1989). Основная часть растительного материала отмирает и поступает в почву, где вовлекается в детритные пищевые сети, в эту же сеть в итоге попадает материал из пастбищной пищевой сети – в виде экскрементов и животных остатков (Стриганова 1980, Одум 1986). Кроме того, значительная доля энергии (=углерода) поступает в детритные пищевые сети через живые корни растений в виде корневых выделений и/или через микоризу, а также из стабилизированного вещества почвы (Lavelle and Gilot 1994, Pollierer et al. 2007, Гончаров и Тиунов 2013). Таким образом, в наземных экосистемах детритные пищевые сети в основном локализованы в почве, а основной для формирования их структуры являются трофические взаимоотношения почвенных организмов (бактерий, грибов, простейших, растений и животных) (Гиляров 1951).

Использование ресурсов детритной пищевой сети в целом ограничено пределами биогеоценоза – устойчивой саморегулирующейся экологической системы, однако одним из свойств биогеоценоза является его открытость для поступления и выхода вещества и энергии (Сукачев 1964). Привнос аллохтонных элементов (вещества и энергии) из соседних биотопов может отразиться или даже существенно повлиять на структуру и функционирование детритных пищевых сетей биотопа-реципиента (Polis et al. 1997, Gratton et al. 2008, Polis et al. 1997, Vaxter et al. 2005, Ballinger and Lake 2006, Bastow et al. 2002). Влияние аллохтонного поступления вещества и энергии может быть наиболее выражено на границе контрастных сред, каковыми являются водоемы и их прибрежные биотопы. Эти экосистемы тесно связаны между собой потоками вещества и энергии, а взаимообмен осуществляется посредством абиотических процессов и движения организмов (рис. 1.1). Например, перемещение мертвого органического вещества из наземных экосистем в водные происходит за счет действия ветров, смыва почвы, опадания в воду листьев и стволов деревьев (Likens and Bormann 1974, Hynes 1975, Likens 2004). В свою очередь, подвижные организмы, пересекающие границы материнской экосистемы, транспортируют вещество и энергию в смежные экосистемы, являясь источником пищи для позвоночных и беспозвоночных животных экосистем-рецепторов (Вернадский 1978, Henschel et al. 2001, Sabo and Power 2002a, Nagar et al. 2012). На границах водных и наземных экосистем, например на небольших островах (Polis and Hurd 1996a) или на периферии водных объектов (Gratton et al. 2008), перенос мертвой органики и живых организмов может быть важным или даже основным источником поступления некоторых биогенных элементов или химических соединений в наземные пищевые сети (Collier et al. 2002, Gladyshev et al. 2009). Поступление аллохтонного вещества и энергии в экосистему (обычно из соседствующей) обозначается термином «субсидия». Термин «субсидия» был введен Ю. Одумом (Odum 1979), а широкое употребление получил благодаря работам Г. Полиса с коллегами (Polis et al. 1996, 1997, Polis and Hurd 1996a,b и др.).

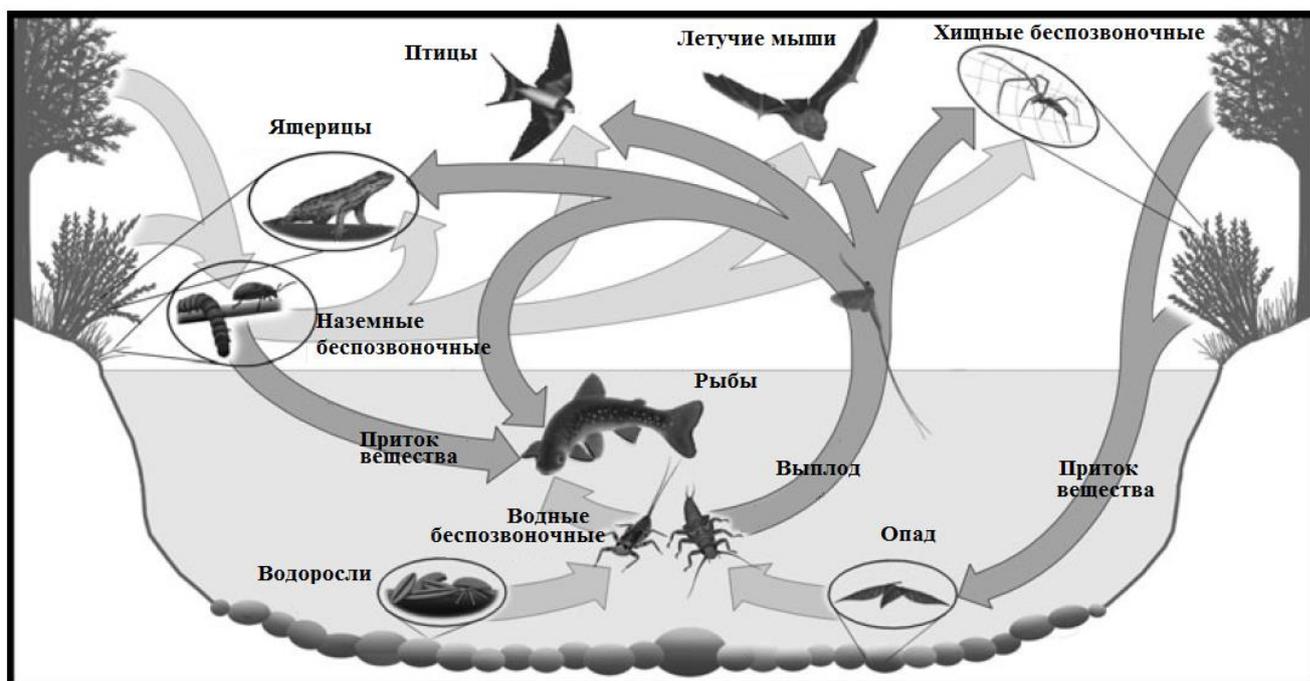


Рисунок 1.1. Схема трофических связей наземных и водных экосистем (по Вахтер et al. 2005).

1.1.2. Поступление органического вещества из водных экосистем

Поступление органического вещества из **пресноводных водоемов** в наземные экосистемы обусловлено двумя основными естественными процессами. Во-первых, в результате затопления прибрежных экосистем во время паводков и половодий, а также действия ветра и колебания уровня воды (волнения) (Михайлов и др. 2005). После спада уровня воды на поверхности почвы остаются макрофиты, а также илистый осадок (наилка), состоящий из смеси измельченных частиц органического происхождения и мельчайших различных по минералогическому составу частиц. Так, количество выносимых на побережья макрофитов и минеральных частиц только из одного из Мазурских озер (Польша) по данным Е. Пьецжиньской (Pieczyńska 1975) составляет около 7,4 и 0,74 кг/м² побережья в год соответственно. Количество накапливаемого на побережьях наилка напрямую зависит от продолжительности и масштабов затопления пойменной поверхности. В свою очередь, продолжительность и величина затопления поймы обусловлена цикличностью стока, естественным и антропогенным изменением природных условий, определяющих режим и величину стока, а также геолого-геоморфологическим строением водоема (Перевошиков 2006). Количество взвешенных частиц в полых водах может изменяться от года к году. В зависимости от скорости течения полых вод, даже в пределах одного и того же пойменного массива, откладываются наилки различной мощности и различного механического состава (Раменский 1938).

Во-вторых, важным элементом межэкосистемного обмена веществом и энергией являются амфибиотические насекомые, личинки которых многочисленны в составе сообщества нейстона и преобладают в сообществах макрозообентоса большинства водоёмов умеренной зоны (Максимов 1974, Batzer and Wissinger 1996, Wissinger 1999, Демина и др. 2013). В водоемах эти насекомые на стадии личинки утилизируют органическое вещество, активно участвуют в процессах биологического самоочищения водоемов (Попова и Харитонов 2012), а в период массового вылета имаго переносят накопленное вещество и энергию в наземные экосистемы (Сазонова 1970, Polis and Hurd 1995, Baxter et al. 2005, Садчиков и Кудряшов 2004, Демина и др. 2013).

В среднем численность вылетающих из пресноводных водоемов насекомых составляет 10000-20000 экз./м² водной поверхности/ год (от 700 до 156000 экз./м² /год – данные по 20 работам, обобщенным Д. Джэксоном и С. Фишером (Jackson and Fisher 1986)), что составляет в среднем около $2-7 \times 10^3$ мг/м² водной поверхности / год сухой биомассы (от 500 до $23,1 \times 10^3$ мг/м² /год). Вылетающие на сушу насекомые составляют от 4 до 57% (в зависимости от таксона) годовой продукции бентоса, но обратно в водоем в виде взрослых насекомых и яиц возвращается только около 2% (по разным данным от <1 до 66%) вещества (Speir and Anderson 1974, Jackson and Fisher 1986, Gray 1989, Baxter et al. 2005). Основную часть биомассы амфибиотических насекомых (60-99%), как правило, составляют имаго двукрылых; также многочисленны поденки, веснянки, ручейники и стрекозы (Judd 1962, Jackson and Fisher 1986, Gray 1989, Кривошеина 2005).

Интенсивность миграции имаго насекомых из воды на сушу зависит от целого комплекса факторов, действующих как на личиночную стадию развития насекомого, так и непосредственно на имаго (например, температура воды, развитие растительности в водоёме, наличие кормовой базы для личинок, пресс хищников) (Baxter et al. 2005, Демина 2013). Продолжительность миграции взрослых насекомых из водоемов сильно варьирует во времени, зависит от особенностей водоема и его географического положения. В умеренных широтах массовый вылет беспозвоночных приурочен к определенному сезону и продолжается от нескольких дней до нескольких месяцев, в тропиках же вылет может происходить круглогодично (Corbet 1964). Пик вылета в умеренных широтах, как правило, приходится на начало лета и резко снижается к осени (Sabo and Power 2002b, Демина и др. 2013).

Количество вылетающих насекомых, проникающих в наземные экосистемы, убывает экспоненциально в градиенте удаления от водоема (рис. 1.2) и зачастую невелико уже в 10-25 м от уреза воды (Jackson and Resh 1989, Power and Rainey 2000, Lynch et al. 2002; Iwata et al. 2003, Power et al. 2004). Наземное распространение взрослых особей амфибиотических насекомых неодинаково у различных таксономических групп. Например, имаго журчалок (Syrphidae) и

толкунчиков (Empididae) способны улетать на значительные расстояния от мест выплода, Dolichopodidae и Chironomidae менее мобильны, другие группы (например, Sciaridae и Sphaeroceridae) не улетают далеко от водоемов (Демина 2013). Распространение беспозвоночных зависит от абиотических (ветра, осадков, света, крутизны берега, открытости ландшафта) и биологических факторов (избегание хищников, конкуренции за ресурсы и пространство, поиск половых партнеров) (Petersen et al. 1999; Power and Rainey 2000; Power et al. 2004).

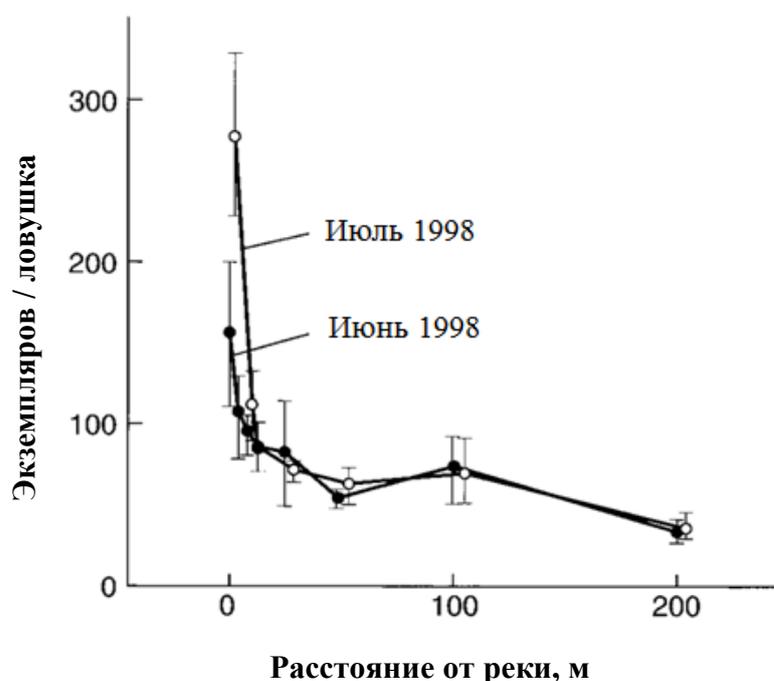


Рисунок 1.2. Пик вылета и распределение численности амфибиотических насекомых в градиенте удаления от реки Ийл (США, Калифорния), (среднее \pm 2SE) (по: Power and Rainey 2000).

Поступление органического вещества из **морских экосистем** в наземные в большинстве случаев обусловлено волновой активностью и приливно-отливными явлениями. На побережьях морей образуются скопления органического вещества (от 10 до 2000 кг/м берега/год), формирующие постоянный элемент пологих участков побережья (Кузнецов 1960; Polis et al. 1997; Rose and Polis 1998). Наиболее обильны среди выброшенной биомассы растительные остатки, среди которых преобладают водоросли, но также встречаются морские травы и, в меньшей степени, остатки наземных растений (фрагменты древесины, семена и плоды) (Colombini and Chelazzi 2003). Так на 1 км береговой полосы Белого моря приходится в среднем 326 т водорослей, а общее количество ежегодно выбрасываемых штормами на берег водорослей в среднем составляет около 1,5 млн тонн (Кузнецов 1960, Ключкова и Березовская 1997). Накопление органики на побережье происходит быстрыми темпами, например, на Балтийском

море недельное накопление макрофитов достигало 3000 г/м берега (Hammann and Zimmer 2014). Количество и скорость накопления выбрасываемого на берег органического вещества зависит не только от продуктивности морских систем, но и от целого ряда иных факторов: характера материала, слагающего побережье (песок, галька, гравий и т.д.), прибрежной гидродинамики, видового состава макрофитов и животных, характеристик плавучести мертвой органики. На каменистых пляжах накапливается в 10 раз больше мертвого органического вещества, чем на галечных, и до 30 раз больше, чем на песчаных, и в выбросах различных типов побережий, как правило, доминируют разные виды водорослей (Ort et al. 2005, Murdock and Dodds 2007).

Помимо органического вещества растительного происхождения на побережья также поступает значительное количество животных останков. По результатам немногочисленных исследований эти величины могут достигать 530 г сухой массы в год на метр береговой линии (Polis and Hurd 1996a, Colombini and Chelazzi 2003). Так на 15 километровой участке Черного моря в районе мыса Малый Утриш только средняя плотность выброшенных мертвых дельфинов составила 4,5 экз./1 км побережья/4 года (Глазов и Лямин 2000). Перенос органического вещества морского происхождения в наземные экосистемы осуществляется также морскими птицами в виде гуано, объедков, перьев и погибших особей (Polis and Hurd 1996a,b, Maron et al. 2006).

В распространении водной субсидии в наземные экосистемы важную роль играют прибрежные и наземные организмы, населяющие выброшенные из моря субстраты. Выбросы водорослей служат местом развития, обитания и источником пищи, часто единственным (Catenazzi and Donnelly 2007), для прибрежных и наземных макро- и микросапрофагов (бокоплавов, моллюсков, клещей, мокриц, энхитреид) (Сергеева и др. 1987, Авдонин и Петрова-Никитина 1999, Каталог биоты... 2008). Так, на о. Ряжков (Белое море) плотность заселения морских выбросов ногохвостками составляла в среднем 509 ± 350 экз./125см³, что превосходило плотность коллембол во всех остальных местообитаниях, отмеченных на острове, включая лесные (Почвенные беспозвоночные... 1986). В морских выбросах активно развиваются личинки двукрылых, имаго которых, вылупляясь, переносят накопленную энергию в более удаленные от береговой линии районы (Кривошеина 2005). На побережье Белого моря численность личинок мух (*Scatophaga litorea*, *Fucellia fucorum*, *Orygma luctuosum*) оставляет в среднем 20000 экз./м² (Почвенные беспозвоночные... 1986). На побережье Черного моря представители лишь одного рода мух-береговушек *Ephydra* в благоприятные годы образуют скопления численностью от 10000 до 30000 экз./м² (50-150 г/м²), а в пики численность их обилие достигает 90000 экз./м² (450 г/м²) (Пржиборо и Щадрин 2012). Наличие растительности и значительного количества выброшенной на берег органики не является обязательным условием

для достижения высокой численности некоторых видов насекомых. В толще первых сантиметров песчаного побережья Тирренского моря (Гроссето, Италия) численность личинок мокрецов *Leptoconops kerteszi* (Ceratorogonidae) достигала 40 экз./см³ (Raspi et al. 2007).

1.1.3. Почвенная макрофауна прибрежных экосистем

Абиотические факторы среды (мезорельеф, почвы, микроклимат и т.д.) вкупе с поступлением аллохтонных ресурсов на пологие побережья водоемов могут сказаться на обилии и видовом разнообразии почвенной фауны прибрежных биотопов (Ballinger and Lake 2006). Берега водоемов являются интразональным биотопом, в котором проявляются типичные эффекты экотона: высокое видовое разнообразие и численность животных (Одум 1986).

Сообщества беспозвоночных в прибрежной зоне **пресных водоемов**, действительно, часто характеризуются большим разнообразием и высокой плотностью популяций (Крышталь 1955, Утробина 1958, Henschel et al. 1996, Polis et al. 1997). Известно, что в катенном градиенте численность беспозвоночных претерпевает изменения при переходе от аллювиальных к аккумулятивным позициям, что в первую очередь принято связывать с влажностью биотопа (Максимов 1974, Нагуманова 2006). Исследования видового состава и обилия беспозвоночных лесных экосистем по поперечному профилю долин рек показали, что максимальное обилие почвенной макрофауны, как правило, наблюдаются в пойменных биогеоценозах, расположенных в аккумулятивных позициях ландшафта (рис. 1.3). В этих биотопах по численности и биомассе часто доминируют сапрофаги (например, дождевые черви и личинки двукрылых) (Bastow et al. 2002, Рыбалов и Камаев 2011, Ноекман et al. 2012) и хищные беспозвоночные, такие как пауки и жуличицы (Power and Rainey 2000, Nakano and Murakami 2001, Стриганова и Порядина 2005). Транзитный участок катены, являясь экотонным местообитанием, часто отличается наибольшим видовым разнообразием (Стриганова 1995, Нагуманова 2006). Закономерность распределения показателей обилия почвенной макрофауны в ландшафте проявляется во всех природных зонах. Так, наиболее высокие показатели обилия и видового разнообразия, по сравнению с удаленными от прирусловой части ландшафтами, были отмечены в долинах рек тундры (Долгин и др. 2012), тайги (Kato et al. 2003, Рыбалов и Камаев 2011, Бастраков и Рыбалов 2011, Полежаева 2011), зоны смешанных (Гельцер 1963, Добровольский и Гельцер, 1958) и широколиственных лесов (Нагуманова 2006), лесостепной (Леонтьева и Кривопалова 1999) и субтропической зон (Collier et al. 2002), пустыни (Sanzone et al. 2003). Подобная закономерность распределения почвенных беспозвоночных свойственна речным долинам как крупных, так и малых рек (Лопатин 1953, Rybalov and Rossolimo 1998; Стриганова и Порядина 2005).

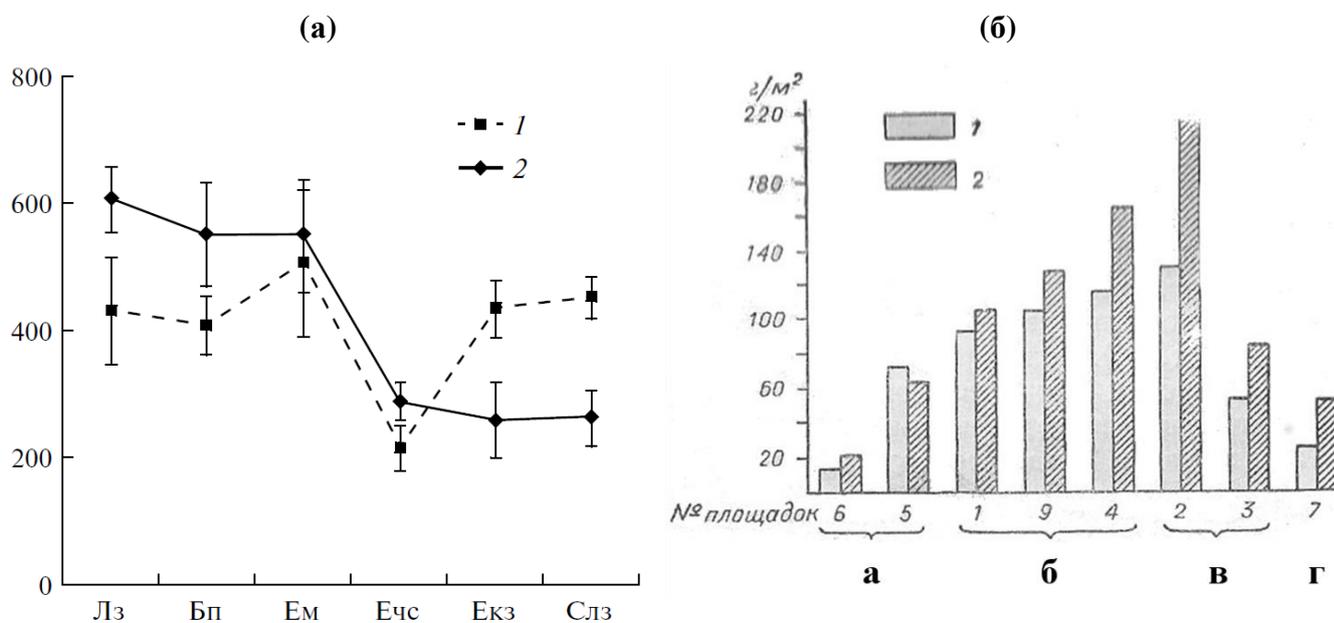


Рисунок 1.3. (а) – численность почвенной макрофауны в биогеоценозах р. Каменная в 2008 г. (1) и 2009 г. (2), экз/м². Биогеоценозы: пойменные прирусловые: Лз – заливной луг, Бп – березняк долгомошный; центральная пойма: Ем – ельник мелкотравный; внепойменные мезопонижений: Ечс – ельник чернично-морозово-сфагновый, Екз – ельник кустарничково-зеленомошный; вершина холма: Слз – сосняк лишайниково-зеленомошный (по: Рыбалов и Камаев 2011). (б) – биомасса беспозвоночных в почвах долины р. Клязьмы на всю глубину встречаемости животных. Буквами и цифрами обозначено: а – притеррасье, б – центральная пойма, в – прирусловье, г – коренной берег; 1 – июль 1956 г., 2 – август 1956 г. (по: Добровольский и Гельцер 1958).

Изученность сообществ почвенных беспозвоночных побережий водоемов со стоячей водой (например, малых озер и стариц) сравнительно невелика, также слабо изучено распределение беспозвоночных по поперечному профилю приозерного ландшафта. Однако, как и в случаях с речными долинами, обилие и видовое разнообразие почвенных беспозвоночных побережий озер обыкновенно несколько выше, чем в более удаленных от водоема биотопах (Jonsson and Wardle 2009, Dreyer et al. 2012).

Выявить единую закономерность распределения обилия почвенной макрофауны **приморских экосистем** не представляется возможным из-за широкого диапазона экологических и географических условий (Polis et al. 1997). Для участков береговой зоны морей характерен своеобразный микроклимат, а приморские почвы (при их наличии) характеризуются чрезвычайно высокой вариабельностью физических, физико-химических и химических свойств, специфичен и видовой состав населения наземно-морского экотона (Шляхов 1996, Нечаев и др. 2005). Например, в субсредиземноморских экосистемах Черного моря в районе мыса Малый

Утриш (полуостров Абрау) прослеживается значительное увеличение численности почвенной макрофауны при удалении от воды (Лушникова и Гонгальский 2013): в пределах пляжной галечниковой зоны численность макрофауны составляет 184,2 экз./м², далее расположена полоса дубово-можжевеловых ксерофильных лесов, численность макрофауны в которой составляет 289,5 экз./м², а в удаленном от моря на 3 км дубово-грабинниковом лесу численность животных достигает 768,4 экз./м². Выраженный вектор обеднения биотопических ассамблей цикадовых, дневных чешуекрылых и паукообразных, а также увеличение количества ксерофильных видов, распространенных преимущественно в центральных районах азиатского материка, отмечается по мере приближения к урезу воды Японского моря (Мартыненко и др. 2006). С другой стороны, на крупном беломорском о. Ряжков суммарная численность почвенных беспозвоночных приморского луга составляла 512 экз./м², а в пределах лесной растительности острова – от 163 экз./м² (скальный сосняк) до 419 экз./м² (березняк) (Почвенные беспозвоночные... 1986), при этом численность макрофауны зональных сосняков и ельников Кольского полуострова составляет 573-707 экз./м² и 244-545 экз./м² соответственно (Зенкова и др. 2011).

Результаты целого ряда исследований на песчаных побережьях и небольших островах говорят о том, что вдоль приливно-отливной полосы наблюдается высокое обилие наземных хищников по сравнению с более удаленными от моря биотопами (Polis and Hurd 1995, 1996a, Anderson and Polis 1998; Ince et al. 2007, Colombini et al. 2011, Mellbrand et al. 2011). Г. Полис и С. Хард (Polis and Hurd 1995) отмечали, что численность пауков на кактусах на небольших островах (<0.5 км²), лишенных плотного растительного покрова (проективное покрытие менее 5%), составляла 0,7-225 экз./м³ кактуса, а на крупных островах и материковом побережье численность была значительно ниже: 5,0-15,8 и 1,3-7,3 экз./м³ кактуса. В свою очередь обилие пауков в пределах супралиторали было выше в 6 раз, чем в 100 м от берега (0,155±0,4 и 0,025±0,02 экз./м² соответственно).

Не все прибрежные экосистемы зависят от притока вещества из водных экосистем, поскольку принос варьирует в зависимости от проницаемости границы между экосистемами, а его функциональное значение во многом определяется **продуктивностью наземных сообществ** (Marczak et al. 2007; Paetzold et al. 2008). Влияние водной субсидии должно быть наиболее существенно в районах, где продуктивность наземных экосистем, по сравнению с водными, наиболее низка (Polis et al. 1997; Ince et al. 2007; Marczak et al. 2007; Catenazzi and Donnelly 2007). Разница в продуктивности между водными и наземными экосистемами, особенно на границах сред, может быть велика. Общая чистая первичная продукция Мирового океана составляет около 60 млрд. тонн углерода за год (по разным оценкам от 35 до 100 млрд. тонн), суши – 57 млрд. тонн (от 48 до 65 млрд. тонн). Таким образом, на единицу площади

первичная продукция суши существенно выше, чем океана. Однако, при примерно равной суммарной величине чистой первичной продукции, средняя биомасса самих продуцентов на суше составляет около 800 млрд. т углерода, а в океане – всего около 2 млрд. т. Таким образом, скорость образования нового вещества в расчете на единицу биомассы в океане в сотни раз выше, чем на суше (Винберг 1960, Field et al. 1998, Михайлов и др. 2005). Одними из наиболее продуктивных местообитаний планеты являются прибрежные воды: первичная продукция эстуариев и рифов, занимающих 0,55% территории акваторий, превышает 4000 г/м²/год (7,3% от суммарной продукции морей и океанов), континентальные шельфы (7,2% территории) производят 16,9% суммарной первичной продукции, а продукция колоний бентосных макроводорослей (0,028% территории) оценивается в 1,8%. В свою очередь, продуктивность наземных экосистем варьирует от 3 до 3500 г/м² год сухой биомассы (Ryther 1956; Lieth 1978, Polis and Hurd 1996a). Таким образом, «бедные» наземные экосистемы побережий зачастую примыкают к «богатым» прибрежным морским экосистемам.

Примером зависимости наземных систем от водной субсидии могут служить экосистемы приморских пляжей, почти лишенных наземных растений. В такой ситуации поступающее из морских экосистем органическое вещество является важным энергетическим ресурсом для сапрофагов (Polis et al. 1997, Colombini and Chelazzi 2003, Spiller et al. 2010), благоприятно влияет на прибрежную растительность и способствует поддержанию численности фитофагов (Del Vecchio et al. 2013). Наличие кормовой базы может, в свою очередь, обусловить высокое обилие хищников в прибрежных районах (Ince et al. 2007, Mellbrand et al. 2010; Mellbrand and Hambäck 2010).

Субсидия пресных водоемов отличается по своему характеру от таковой морских экосистем: количество выбрасываемой на побережья из моря органики, как правило, превышает продуктивность растительных сообществ береговой линии (Colombini and Chelazzi 2003, Del Vecchio et al. 2013), а в пресных водоемах умеренной зоны биомасса водорослей обычно не достигает высоких значений. Только в редких случаях (например, массовых разрастаний кладофоры) сухая масса водорослей может достигать сотен г на м² (Жизнь растений 1974). Необходимо отметить, что в контексте данного исследования прибрежные высшие растения, фотосинтезирующие части которых находятся преимущественно над поверхностью воды (тростник, ситник и т.п.) рассматриваются как компоненты наземных, а не водных, экосистем.

Обилие животных, особенно хищных беспозвоночных, на побережьях пресных водоемов может быть вызвано, главным образом, притоком амфибиотических насекомых, на которых непосредственно охотятся наземные хищники (Hering and Plachter 1997; Akamatsu et al. 2004, Mellbrand 2010). Можно полагать, что влияние водной субсидии на функционирование почвенных сообществ будет наиболее значимо в ландшафтах с бедными органическим

веществом почвами, расположенными в непосредственной близости от водоемов, воды которых служат местом массового размножения амфибиотических насекомых (Baxter et al. 2005, Paetzold et al. 2008, Гончаров и др. 2011).

1.1.4. Связи между водными и наземными пищевыми сетями

Наличие связей между водными и наземными пищевыми сетями отмечалось еще в естественнонаучных работах XIX – начала XX веков (например, Рутье 1852, Gould 1871, Мензбир 1904-1909), но большинство подобных исследований было посвящено экологии позвоночных животных. Так Саммерхейс и Элтон в начале прошлого века (Summerhayes and Elton 1923) отмечали важность двукрылых, вылетающих из пресных озер, в качестве источника пищи для наземных животных. Позднее было показано, что у 184 видов птиц, обитающих в Америке (Kennedy 1950), и 64 видов птиц Австралии (Barker and Vestjens 1940) в рацион входят имаго и нимфы стрекоз. А одно из первых полных исследований поступающей на берег органики (дрифта) из пресноводных водоемов было проведено В.Л. Макэти еще в 1925 г. (McAtee 1925).

Как отмечено выше, вылетающие из воды амфибиотические насекомые являются пищевым ресурсом для ряда наземных позвоночных и беспозвоночных хищников (например, птиц, ящериц и пауков) (Paetzold et al. 2008, Гладышев и др. 2011, Hoenkman et al. 2012). От количества попадающих на сушу амфибиотических и водных беспозвоночных может зависеть обилие и динамика популяций наземных обитателей. Это было показано на примере небольшой реки в пустыне Сонора (рис. 1.4) (Sanzone et al. 2003). Схожие данные были получены в эксперименте по внесению в почву мертвых двукрылых. Обилие микростапрофагов (коллембол и клещей) и хищников (жесткокрылых и клопов) значительно возрастали в течение двух лет эксперимента (Hoenkman et al. 2012). С другой стороны, при изоляции биотопов от вылетающих из воды насекомых численность пауков сокращалась (Marczak et al. 2007). С. Накано и М. Мураками отмечали, что активный лет амфибиотических насекомых побуждает птиц с нагорий к временным миграциям в прибрежные зоны водоемов (Nakano and Murakami 2001, Murakami and Nakano 2002).

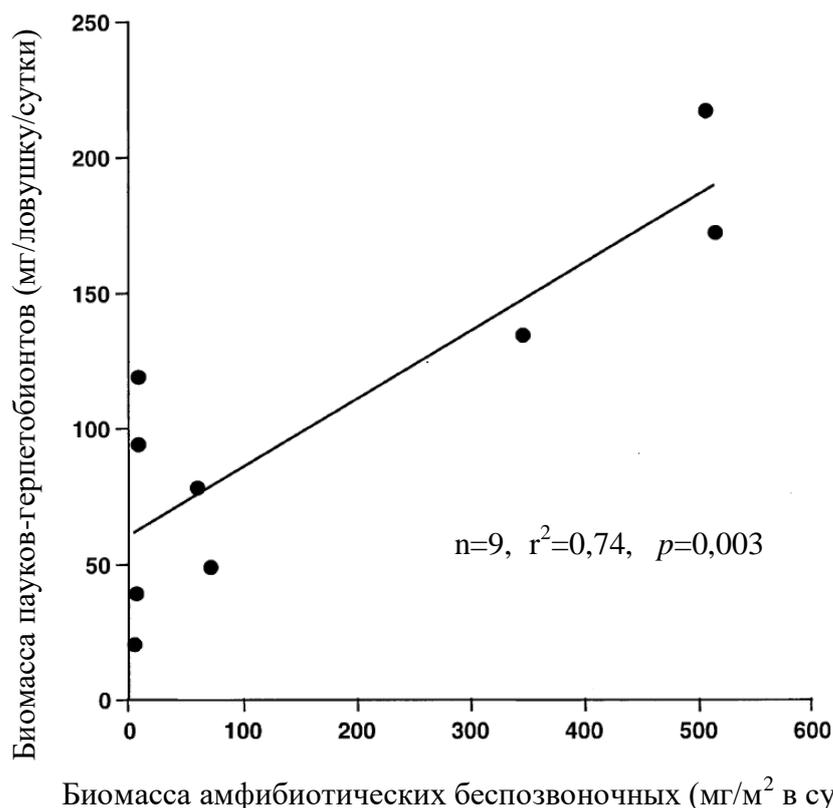


Рисунок 1.4. Регрессия биомассы герпетобионтных пауков от биомассы амфибиотических беспозвоночных, поступающих в прибрежные биотопы (по Sanzone et al. 2003).

Для некоторых модельных систем в последние годы получены количественные оценки важности водной субсидии. Однако большая часть проведенных исследований рассматривает воздействие аллохтонных ресурсов на отдельные группы животных (в основном хищников) (например, Polis et al. 1997, Power and Rainey 2000, Collier et al. 2002, Sanzone et al. 2003 и др.), но не затрагивает сообщества в целом. Анализ литературных данных показывает, что в прибрежных экосистемах рек и ручьев наиболее тесно связаны трофически с водоемами пауки, использующие для охоты ловчие сети, и бродячие пауки, получающие, соответственно, 39-100% и 25-68% пищи из водоемов (Henschel et al. 2001, Collier et al. 2002). На побережьях крупных рек, исследованных Петцольдом с соавторами, в тканях прибрежных бродячих пауков, жужелиц и стафилинид в периоды наибольшего лёта из воды насекомых доля добычи «водного» происхождения достигала 48-100%, при этом наибольшая численность наземных хищников отмечается в узкой (около двух метров) прибрежной полосе (Paetzold et al. 2005, 2006).

Значимость водных ресурсов зависит от экологических особенностей вида. Известно, что у разных видов жужелиц доля пищи водного происхождения существенно отличается (Крыжановский 1983). Наиболее отчетливые трофические связи с водными беспозвоночными (>20% «водного» углерода), прослеживаются у гигрофильных прибрежных жужелиц

(например, *Pterostichus anthracinus*, *Patrobis excavates*, *Agonum obscurum*, *Bembidion doris*), а наименьшие – у животных-стратобионтов (костянок и геофилид) (Гончаров и др. 2011).

Освоение водной субсидии может зависеть от размерного класса хищника: анализ желудков жужелиц, отобранных в пойме реки Изар (Германия), показал, что до 89% их диеты составляют водные беспозвоночные. При этом небольшие по размеру виды рода *Bembidion* питались в основном имаго и личинками хирономид, а крупные *Nebria picicornis* – веснянками (Hering and Platzer 1997). Стоит отметить, что у тех же видов, отобранных в пойме небольших ручьев, доля водных беспозвоночных в питании не превышала 34%.

В умеренных широтах наиболее распространенными хищниками береговой линии являются пауки-волки (*Lycosidae*), которые за счет активного перемещения (некоторые виды могут передвигаться непосредственно по воде) способны к поимке летающих и быстро движущихся членистоногих, например, двукрылых (Mellbrand and Hambäck 2010, Foelix 2011). По данным К. Мелбранд и П.А. Хамбэка (Mellbrand and Hambäck 2010) на побережье Балтийского моря добыча морского происхождения составляет более 50% рациона пауков-волков. Другие прибрежные хищники (жужелицы, стафилиниды, хищные клопы и др.) несмотря на то, что также являются активными охотниками, в целом менее подвижны. Вероятно, в открытых местообитаниях, таких как побережья морей, они проигрывают паукам конкуренцию за ресурсы. В их рационе отмечено менее 25% морской добычи (Denno et al. 2004, Mellbrand and Hambäck 2010).

Привнос аллохтонных элементов в экосистему может косвенно оказывать влияние на животных, трофически не связанных с водной субсидией, например, за счет высокого обилия хищников в прибрежных биотопах. После спада активного лета амфибиотических насекомых эти хищники могут переключаться на потребление фитофагов, за счет чего снижается ущерб прибрежной растительности (Polis et al. 1997, Henschel et al. 2001; Henschel 2004). Специализированные фитофаги, обитающие в поймах рек (например, тетригиды и листоеды), за счет питания макрофитами и околоводной растительностью также являются потенциальными переносчиками водной энергии в наземные экосистемы (Bastow et al. 2002).

Распространение аллохтонного вещества должно зависеть от особенностей водоема, ландшафта прибрежной зоны и продуктивности наземных и водных экосистем (см. разделы 1.1.2-1.1.3, также Mellbrand et al. 2011). Пространство, на которое распространяется влияние водной субсидии, очевидно, может очень различаться. Исследования А. Петцольда с соавторами в северной Италии (Paetzold et al. 2005, 2006, 2008) показывают, что диета геобионтов – жужелиц, стафилинид и пауков-волков, отобранных более чем в 50 м от водоема, состоит исключительно из пищи наземного происхождения, а наибольший вклад аллохтонной продукции приходится на обитателей приливной и супралиторальной зон. С другой стороны, М.Е. Пауер и В.Е. Рэйни

с коллегами (Power and Rainey 2000, Power et al. 2004) показали (по данным оценки размеров паутины и массы жирового тела пауков линифид *Neriene radiata*), что на расстоянии 100 м от реки в Северной Калифорнии пауки получают, по меньшей мере, 50% питательных веществ от вылетающих из воды насекомых.

Получение достаточного объема количественных данных для оценки биологической значимости водной субсидии затрудняет техническая сложность извлечения информации. Исследование пищевой специализации с помощью прямых наблюдений за жизнедеятельностью большинства педобионтов невозможно (Wardle 2002). Данные о содержимом кишечного тракта дают краткосрочную оценку рациона, а также отнимают много времени для получения репрезентативных результатов (Ballinger and Lake 2006). Косвенные методы, такие как измерения размеров животных, массы жирового тела, паутины (например, Power and Rainey 2000) и т.д. являются трудоемким и длительным процессом, ограниченным природными условиями, а также набором видов. Существенное продвижение в этой области исследований было достигнуто с широким распространением изотопного анализа, поскольку углерод «водного» происхождения часто отличается по изотопному составу от «наземного».

1.2. Изотопный состав вещества

Изотопный анализ в последние годы стал одним из основных методов трофической экологии (Peterson and Fry 1987; Scheu and Falca 2000; Тиунов 2007; Voecklen et al. 2011). Изотопами называют атомы, ядра которых содержат одинаковое число протонов, но разное число нейтронов (Хёфс 1983, Глинка 1985). Все атомы данного элемента имеют одинаковые химические свойства, которые зависят от числа и расположения электронов – строения электронной оболочки. Однако отличие атомов одного и того же элемента по количеству нейтронов приводит к некоторым различиям в физических свойствах. Различают стабильные изотопы, которые существуют в неизменном виде неопределенно долго, и нестабильные (радиоизотопы), которые со временем распадаются (Хёфс 1983). Многие физические процессы сопровождаются изменением соотношения между изотопами (фракционирование изотопов), благодаря чему между целыми экосистемами и их компонентами наблюдаются различия в изотопном составе (Галимов 1981). Эта особенность позволяет использовать стабильные изотопы в качестве естественной метки, позволяющей проследить обмен вещества и энергии между отдельными организмами, и между целыми сообществами (Тиунов 2007).

Основную массу живого вещества (96%) составляют биогенные элементы: кислород, углерод, водород и азот, каждый из которых имеет свой набор изотопов (Ивлев 1986). Для изучения межэкосистемных потоков энергии и исследования трофических взаимодействий используют в большинстве случаев изотопы углерода и азота (Fry 2006, Gladyshev 2009).

Изотопный состав углерода органического вещества наземных, морских и пресных экосистем часто различен, что дает возможность идентификации водной субсидии в наземные пищевые сети. Кроме того, используя изотопный состав азота, возможно определить позицию животных в трофических цепях (Scheu and Falca 2000, Тиунов 2007), что позволяет выявить различия в использовании водной субсидии представителями различных трофических групп.

Изотопный состав вещества, или его «изотопную подпись» определяют с помощью масс-спектрометра, оснащенного элементным анализатором. Концентрации тяжелых изотопов выражают в атомных процентах. Однако провести точное определение изотопного состава вещества в абсолютных единицах технически сложно, намного проще сравнить вещество с некоторым эталонным образцом. Кроме того, изотопный состав естественных материалов варьирует в довольно узких пределах. В силу этих причин изотопный состав вещества принято выражать в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta^n E = [(R_{\text{проба}} - R_{\text{стандарт}}) / R_{\text{стандарт}}] * 1000, \quad (1.1)$$

где E – элемент (например, N или C), ⁿ – масса более тяжелого и редкого изотопа, и R – относительное обилие этого изотопа в анализируемой пробе или в стандарте. Для азота стандартом служит N₂ атмосферного воздуха, для углерода – «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB). В стандарте углерода $R = 1,1237 \times 10^{-2}$; в стандарте азота $R = 3,6764 \times 10^{-3}$. В стандартах, по определению, $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ равны нулю (Dawson et al. 2002, Peterson and Fry 1987). Точность измерения концентрации изотопов в массовых анализах составляет обычно 0,2 – 0,5 ‰ (Тиунов 2007). Для стандартного анализа соотношения стабильных изотопов требуется от долей до несколько миллиграммов анализируемого вещества (Nakano et al. 1999), таким образом, в случае работы с почвенными беспозвоночными используют целые организмы (например, при исследовании микрофауны) или отдельные ткани животных или растений (Martinez del Rio et al. 2009, Цуриков и др. 2015).

Изотопная подпись животного отражает интегрированную во времени информацию о его трофической позиции, о трофических связях с другими членами сообщества, и о базовых источниках энергии (углерода) и других элементов (Martinez del Rio et al. 2009, Ben-David and Flaherty 2012). Углерод и азот имеют по два стабильных изотопа – ¹²C (98,9%) и ¹³C (1,1%), ¹⁴N (99,64%) и ¹⁵N (0,36%) соответственно. Стабильные изотопы углерода (соотношения ¹³C/¹²C) мало фракционируются в трофических цепях, то есть величина $\delta^{13}\text{C}$ фактически не меняется с трофическим уровнем, что позволяет использовать значения $\delta^{13}\text{C}$ для определения основных источников углерода в трофической сети (Тиунов 2007). В свою очередь изотопы азота (соотношение ¹⁵N/¹⁴N), наоборот, сильно фракционируются в трофических цепях и при деструкции органического вещества, что позволяет установить положение особи в ее пищевой

цепи. Фракционирование изотопов в пищевой цепи (трофическое обогащение, Δ) определяется как разница между изотопной подписью потребителя и пищи. Для азота:

$$\Delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{потребитель}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{пища}}, \quad (1.2)$$

Положительная корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ и позицией животного в пищевой цепи отчетливо проявляется в природных экосистемах и подтверждается в большинстве лабораторных экспериментов. В среднем изотопная подпись азота увеличивается на 2-4‰ с каждым трофическим уровнем, а общее накопление ^{15}N в детритной пищевой цепи может составлять более 14‰, составляя непрерывный континуум значений (Vanderklift and Ponsard 2003, Scheu and Falca 2000, Illig *et al.* 2005, Тиунов 2007, Layman *et al.* 2012, Phillips 2012).

Как известно, атмосферный CO_2 вместе с растворенной углекислотой гидросферы составляет единую физико-химическую систему (Worden *et al.* 2015). Биологическое фракционирование при фотосинтезе приводит к значительному обогащению органического вещества легким изотопом углерода по сравнению с атмосферной углекислотой: величина $\delta^{13}\text{C}$ CO_2 в тропосфере $\approx -7,8\text{‰}$, а для континентальных растений с C3-типом фотосинтеза величина $\delta^{13}\text{C}$ составляет от -22 до -35 ‰ (в среднем -27‰) (Галимов 1981, Dawson *et al.* 2002). В свою очередь, фракционирование в системе атмосфера-гидросфера (обмен CO_2 между атмосферой и поверхностью океанских вод) приводит к обогащению тяжелым изотопом углерода бикарбоната морской воды. Величина $\delta^{13}\text{C}$ бикарбоната составляет от -1,3 до -2,9‰, в среднем -2‰, а содержание тяжелого углерода в морских осадочных породах (известняках) колеблется в пределах от +6 до -9‰ (Fry 2007, Ферронский и Поляков 2009). Сильное кинетическое фракционирование происходит и в процессе ассимиляции растворенного неорганического углерода при фотосинтезе фитопланктона, величина $\delta^{13}\text{C}$ которого зависит от изотопного состава растворенного неорганического углерода, температуры, морфологических особенностей и темпов роста, а также дискриминации изотопов карбоксильными ферментами, участвующими в фиксации CO_2 (Fry 2007, Michener and Kaufman 2007, Schmitt *et al.* 2012).

В силу описанных процессов, органическое вещество морских экосистем существенно обогащено ^{13}C по сравнению с наземным (Хёфс 1983, Peterson and Fry 1987). В свою очередь наземные организмы, потребляющие преимущественно пищу морского происхождения, должны быть обогащены ^{13}C по сравнению с организмами, рацион которых состоит в основном из пищи наземного происхождения (DeNiro and Epstein 1978; Schoeninger and DeNiro 1984 цит. по Anderson and Polis 1998). Например, В. Андерсон и Г. Полис (Anderson and Polis 1998), показали (рис. 1.5), что ткани растений и животных в удаленных от побережья Тихого океана экосистемах имеют достоверно меньшие значения $\delta^{13}\text{C}$, чем морские водоросли и прибрежные животные.

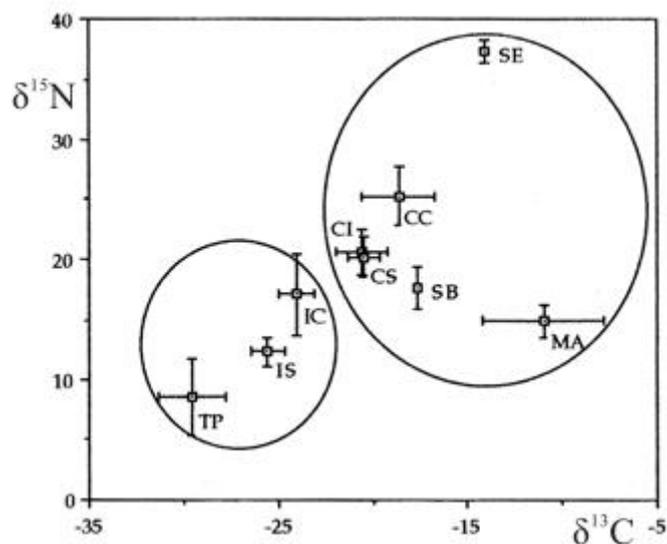


Рисунок 1.5. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ прибрежных и удаленных от моря организмов. TP = удаленные от моря травянистые растения, IS = удаленные от моря пауки, IC = удаленные от моря скорпионы, MA = морские водоросли, CS = прибрежные пауки, CC = прибрежные скорпионы, SB = морские птицы, SE = эктопаразиты морских птиц, CL = насекомые падальщики. С левой стороны окружностью обведены изотопные значения наземных растений и животных, с правой – морских и прибрежных (по Anderson and Polis 1998).

В отличие от морских экосистем, органическое вещество эвтрофных пресных водоемов (и, соответственно, обитающих в них животных), как правило, характеризуется низким содержанием тяжелого углерода по сравнению с органическим веществом суши (Craig 1953, France 1999, Post 2002). Изотопный состав компонентов углеродного цикла в пресных водоемах варьирует в зависимости от типа водоема, гидрологического режима, преобладающего источника растворенного в воде CO_2 . Источником CO_2 могут быть карбонаты горных пород, минеральных вод, атмосферный CO_2 ; однако в пресных водоемах главным источником CO_2 служит дыхание микроорганизмов, разлагающих органическое вещество (Osmond et al. 1981, Fry 2007). Выделяющийся при дыхании микроорганизмов CO_2 уже обеднен ^{13}C , и подвергается дальнейшему фракционированию (против ^{13}C) при фиксации фитопланктоном (Finlay 2001). Величина $\delta^{13}\text{C}$ растворенного неорганического углерода может составлять -20‰ , а $\delta^{13}\text{C}$ водорослей, поглощающих его, достигать -45‰ (Hamilton et al. 1992, Finlay 2001). Кроме того, в водоемах с высоким содержанием гуминовых кислот (например, в дистрофных озерах, мангровых болотах, гиполимнионе олигатрофных озер) к обеднению ^{13}C органического вещества может приводить фракционирование изотопов углерода в процессе анаэробной микробной трансформации (France 1996, France and Schlaepfer 2000). В обедненных кислородом водоемах значительную роль в углеродном цикле играет метаногенез. Резко обедненный ^{13}C метан частично усваивается метанотрофными бактериями и поступает в детритные пищевые

сети. В силу этих причин органическое вещество эвтрофных водоемов и населяющие их организмы часто имеют низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ ($\ll -30\%$). Изотопный состав организмов в крупных водоемах менее предсказуем, но в целом наблюдается тенденция увеличения величины $\delta^{13}\text{C}$ с увеличением площади озер (Post 2002).

В речных экосистемах поступающий с суши растительный опад часто бывает важным или основным источником углерода для животных-детритофагов. Поэтому изотопный состав беспозвоночных в реках обычно не слишком отличается от такового в наземных экосистемах. Однако Петцольд с коллегами (Paetzold et al. 2005, 2006, 2008) выявили статистически значимые различия в величине $\delta^{13}\text{C}$ наземных членистоногих и водных насекомых ($p < 0,005$) в приречных экосистемах Италии. Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ прибрежных жукелиц был схож с величинами $\delta^{13}\text{C}$ водных насекомых ($\delta^{13}\text{C} \leq -27\%$), и значимо отличался от величин $\delta^{13}\text{C}$ жуков, отобранных на расстоянии > 50 м от реки ($\delta^{13}\text{C} \approx -25\%$). Пауки, отобранные на побережье, отличались по значениям $\delta^{13}\text{C}$ как от водных беспозвоночных, так и от удаленных от воды пауков ($\delta^{13}\text{C} \approx -26\%$). Подобные результаты также были получены в Исландии на побережьях озер вулканического происхождения (Gratton et al. 2008).

Органическое вещество суши и моря также различается по величинам $\delta^{15}\text{N}$ (Peterson and Fry 1987, Montoya 2007). В водных экосистемах наблюдается увеличение содержания ^{15}N с глубиной, что связывают с процессами разложения и ассимиляции легкого изотопа азота фитопланктоном – процессы нитрификации и денитрификации вызывают сильное (10-40%) фракционирование $\delta^{15}\text{N}$ (Altabet 2006, Sigman et al 2009). Таким образом, величина $\delta^{15}\text{N}$ глубоководных водорослей может быть выше наземных растений. Изотопный состав органического вещества азота пресных водоемов (особенно озер) изменчив еще сильнее – $\delta^{15}\text{N}$ пресноводных растений варьирует в пределах от -15 до +20%, со средними значениями от -1 до 7% в естественных экосистемах, не подверженных аллохтонному влиянию (Finlay and Kendall 2007).

Разница в значениях $\delta^{15}\text{N}$ может быть существенной не только между органическим веществом (субстратом) контрастных экосистем, но и в пределах одного биотопа. Почвенные микроорганизмы существенно фракционируют изотопы при ассимиляции азота, и многие биохимические реакции азотного цикла, такие как нитрификация и аммонификация, могут сопровождаться сильным (десятки %) изменением $\delta^{15}\text{N}$ (Syväranta et al. 2008, Gladyshev 2009). Кроме того, содержание ^{15}N увеличивается вниз по профилю почвы (Högberg 1997, Hobbie et al. 1999, Ponsard and Arditì 2000, Dawson et al. 2002). Величина $\delta^{15}\text{N}$ в почве лесных экосистем определяется ландшафтной позицией, открытостью биогеохимических циклов азота, поступлением аллохтонного азота различного (часто антропогенного) происхождения (Craine et

al. 2009). Таким образом, величины $\delta^{15}\text{N}$ почвенных беспозвоночных даже в пределах одной экосистемы могут значительно варьировать.

Фракционирование изотопов происходит также в ходе метаболизма соединений азота. Аминокислоты, полученные в ходе распада белка, дезаминируются в кетокислоты, часть из которых разрушается, а часть вовлекается в анаболические процессы. Трансаминирование сопровождается дискриминацией изотопов азота, и более легкий ^{14}N выводится в первую очередь в качестве NH_4^+ и мочевины, в то время как оставшиеся ткани обогащаются ^{15}N (Peterson and Fry 1987, Fantle et al. 1999, Ventura and Catalan 2008 цит. по: Gladyshev 2009). В целом величины $\delta^{15}\text{N}$ могут использоваться для идентификации поступления аллохтонного вещества из водных экосистем в наземные и наоборот (например, Tank et al. 2000, Sanzone et al. 2003). Однако в подобных исследованиях, в виду значительного фракционирования изотопов азота в трофических цепях, величины $\delta^{15}\text{N}$ обычно выполняют вспомогательную роль, дополняя данные об изотопном составе углерода (Anderson and Polis 1998) и помогая оценить трофический уровень исследуемых организмов.

ГЛАВА 2. Материал и методы

2.1. Экосистемы без водной субсидии

Для выявления типичных значений изотопного состава углерода и азота макрофауны лесов умеренных широт, не подверженных влиянию водной субсидии, были использованы как данные собственных полевых исследований, так и литературные.

2.1.1. Литературные данные (мета-анализ)

Для проведения мета-анализа был отобран ряд опубликованных работ, в которых приведен анализ изотопного состава углерода и азота почвенных беспозвоночных, принадлежащих к различным систематическим и функциональным группам. В анализ не вошли работы, в которых рассматривался изотопный состав только одного элемента, а также посвященные конкретной группе почвенных животных (например, дождевым червям). В итоге были отобраны пять опубликованных работ (табл. 2.1), в которых был представлен изотопный состав почвенной фауны восьми лесных экосистем.

Величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ тканей макробеспозвоночных были получены из текста, рисунков и таблиц каждой работы, с сохранением оригинального таксономического уровня определения животных (от вида до семейства). В анализ не были включены данные об изотопном составе перепончатокрылых (муравьи), поскольку эти беспозвоночные в значительной степени вовлечены в пастбищные пищевые сети (Lenoir and Pihlgren 2006). Всего отобрана 421 пара величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ животных, из которых 224 (53,4%) составляли средние величины для видов или более высоких систематических групп с числом повторностей $n \geq 2$, а 196 (56,6%) пара – единичные пробы ($n=1$). Таким образом, на рисунках одна точка обозначает либо значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ одной особи, либо среднее для вида или единицы более высокого таксономического ранга.

Большинство исследованных почвенных беспозвоночных ($n=276$) относились к хорошо изученным таксономическим группам, что позволило разделить их на трофические группы – хищников (губоногие многоножки, пауки, жужелицы и др.) и сапрофагов (двупарноногие многоножки, мокрицы, дождевые черви и др.). Виды, которые не представлялось возможным достоверно отнести к определенной трофической группе (например, склонные к миксофитофагии представители жужелиц из трибы Harpalini, личинки жесткокрылых подотряда Polyphaga), были исключены из соответствующей части анализа.

2.1.2. Данные собственных полевых исследований

Полевые исследования были проведены в мае-июле 2008 г. Были отобраны качественные пробы почвенных беспозвоночных в зональных типах местообитаний на трех лесных территориях (табл. 2.1):

- Сатино (Сатинская учебно-научная станция, Калужская область);
- Белогорье (Государственный природный заповедник Белогорье, Белгородская область);
- Утриш (Утришская морская станция ИПЭЭ РАН, Краснодарский край).

В пределах каждой территории пробы отбирали на пробных площадках, заложенных в разных биотопах, расположенных в 2-4 км друг от друга. В Сатино и в Утрише было заложено по три пробные площадки, в Белогорье – 2. На каждой площадке отобрано по 9 особей наиболее типичных для данного региона почвенных сапрофагов и хищников (табл. 2.1), пробы листового опада доминирующих видов деревьев. В общей сложности отобрано и проанализировано 144 пробы почвенных беспозвоночных животных, и 72 пробы опада.

2.1.3. Статистическая обработка данных

Для сравнения изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенных беспозвоночных (отдельно хищников и сапрофагов) и изотопного состава растительного опада из соответствующего биотопа был применен непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (KW). Анализ проводили дважды, используя оригинальные данные, и данные после нормирования $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных по изотопному составу опада из соответствующего биотопа. Нормирование величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ животных относительно опада производили по следующим формулам:

$$\text{LC-}\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{животного}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{опада}}; \quad (2.1)$$

$$\text{LC-}\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{животного}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{опада}}, \quad (2.2)$$

где LC обозначает «нормировано по опаду».

Полученные данные были проверены путем сравнения нормированных и ненормированных на опад полных выборок (литературные и собственные данные): сначала литературные данные ($n=421$) были помещены в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ и с помощью соответствующей функции в программе Statistica 8.0 (Statsoft, Тулса, США) был вычислен эллипс, включающий 95% всех значений. Затем в данную область были помещены собственные данные ($n=144$) и подсчитано количество значений, не вошедших в 95% эллипс. Впоследствии, для расчета средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ тканей беспозвоночных лесов умеренного пояса, литературные и собственные данные были объединены. Для оценки связи величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенных животных и изотопного состава опада была использована корреляция Пирсона. Кроме того, были сравнены дисперсии (σ^2) нормированных и ненормированных на опад

величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных между участками.

Объединенные данные (литературные и собственные) были также использованы для сравнения величин дисперсий значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ сапротрофных и хищных почвенных беспозвоночных. Для оценки достоверности различий в изотопном составе трофических групп животных использовали многомерный дисперсионный анализ (MANOVA). Для оценки различий величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ сапрофагов и хищников были использованы медианные значения выборок каждого трофического уровня из каждого биотопа (Δ , медиана $\delta_{\text{хищников}}$ – медиана $\delta_{\text{сапрофагов}}$). Данные представлены в виде среднего ± 1 SE.

Таблица 2.1. Характеристика биотопов, состав беспозвоночных из лесных экосистем, использованных в работе

№ площади	Источник	Место отбора, описание биотопа	Таксономические группы	N1* (n=1)	N2 (n≥2)	Примечание
1	Pollierer et al. 2009	Хофштеттен, Швейцария Буково-дубовый (<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Quercus robur</i>) лес с грабом (<i>Carpinus betulus</i>), липой (<i>Tilia platyphylla</i>), черешней (<i>Prunus avium</i>) и кленом (<i>Acer campestre</i>).	Chilopoda, Diplopoda, Diptera, Isopoda, Oligochaeta	11	6	Даны средние значения опада двух видов деревьев
2	Abd El-Wakeil 2009	Арахама, Япония Сосновый (<i>Pinus thunbergii</i>) лес с грабом (<i>Carpinus laxiflora</i>) и жимолостью (<i>Lonicera japonica</i>).	Araneae, Coleoptera, Isoptera, Isopoda	-	10	Изотопный состав тканей животных
3	Abd El-Wakeil 2009	Гамо, Япония Сосновый лес (<i>Pinus thunbergii</i>)	Chilopoda, Coleoptera, Isopoda, Oligochaeta	-	7	был проанализирован после экстракции липидов
4	Halaj et al. 2004	Орегон, США Пихтово-псевдотсуговый (<i>Abies concolor</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i>) с сосной (<i>Pinus lambertiana</i> , <i>Pinus ponderosa</i>) и либоцедром (<i>Libocedrus decurrens</i>) лес.	Araneae, Coleoptera, Diplopoda	8	21	Данные из затронутых и нетронутых вырубкой лесов были объединены
5	Гончаров и др. 2011	Рязанская область, Россия Сосновый (<i>Pinus sylvestris</i>) с подростом дуба (<i>Quercus robur</i>), березы (<i>Betula pendula</i>) и осины (<i>Populus tremula</i>) лес.	Araneae, Blattodea, Chilopoda, Coleoptera, Oligochaeta	2	23	
6	Гончаров, 2011	Рязанская область, Россия Дубовый (<i>Quercus robur</i>) с сосной (<i>Pinus sylvestris</i>), березой (<i>Betula pendula</i>) и подростом липы (<i>Tilia cordata</i>) лес	Araneae, Chilopoda, Coleoptera, Diptera	2	20	

7	Okuzaki et al. 2009	Йошида, Япония Хвойно-широколиственный лес.	Araneae, Diptera, Orthoptera, Blattodea, Chilopoda, Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, Lepidoptera, Oligochaeta	66	73	Данные для опада (но не для животных) усреднены для летних и осенних выборок
8	Okuzaki et al. 2009	Урюю, Япония Хвойно-широколиственный лес.	Araneae, Diptera, Orthoptera, Chilopoda, Coleoptera, Dermaptera, Diplopoda, Isopoda, Lepidoptera, Oligochaeta	107	65	
9-1 9-2 9-3	Собственные данные	Калужская область, Россия 9-1. Дубовый (<i>Q. robur</i>) лещиновый (<i>Corylus avellana</i>) широколиственный лес с клёном (<i>Acer platanoides</i>), осинкой (<i>P. tremula</i>), жимолостью (<i>Lonicera xylosteum</i>), бересклетом (<i>Euonymus verrucosus</i>), в травяном ярусе доминируют сныть (<i>Aegopodium podagraria</i>) и осока волосистая (<i>Carex pilosa</i>). 9-2. Березово-осиново-еловый (<i>B. pendula</i> , <i>P. Tremula</i> , <i>Picea abies</i>) лес с густым подростом, лещиной (<i>C. avellana</i>), кислицей (<i>Oxalis acetosella</i>), пролесником (<i>Mercurialis perennis</i>), осокой (<i>Carex</i> sp.) зеленомошный. 9-3. Дубово-еловый кустарниковый лес. В травяном ярусе обильны копытень (<i>Asarum europaeum</i>), зеленчук (<i>Lamium galeobdolon</i>), майник (<i>Maianthemum bifolium</i>), сныть (<i>A. podagraria</i>), вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys</i>) и др.	Araneae, Chilopoda, Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, Oligochaeta, Opiliones	54	-	

10-1 10-2	Собственные данные	Белгородская область, Россия 10-1. Дубовый (<i>Q. robur</i>) с ясенем (<i>Fraxinus excelsior</i>), кленом (<i>A. platanoides</i>), бересклетом (<i>E. verrucosus</i>) лес, в травяном ярусе обильны сныть (<i>A. podagraria</i>), копытень (<i>Asarum europaeum</i>), чина (<i>Lathyrus vernus</i>) и др. 10-2. Дубовый (<i>Q. robur</i>) лес с черемухой (<i>Prunus padus</i>), в травяном ярусе обильны сныть (<i>A. podagraria</i>), медуница неясная (<i>Pulmonaria obscura</i>), звездчатка ланцетовидная (<i>Stellaria holostea</i>) и др.	Araneae, Chilopoda, Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, Oligochaeta	36	-	
11-1 11-2 11-3	Собственные данные	Краснодарский край, Россия 11-1. Грабово-дубовый (<i>Carpinus orientalis</i> , <i>Quercus pubescens</i>) лес с можжевельником (<i>Juniperus excelsa</i>) жасминово-скумпиевый (<i>Jasminum fruticans</i> , <i>Cotinus coggigia</i>), травяной ярус представлен физоспермумом (<i>Physospermum cornubiense</i>), чиём (<i>Achnatherum bromoides</i>), ясенцом (<i>Dictamnus albus</i>) и др. 11-2. Грабово-дубовый лес с ясенем (<i>C. orientalis</i> , <i>Q. pubescens</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>), местами кленом (<i>Acer campestre</i>) кустарниковый (<i>Cornacea mas</i> , <i>Clematis lathyrifolia</i>), в травяном ярусе обильны ежа (<i>Dactylis glomerata</i>), коротконожка (<i>Brachypodium rupestre</i>), герань (<i>Geranium robertianum</i>), иглица (<i>Ruscus colchicus</i>), заразиха (<i>Orobanche crenata</i>) и др. 11-3. Буково-грабовый (<i>Fagus orientalis</i> , <i>Carpinus betulus</i>) лес с участием дуба (<i>Quercus petarea</i>), травяной ярус представлен зубянккой пятилисточковой (<i>Dentaria quinquefolia</i>), фиалкой приятной (<i>Viola suavis</i>), вероникой теневой (<i>Veronica umbrosa</i>), мицелисом настенным (<i>Mycelis muralis</i>).	Araneae, Blattodea, Chilopoda, Isopoda, Oligochaeta	54	-	

*N1: виды или более высокие таксономические единицы с повторностью значений = 1 (1 особь = 1 значение). N2: виды или более высокие таксономические единицы с повторностью ≥ 2 .

2.2. Прибрежные экосистемы. Сбор материала и характеристика пробных площадей

Для исследования влияния водной субсидии пробы были отобраны в градиенте удаления от двух пресных озер – старицы реки Пры (Окский заповедник, Рязанская область) и озера Глубокого (Биостанция «Глубокое озеро» ИПЭЭ РАН, Московская область) и от двух морей – Белого (Кандалакшский заповедник, Мурманская область) и Черного (Утришская морская станция ИПЭЭ РАН, Краснодарский край).

2.2.1. Окский заповедник

Исследования были проведены на территории Окского государственного природного биосферного заповедника (рис. 2.1), в районе п. Брыкин Бор (Рязанская область, Спасский район), в непосредственной близости от кордона Бедная гора ($54^{\circ}43'$ с.ш., $40^{\circ}52'$ в.д.).

Окский заповедник расположен в юго-восточной части Мещерской низменности в пределах долин рек Оки и Пры (Приклонский и Тихомиров 1989). Территория представляет собой сильно заболоченную задровую равнину с многочисленными озёрами и низинными болотами (Левицкий 1960, Приклонский и Тихомиров 1989). Пойменный режим рек хорошо выражен – во время весеннего разлива вода поднимается на 2,5-5 м над меженным уровнем. В результате половодья затопливает не только луговые участки пойм и болота, но и значительные площади леса. Разлив длится 25 - 65 дней, после чего реки вновь входят в берега, однако низины еще долго остаются затопленными (Тихомиров и др. 1987, Заповедники... 1989).

Для пойм характерно обилие стариц – небольших водоемов, образовавшиеся в процессе исчезновения пойменных протоков и рукавов (Окский заповедник... 2005). Основной особенностью пойменных водоемов является годовой цикл круговорота веществ: чередование процессов аккумуляции органического вещества и дисперсии этого вещества во время половодья (Панкова 2012).

Климат умеренно континентальный. Отрицательные среднемесячные температуры держатся пять месяцев в году. Зимой погода неустойчива, с частыми оттепелями. Среднегодовое количество осадков составляет 534 мм с колебаниями от 347 до 918 мм (Заповедники... 1989).

Почвы исследуемой территории бедны органическим веществом, развиваются на песчаных отложениях, преимущественно дерново-подзолистые, подзолисто-болотные, а в поймах рек Пры и Оки – пойменно-дерновые (Заповедники... 1989). Территория относится к зоне хвойно-широколиственных лесов (Тихомиров и др. 1987, Приклонский и Тихомиров 1989).

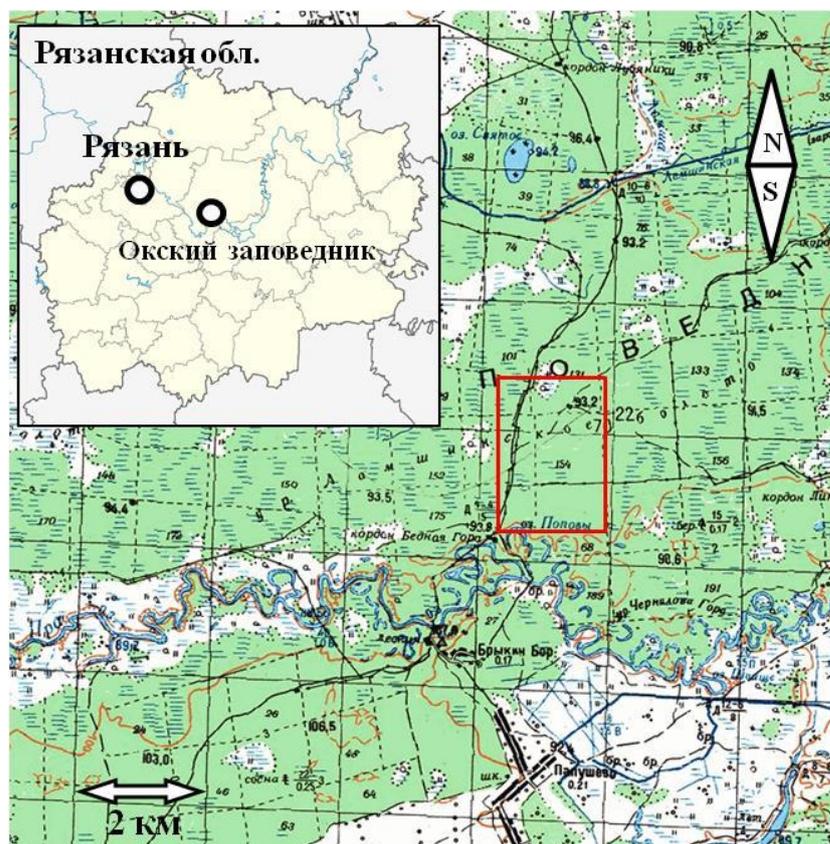


Рисунок 2.1. Картограмма района исследований с обозначением исследованной территории (красный прямоугольник) (по карте СССР... 1981 г).

Сбор материала в Окском заповеднике проводился в июне 2011 и 2012 гг. Учет почвенных беспозвоночных в оба периода был проведен вдоль двух трансект от старицы р. Пры, расстояние между которыми составляло не менее 100 м. В пределах каждой трансекты были заложены по 4 пробные площадки на разном удалении от уреза воды старицы реки Пры (рис. 2.2): 0,5 м – непосредственно у уреза воды, 5 м, 30 м от старицы и в 2000 м – верхняя часть водораздельного склона. Отдельно произведен отбор проб в пределах заболоченной низины, подверженной ежегодному заливу талыми и полыми водами (около 500 м от уреза воды).

Старицы Пры по классификации Н.Л. Панковой (2012) относятся к типу старых стариц, по данным содержания растворенного азота – к гиперэвтрофным водоемам. Подтверждает высокую степень эвтрофности старицы обилие ряски малой (*Lemna minor*) (Садчиков и Кудряшов 2004).

Пойменная растительность по обеим трансектам была представлена (пробные площадки 0,5 м, 5 м и 30 м) березово-сосново-дубовым смешанным лесом (*Quercus robur*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*) с подростом липы (*Tilia cordata*), дуба, жимолости (*Lonicera xylosteum*). В травяном ярусе преобладали осока (*Carex acuta*, *C. vesicaria*) и ландыш (*Convallaria majalis*). Проективное покрытие травянистого яруса непосредственно у кромки воды составляло не более 5%, в 5 и 30 м от старицы – 15 и 40%, соответственно. Почвы – дерново-аллювиальные,

мощность гумусового горизонта 6-8 см. Береговая линия пологая, характерен плавный переход от воды к суше. Разница высот между площадками у уреза воды и в 30 м от старицы составляла около 1-1,5 м.

Пробные площадки на слабонаклонном (менее 5°) приводораздельном склоне (2000 м от старицы) располагались в сосновом (*P. sylvestris*) зеленомошном лесу с березой (*B. pendula*) осиной (*Populus tremula*), подростом дуба (*Q. robur*), сосны (*P. sylvestris*), жимолостью (*Lonicera xylosteum*), рябиной (*Sorbus aucuparia*), черникой (*Vaccinium myrtillus*), земляникой (*Fragaria vesca*), ландышем (*C. majalis*), осоками (*C. digitata*, *C. ericetorum*). В целом травянистый ярус развит слабо, проективное покрытие составляло 25%. Почвы подзолистые, мощность гумусового горизонта 8-10 см.

В пределах заболоченной низины на обоих трансектах преобладала береза (*B. pendula*) с сосной (*P. sylvestris*), осиной (*P. tremula*), рябиной (*S. aucuparia*), подростом дуба (*Q. robur*), ландышем (*C. majalis*), майником (*Maianthemum bifolium*), осоками (*C. digitata*, *C. vesicaria*). проективное покрытие травянистого яруса – 30%. Почвы аллювиально-болотные, мощность гумусового горизонта 10-12 см.

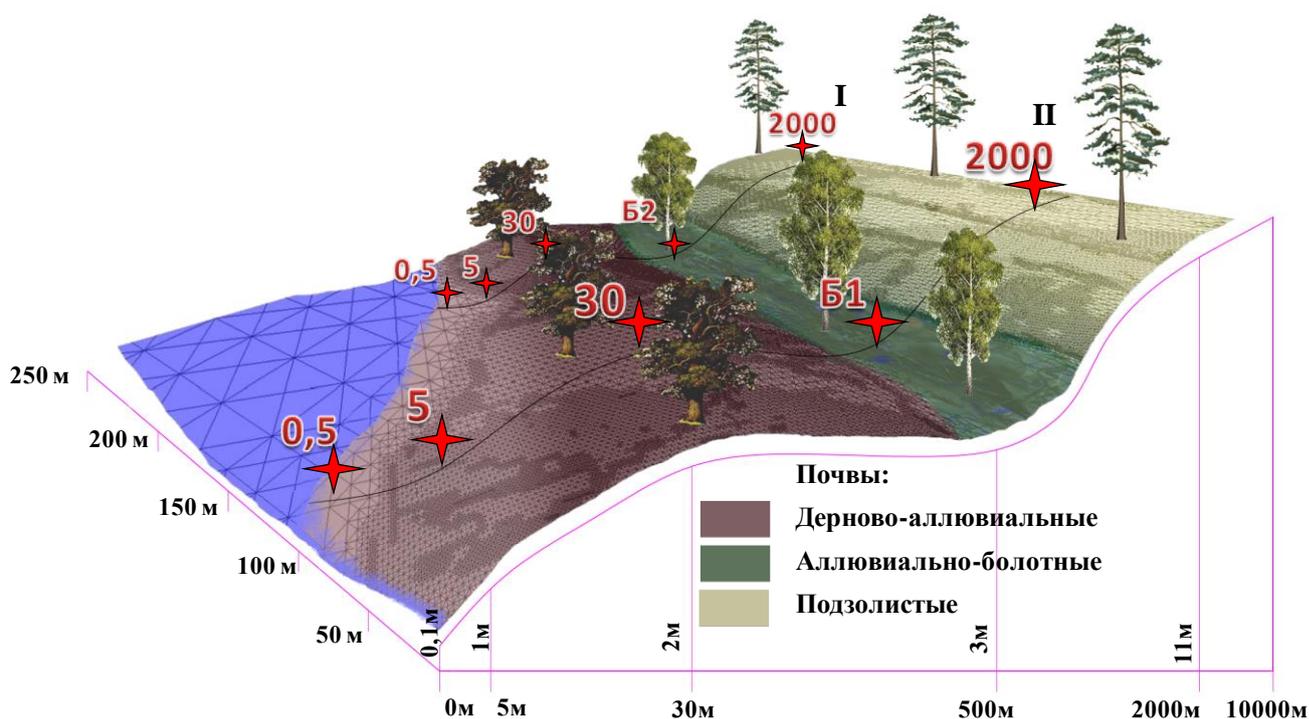


Рисунок 2.2. Цифровая модель рельефа изучаемой территории со схемой отбора проб. Синим цветом обозначена водная поверхность. Арабскими цифрами отмечено расстояние пробной площадки от уреза воды старицы и расстояние между трансектами (м), римскими – номера трансект, Б1 и Б2 – березняк в заболоченной низине по трансектам I и II соответственно. Высоты обозначены относительно уреза воды старицы.

Учеты герпетобионтных беспозвоночных животных были проведены в мае-июне 2011 и 2012 гг. с помощью почвенных ловушек Барбера – по 10 ловушек в пределах каждой пробной площадки. Ловушки устанавливали на расстоянии 2 м друг от друга, в 1 ряд параллельно урезу воды. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы объемом 0,5 л с внешним диаметром 95 мм, в качестве фиксирующей жидкости был использован спирт. Выемку материала проводили каждые 2 дня и хранили в 70% спирте. Во избежание попадания атмосферных осадков в ловушки были установлены на высоте 3-5 см пластиковые крышки диаметром 200 мм. Уловистость герпетобионтных беспозвоночных выражали в экземплярах на 100 ловушко-суток (л-с). В общей сложности на каждой пробной площадке было отработано по 100 л-с за каждый год.

В июне 2012 г. в пределах каждой пробной площадки проводился учет почвенных животных (макрофауна) методом ручной разборки почвенных проб (Гиляров 1975а). На пробных площадках у уреза воды, в 5 м и 30 м отбирали по 10 проб размером 25x25 см, в сосновом лесу на приводораздельном склоне и в заболоченной низине – по 5 проб 25x25 см. Пробы отбирали параллельно урезу воды на расстоянии 1,5-3 м друг от друга. В общей сложности было отобрано и разобрано 80 почвенных проб. Численность почвенных беспозвоночных выражали в экземплярах на 1 м² (экз./м²).

На каждой площадке были отобрано по 9 случайно расположенных проб 5 x 5 см для экстракции коллембол (всего 90 шт.) – важного пищевого ресурса для многих почвенных хищников (Wardle 2002, 2006). Выгонку производили в камеральных условиях с помощью эклекторов до полного высыхания почвы, в качестве фиксирующей жидкости использовали 70% спирт (Гиляров, 1975б).

В пределах каждой пробной площадки также были отобраны опад, зеленые листья растений-эдификаторов, образцы верхних горизонтов почвы и имаго комаров (*Culicidae*). Непосредственно в водоеме при помощи гидробиологического сачка выловлены имаго и личинки водных и амфибиотических беспозвоночных, также отобраны пробы макрофитов. В общей сложности определен изотопный состав 1126 проб.

2.2.2. Озеро Глубокое

Исследования были проведены в окрестностях гидробиологической станции ИПЭЭ РАН «Глубокое озеро». Территория расположена в западной части Подмосковья (рис. 2.3), в Рузском районе Московской области (55°45'с.ш. и 36°31'в.д.).

Рельеф представлен плоско-холмистой возвышенностью, в центре которой расположена Глубоко-Истринская ложбина, в ее средней, сильно заболоченной, части находится озеро

Глубокое. Территория образована отложениями ледникового генезиса мощностью 35-85 м (Щербаков 1967).

Климат района умеренно континентальный, сезонность чётко выражена; лето тёплое, зима умеренно холодная. (Алисов 1968, Анненская и др. 1997). Годовая сумма осадков около 700 мм (Комплексные исследования... 1979).

Территория относится к северной части подзоны елово-широколиственных лесов (Огуреева 1991), для которой характерно сочетание сложных широколиственно-хвойных (еловых, сосновых) лесов, субнеморальных (с неморальными видами в травяном ярусе) ельников, с фрагментами широколиственных лесов и бореальных ельников (Огуреева и др. 1996).

Озеро Глубокое относится к группе мезотрофных озер (Сапелко и др. 2013), граница береговой линии выражена резко. По основной версии озеро имеет гляциально-карстовое происхождение о чем свидетельствуют очертания и рельеф озерной котловины (Щербаков 1967, Разумовский и Гололобова 2008). Вне зависимости от количества осадков и соотношения между поверхностным и грунтовым наполнениями оз. Глубокое вода в нём маломинерализованная (Чертопруд 2003).

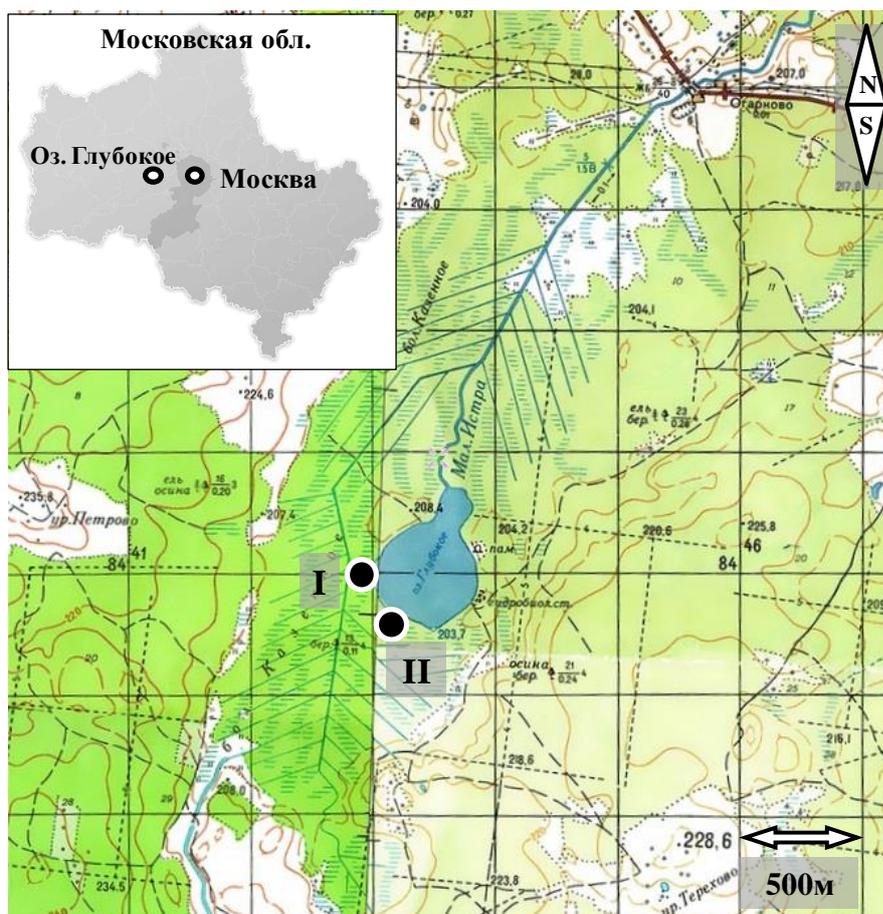


Рисунок 2.3. Картограмма района исследований. Точками I и II отмечено расположение трансект I и II (по: карта России... 1962-1991 г).

Сбор материала проводили в июне 2012 г. Пробы отбирали вдоль двух трансект, заложенных в градиенте удаления от уреза воды озера Глубокое (рис. 2.3). В пределах каждой трансекты было заложено по 3 пробные площадки: 1 – у уреза воды (до 0,5 м), 2 – в 5 м, 3 – в 50 м от озера. Исследуемая территория в поперечном профиле представляет собой плоскую, кочковатую, мелкозападинную, заболоченную, местами с открытой водой поверхность, на которой произрастает на торфяно-подзолистых оглеенных почвах березово-еловый (*P. abies*; *B. pendula*) лес с дубом (*Q. robur*), осиной (*P. tremula*), подростом ели, березы, рябиной (*S. aucuparia*), жимолостью (*L. xylosteum*), смородиной (*Ribes nigrum*), гравилатом речным (*Geum rivale*), земляникой (*F. vesca*), папоротниками (*Athyrium filix-femina*; *Dryopterium filix-mas*), хвощом (*Equisetum pratense*), злаками (*Agrostis stolonifera*, *Poa* sp.), пушицей (*Eriophorum vaginatum*), осоками (*Carex sylvatica*, *C. rostrata*, *Carex* sp.), сфагновыми мхами (*Sphagnum* sp.), местами с довольно мощной подстилкой (до 25 см). При удалении от водоема влажность почвы и мощность подстилки несколько увеличивались. Граница береговой линии ярко выражена, превышение суши относительно водной поверхности составляло около 20 см.

Методика отбора количественных и качественных проб макрофауны (почвенные пробы, ловушки Барбера), водных и амфибиотических беспозвоночных, растительного материала и почвы была аналогична указанной в п. 2.2.1. В общей сложности было отобрано 60 почвенных проб 25x25 см, отработано 600 ловушко-суток. Ввиду высокой мозаичности микрорельефа пробы отбирали как в понижениях, так и на кочках, в местах с разной мощностью подстилки и уровнем освещенности.

В общей сложности определен изотопный состав 210 проб растительного опада, водных и наземных беспозвоночных животных.

2.2.3. Побережье Белого моря

Исследования были проведены на территории Беломорского отдела Кандалакшского государственного природного заповедника, расположенного в Кандалакшском районе Мурманской области (рис. 2.4). Район исследований расположен в северо-западной части Кандалакшского залива, в окрестностях с. Лувеньга (67°05'с.ш.; 32°42'в.д.).

Беломорские участки заповедника представляют собой низкие возвышения (вараки) на приморской равнине, покрытые северотаежным лесом и чередующиеся с расположенными в понижениях болотными урочищами и озерами. Максимальные высоты не превышают 70-80 м (Ожинский 1938, Карпович 1984).

Почвы побережья Кандалакшского залива представлены глееподзолистыми, глееземами и подзолами (Карпович 1984, Национальный атлас почв 2011). Также на территории

Заповедника распространены интразональные почвы (в основном на островах) – дерновые, болотные, маршевые и экстразональные «тундробразные» (Переверзев 2004).

В соответствии с ботанико-географическим районированием Европейской части СССР Е.М. Лавренко и Т.И. Исаченко (2000), район Кандалакшского залива входит в Евразийскую таежную (хвойнолесную) область Североевропейской таежной провинции Кольско-Печерской подпровинции с северотаежными лесами. Зональным типом растительности здесь являются леса, представленные преимущественно формациями ели сибирской, сосны обыкновенной, реже берез и осины. На территории заповедника преобладают сосняки, образованные *Pinus sylvestris* (Сафронова и др. 1999). Интразональными элементами здесь являются: болота; приморские луга, формирующиеся вдоль берегов на почвах, находящихся под воздействием морской воды; тундроподобные ценозы (Бызова и др. 1986, Карпович 1984).

На побережье Белого моря образуются скопления отмерших водорослей (около 1,5 млн. т / год), среди которых преобладают по биомассе фукоиды (Кузнецов 1960, Ключкова и Березовская 1997).

С климатологической точки зрения территория относится к западной части Атлантико-Арктической зоны умеренного пояса, климат формируется под влиянием взаимодействия арктических и преимущественно атлантических воздушных масс умеренных широт. Среднее годовое количество осадков – от 360 до 500 мм, при этом в летний период 200-310 мм (Алисов 1956).

Активен процесс импัลверизации. Колебания уровня воды в приливы и отливы достигает 2 м. (Бианки 1996). Соленость вод Белого моря составляет в среднем 23-25‰ (Карпович 1984).

Сбор материала проводили летом 2009 г. по двум трансектам от Белого моря. Расстояние между трансектами составляло 3 км. В пределах каждой трансекты выделяли по 5 точек по удаленности от воды (рис. 2.4): 1 – на супралиторали (до 5 м), 2 – 15 м от уреза, 3 – 50 м и 4 – 100 м от уреза. Также пробы были взяты на контрольном участке в 2 км от моря. Расстояние измеряли от точки максимального прилива.

Трансекты проходили по слабонаклонной поверхности, наиболее высокая точка относительно уровня моря (около 9 м н.у.м.) располагалась на удалении 100 м. Для обеих трансект характерны в первых точках приморские луга (*Agrostis straminea*, *Anthoxanthum* sp., *Festuca rubra*, *Plantago maritime*, *Poa* sp. и др.), при дальнейшем удалении от берега – березово-сосновые, березово-еловые и елово-сосновые леса (*Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Picea fennica*) с подростом рябины (*S. aucuparia*), черникой (*Vaccinium myrtillus*), клевером (*Trifolium* sp.), седмичником (*Trientalis* sp.); в наиболее удаленной от моря точке по трансекте 2 отмечена ива (*Salix* sp.), а в травянистом ярусе местами был обильно иван-чай (*Chamerion angustifolium*). В

пределах литоральной и супралиторальной зон отмечены большие скопления водорослей, среди которых преобладали *Fucus vesiculosus*.

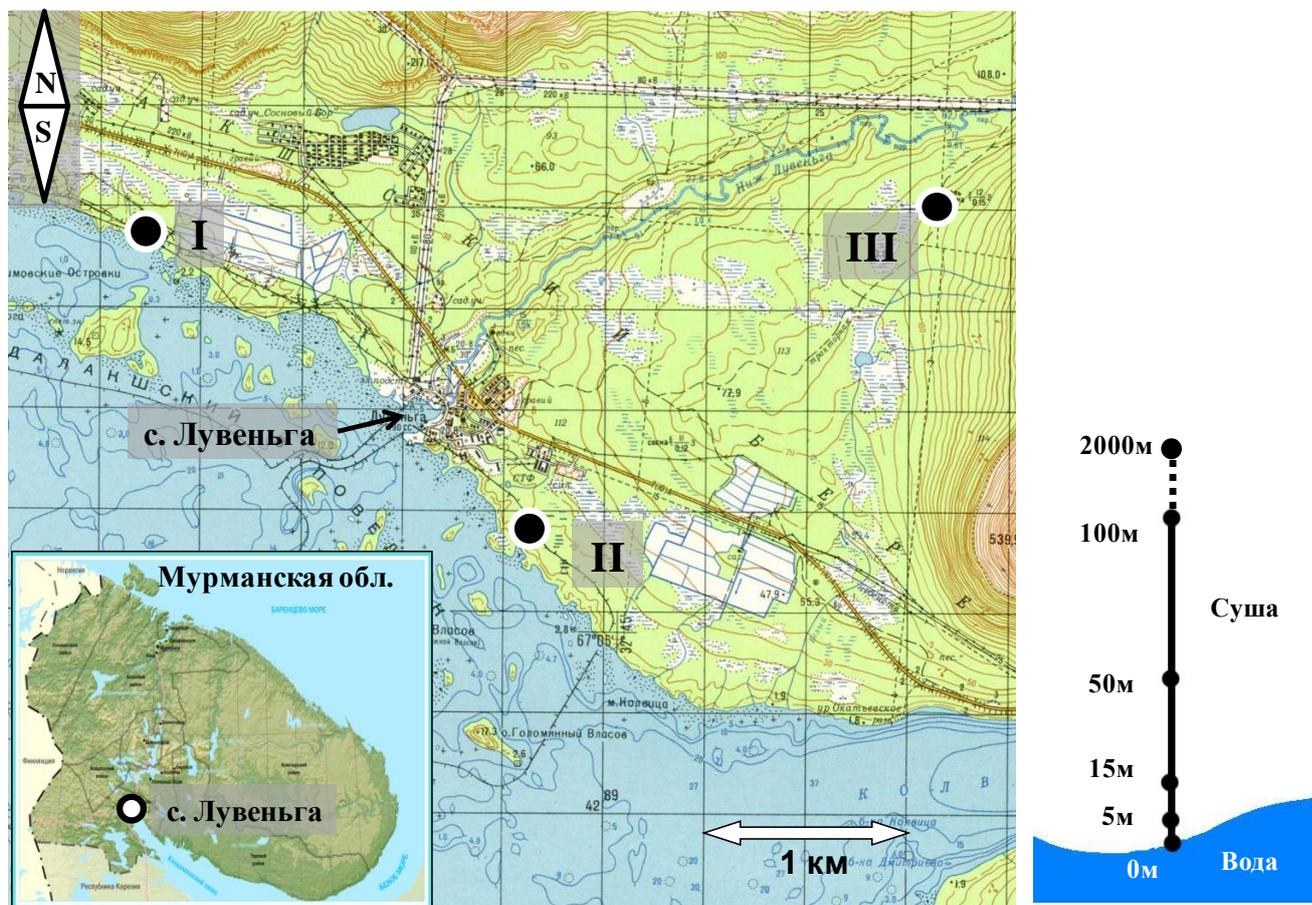


Рисунок 2.4. Картограмма района работ. I, II – расположение трансект I и II; III – контрольный участок (по: карта России... 1994). В правой части – схема отбора проб по каждой трансекте.

Сбор материала проводили на площадках 3 x 3 м. В пределах каждой точки отбирали качественные пробы – по 3-5 особей 2-5 видов сапротрофных и хищных беспозвоночных – типичных представителей данного региона (Бызова и др. 1986, Валькова 2007, Карпович 1984, Танасевич и Камаев 2011). Также были отобраны пробы опада растений-эдификаторов, морские беспозвоночные. В общей сложности был проведен изотопный анализ 176 проб.

2.2.4. Побережье Черного моря

Исследования были проведены в окрестностях Утришской морской станции ИПЭЭ РАН, расположенной в Новороссийском районе Краснодарского края (рис. 2.5). Район исследования расположен в южной части полуострова Абрау между гг. Анапа и Новороссийск, в окрестностях мыса Малый Утриш (44°42'с.ш., 37°28'в.д.). Территория занята средневысотными горами, принадлежащими к Западному Кавказу. Район исследования располагается на южном

макросклоне Навагирского хребта.

По климатологической классификации И.В. Фигуровского территория относится к древнепонтийской области лесов и входит в особый Новороссийский район, имеющий субсредиземноморский климат, для которого характерен ряд черт, свойственных средиземноморскому климату: наличие, по крайней мере, одного месяца засухи (чаще всего август) и теплая и влажная зима без устойчивого снежного покрова (Иванов и др. 2000). Важным фактором, определяющим особенности местного климата, является влияние Черного моря, оказывая летом отепляющее воздействие, способствует уменьшению годовой амплитуды температур, повышению относительной влажности воздуха, засолению территории за счет импульверизации (Перельман и Касимов 1999, Иванов и др. 2000). Среднегодовое количество осадков составляет 500 мм, средние температуры июля и февраля – 20°C и 2°C, соответственно (Afonin et al., 2009).

Приливы и отливы на Черном море выражены не ярко, циркуляция воды происходит только в поверхностных слоях (Степанов и Андреев 1981).

Почвообразующие породы в исследуемом районе силикатные бескарбонатные (сланцы, мергели, глины) и карбонатные (известняки). Распространены бурые лесные, коричневые и дерновые почвы (Герасимов 1959, Петрушина и Сулова 2007).

Согласно ботанико-географическому районированию Абрауский полуостров входит в Новороссийскую подпровинцию Эвксинской провинции Средиземноморской области (Лавренко и Исаченко 2000, Петрушина и Сулова 2007). По особенностям пространственного сочетания растительных формаций на полуострове выделяются три основные полосы (Максимова и Кузнецова 1995, Серегин и Сулова 2007): приморские склоны со субсредиземноморскими ксерофильными лесами и редколесьями из фисташки, можжевельника, дуба пушистого и грабинника; предгорно-низкогорные территории с сочетанием мезофильных и ксерофильных лесов с преобладанием дуба пушистого и дуба скального, грабинника и можжевельника; низкогорья с мезофильными широколиственными лесами с дубом скальным, грабом кавказским, липой, кленом, ясенем и буком.



Рисунок 2.5. Картосхема района работ. 1, 2 – расположение трансект от Черного моря, 3 – контрольный участок. (по: карта РСФСР... 1979).

Сбор материала проводили летом 2009 г., пробы отбирали в градиенте удаления от Черного моря по двум трансектам (рис. 2.5). Расстояние между трансектами составляло около 2 км. В пределах каждой трансекты выделяли 5 точек по удаленности от воды: 1 – на литорали (до 5 м), 2 – 15 м от уреза, 3 – 50 м и 4 – 100 м, 5 – 2 км от уреза. Расстояние измеряли от точки максимального прилива. Побережье моря представляет собой голые галечниковые пляжи, а на небольшом удалении от воды – галечниковые пляжи с витексом священным (*Vitex agnus-castus*) и злаками (*Bromus sterilis*, *Hordeum leporinum*), далее 50 м начинается зона пушистодубово-грабинниковых (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*) лесов с ясенем (*Fraxinus excelsior*), кустарниками (*Juniperus excelsa*, *Cotinus coggigria*, *Paliurus spina-christi* и др.), злаками (*Hordeum leporinum*, *Achnatherum bromoides* и др.). В пределах удаленной от моря контрольной пробной площадки растительность которой представлена пушистодубово-грабинниковым лесом (*Q. pubescens*, *C. orientalis*). У уреза воды и в пределах супралиторали наблюдались скопления выброшенных на берег водорослей, среди которых преобладали энтероморфа кишечница (*Enteromorpha intestinalis*), цистозира бородатая (*Cystoseira barbata*) и ульва жесткая (*Ulva rigida*).

Сбор материала проводили на площадках размером 3 x 3 м. В пределах каждой площадки отбирали качественные пробы – по 3-5 особей 2-5 видов сапрофагов и хищных беспозвоночных, типичных для данного региона (Арнольди и Гиляров 1958, Гонгальский и др. 2006, Гонгальский 2011). На каждой точке был отобран опад растений-эдификаторов, в

пределах литорали – морские беспозвоночные и водоросли. В общей сложности проанализирован изотопный состав 281 проб.

2.2.5. Статистическая обработка данных

Обилие почвенной макрофауны (численность, биомасса, динамическая плотность) в тексте приводится как среднее для каждой пробной площадки по трансекте (в зависимости от количества проб, отобранных на пробной площадке либо $n=5$, либо $n=10$), а также как средняя между двумя трансектами ($n=2$) \pm стандартное отклонение (SD). Данные изотопного анализа и расчетные доли водного углерода в тканях приводятся в виде средней для двух пробных площадок, расположенных на одинаковом расстоянии от водоема по двум трансектам ($n=2$) \pm стандартная ошибка среднего (SE). Стандартное квадратичное отклонение (SD) или стандартная ошибка среднего (SE) на рисунках показаны линиями.

При проверке статистических гипотез за уровень значимости принята вероятность $p = 0,05$. Выборки перед проведением параметрических тестов проверяли на нормальность распределения при помощи теста Шапиро-Вилка (Shapiro-Wilk test). Достоверность различий полученных значений проверяли при помощи дисперсионного анализа (ANOVA), параметрического критерия достоверно значимой разницы (Tukey's HSD), непараметрического критерия Манна-Уитни (MW).

Для сравнения комплексов почвенных беспозвоночных площадок, расположенных в градиенте удаления от водоемов, был применен метод ординации (Пузаченко и Кузнецов 1998, Tiunov and Scheu 2000, 2005). На основе относительного обилия таксонов подсчитывали матрицу сходства (непараметрической корреляции) между отдельными пробами. Матрицу сходства обрабатывали с помощью многомерного непараметрического шкалирования (MDS). Оптимальное количество базовых осей определяли путем сравнения реальной и теоретически ожидаемой величины стресса. Полученные координаты точек в многомерном пространстве были использованы для оценки величины и достоверности различий между пробами, взятыми на разных площадках, с помощью дискриминантного и канонического анализа (DFA). В тех случаях, когда дискриминантный анализ подтверждал наличие достоверных различий между площадками, вычисляли непараметрическую корреляцию Спирмена между относительным обилием отдельных таксонов в пробах и координатами этих проб по достоверным каноническим осям.

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

Долю «водного» углерода в тканях наземных беспозвоночных оценивали по

естественной разнице изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) тканей наземных беспозвоночных и представителей морских или пресноводных экосистем. Для расчета использовали линейную модель смешивания (Тиунов 2007, Layman et al. 2012):

$$\text{Доля В} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{животное}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{В}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}), \quad (2.3)$$

где В представляет собой «водный» углерод, $\delta^{13}\text{C}_{\text{В}}$ которого соответствует средней $\delta^{13}\text{C}$ водных беспозвоночных, а ресурс Н – «наземный» углерод, $\delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}$ которого равен средней $\delta^{13}\text{C}$ наземных животных соответствующего таксона (например, пауки, костянки, мокрицы) из наиболее удаленной от воды точки, для которой принято, что $\text{В} = 0$. В экосистемах Окского заповедника за $\text{В} = 0$ принята точка в 2000 м от старицы, в экосистемах Глубокого озера – 50 м от озера, в приморских экосистемах Белого и Черного морей – контрольные точки, расположенные на удалении > 2000 м от морей. Во всех случаях изотопный состав почвенных беспозвоночных в контрольных точках предварительно сверялся с «эталонными» величинами $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, характерными для почвенных животных в отсутствии водной субсидии.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программ STATISTICA 8.0 и Microsoft Office Excel 2007-2013.

2.3. Лабораторная обработка материала

2.3.1. Таксономический анализ

Все отобранные почвенные беспозвоночные определялись по возможности до вида или рода, иногда до семейства. Основная часть материала была передана для определения специалистам по конкретным группам. Пауков определяли И.О. Камаев и А.В. Пономарев; сенокосцев – И.О. Камаев; дождевых червей – А.В. Тиунов; личинок жесткокрылых и мокриц – К.Б. Гонгальский; жуужелиц – К.Б. Гонгальский и Д.Н. Федоренко; стафилинид – А.А. Колесникова и В.Б. Семенов; долгоносиков – В.Б. Семенов и А.И. Бастраков; личинок шелконов – А.А. Гончаров; моллюсков – П.В. Матекин и Ю.И. Кантор; водных насекомых и их личинок – А.А. Прокин; губоногих многоножек – И.Х. Туф и М. Берг; двупарноногих многоножек – И.И. Семенюк и М. Берг; личинок двукрылых – М.Г. Кривошеина и К.Б. Гонгальский. Разбор проб микрофауны, подсчет численности коллембол и разделение на экологические группы был произведен А.Ю. Короткевич.

Для определения животных непосредственно автором работы использовались следующие определители: Попова 1953, Определитель... 1965, Залеская 1978, Залеская и др. 1982, Залеская и Рыбалов 1982, Шилейко 1982; Andersson et al. 2005, Barber 2008, Скворцов 2010, Стойко и Булавкина 2010.

Для разделения макрофауны на экологические категории использовали литературные данные: для жуужелиц – Шарова 1981, Lindroth 1985, 1992, Koch 1989, Гусева 2014, пауков –

Wiehle 1965, Тыщенко 1971, Schaefer 1972, Arndt et al. 2007, Lemke et al. 2014, Nentwig et al. 2015; личинок шелкоунов – Долин 1978.

На площадках в Окском заповеднике и гидробиологической станции Глубокое озеро (где производился сбор количественных данных) измеряли в лабораторных условиях сухую биомассу всех отобранных беспозвоночных. Животных высушивали в течение 4-5 дней в термостате при температуре 50-52°C, затем проводили измерения с использованием весов Mettler Toledo MX6 с точностью до 1 мкг. В общей сложности определена биомасса 3797 особей беспозвоночных животных. В анализ не включены данные биомассы дождевых червей, собранных в районе гидробиологической станции Глубокое озеро, поскольку биомасса этих животных превышала в несколько раз суммарную биомассу всей остальной макрофауны данной модельной территории. Дождевых червей взвешивали с наполненным кишечником, и вносимая этим фактором ошибка могла существенно исказить результаты.

2.3.2. Изотопный анализ

Животных, почву, опад и зеленые листья высушивали в термостате в течение 4-5 дней при температуре 50–52°C, затем измельчали при помощи мельницы Retsch MM200. Пробы растительного материала и почвы навешивали на весах Mettler Toledo MX6 по 1000-1500 мкг с точностью до 1 мкг, пробы тканей макрофауны – по 400-600 мкг, микроартропод – по 20-150 мкг. Чтобы избежать влияния на оценку изотопного состава животных неорганического углерода внешних покровов и обедненных ^{13}C липидов, для анализа, по возможности, отобрали мышцы и ноги беспозвоночных (Семенюк и Тиунов 2011, Цуриков и др. 2015). При малых размерах тела (например, коллемболы, пауки-пигмеи) животных анализировали целиком. В общей сложности в рамках работы был определен изотопный состав 2712 проб (животные, образцы растительного опада, тканей живых растений и органоминерального горизонта почвы).

Для измерения соотношения стабильных изотопов использовали комплекс оборудования, состоящий из элементного анализатора Thermo Flash EA 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan Delta V Plus, в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН, г. Москва. Для калибровки оборудования применяли стандарты МАГАТЭ USGS40 и USGS41, в качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид ($\text{C}_8\text{H}_9\text{NO}$). Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (δ , ‰, см. формулу (1.1)). Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 8-10-й пробы. Кроме того, в каждую серию образцов (около 100 измерений) включали 3-4 пробы стандартных материалов МАГАТЭ. Аналитическая ошибка определения $\delta^{15}\text{N}$ не превышала 0,2‰, $\delta^{13}\text{C}$ – 0,15‰. Совместно с определением изотопного состава, во всех пробах было определено общее содержание углерода и азота (%N, %C).

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

Несмотря на относительную легкость получения информации об изотопном составе отдельных особей (Darling and Bayne 2010, Flaherty et al. 2010, Flaherty and Ben-David 2010), сбор достаточного количества данных для характеристики всего сообщества почвенных беспозвоночных затруднен значительным разнообразием видов, их пищевой пластичностью и большим количеством потенциальных пищевых ресурсов (Стриганова 1980). Однако можно предположить, что изотопный состав углерода и азота почвенных животных в рамках экосистемы одного типа будет варьировать в определенных границах, зависящих от базовых источников энергии и от числа трофических уровней. Однако в настоящий момент границы «типичного» диапазона изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ сообщества почвенных беспозвоночных в лесных экосистемах не известны.

Энергетика наземных детритных пищевых сетей основана, по определению, на мертвом органическом веществе, поступающем в почву преимущественно с опадом наземных растений (Dawson et al 2002, Гончаров и Тиунов 2013). Поскольку в бореальных лесах Северного полушария в подавляющем большинстве преобладают растения с C_3 типом фотосинтеза (Холл и Рао 1983), значения $\delta^{13}\text{C}$ растений в пределах всей экосистемы варьируют в относительно узких пределах – от -22 до -35‰, составляя в среднем около -27‰ (Dawson et al. 2002, Тиунов 2007).

Органическое вещество водоемов (как пресных, так и морей) часто отличается от наземных растений изотопным составом углерода и азота (Anderson and Polis 1998, Post 2002, Baxter et al. 2005, Ballinger and Lake 2006, Seifert and Scheu 2012). В этом случае освоение водной субсидии наземными беспозвоночными должно приводить к изменениям в изотопном составе тканей последних (Anderson and Polis 1998, Colombini et al. 2011). Это будет выражаться в смещении величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенных беспозвоночных относительно изотопного состава наземного опада в сторону органического вещества водоема-источника водной субсидии.

Количественная оценка водной субсидии может быть рассчитана на основании изотопного состава углерода тканей макрофауны с помощью простой модели смешивания (Тиунов 2007, Layman et al. 2012, Phillips 2012). Эта модель (см. раздел 2.2.5) основана на допущении, что в наиболее удаленной точке (контроле), питание почвенных беспозвоночных состоит исключительно из наземной пищи, а в ткани водных беспозвоночных входит углерод исключительно водного происхождения. При исследовании прибрежных экосистем получение данных об изотопном составе водных беспозвоночных не вызывает затруднений. Однако поиск «контроля», т.е. системы, не подверженной влиянию водной субсидии, может представлять некоторые трудности.

Результаты, отраженные в данной Главе, направлены на вычисление типичного диапазона величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ почвенной макрофауны в лесах умеренного климатического пояса в условиях отсутствия водной субсидии. Сравнение изотопного состава животных из контрольных биотопов с полученными критериями позволит дать оценку правильности выбора контрольного биотопа, снизит возможность ошибки при использовании модели смешивания.

3.1. Изотопный состав макрофауны лесов умеренных широт

Величины изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$, рис. 3.1) растительного опада (литературные данные) варьировали от $-29,8 \pm 0,3\text{‰}$ (Урюю, Япония, № 8 в табл. 2.1) до $-26,1 \pm 0,4\text{‰}$ (Орегон, США, №4). В свою очередь, диапазон значений изотопного состава азота ($\delta^{15}\text{N}$) находился в пределах от $-5,6 \pm 0,2\text{‰}$ до $-0,9 \pm 0,2\text{‰}$. Изотопный состав углерода и азота опада, отобранного во время собственных полевых исследований, попадал в рамки вышеуказанных значений, за исключением площадки № 9-1 (Калужская область), величина $\delta^{15}\text{N}$ на которой составляла $0,9 \pm 0,6\text{‰}$.

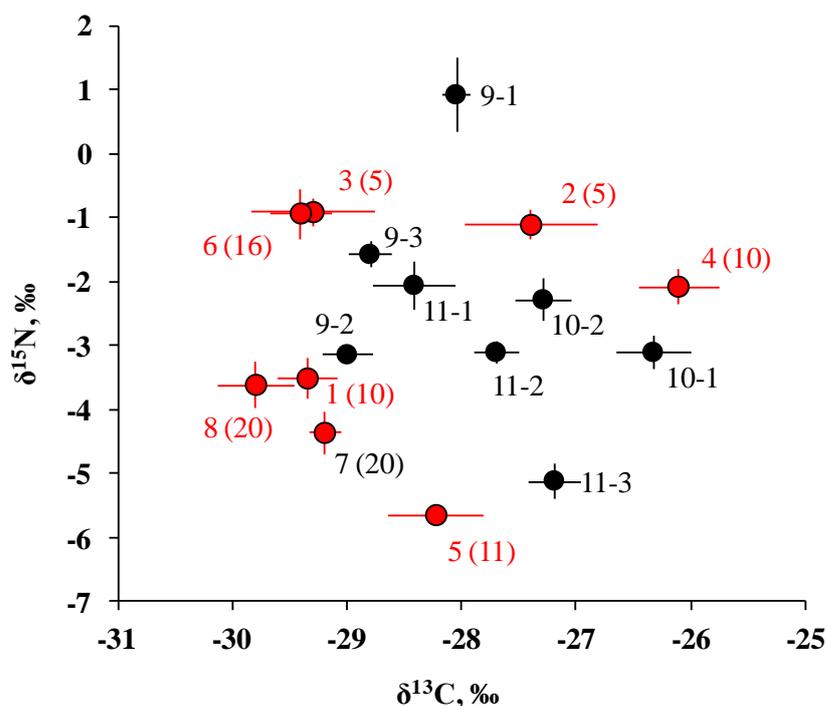


Рисунок 3.1. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) растительного опада по литературным (красные символы) и собственным данным (черные символы). Цифрами обозначены номера пробных площадок (биотопов) согласно табл. 2.1. В скобках указано количество проб (n). Для собственных данных n = 9.

Изотопный состав углерода почвенных беспозвоночных животных несколько отличался в зависимости от пробной площадки (рис. 3.2), что могло быть связано с разницей величин $\delta^{13}\text{C}$ опада. Наивысшие и наиболее отличные от остальных площадок значения $\delta^{13}\text{C}$ опада и животных были отмечены в пределах биотопа № 4. Однако при рассмотрении изотопного

состава отдельных трофических групп статистически значимых отличий $\delta^{13}\text{C}$ сапрофагов из разных биотопов выявлено не было (тест Краскела-Уоллиса: $H_{6, 102} = 11,8$, $p = 0,067$), а применение нормирования значений $\delta^{13}\text{C}$ тканей сапротрофных беспозвоночных на $\delta^{13}\text{C}$ опада (величина $\text{LC-}\delta^{13}\text{C}$ на рис. 3.2 Б) разницу между биотопами не уменьшало, а наоборот увеличивало ($H_{6, 102} = 14,6$, $p = 0,023$).

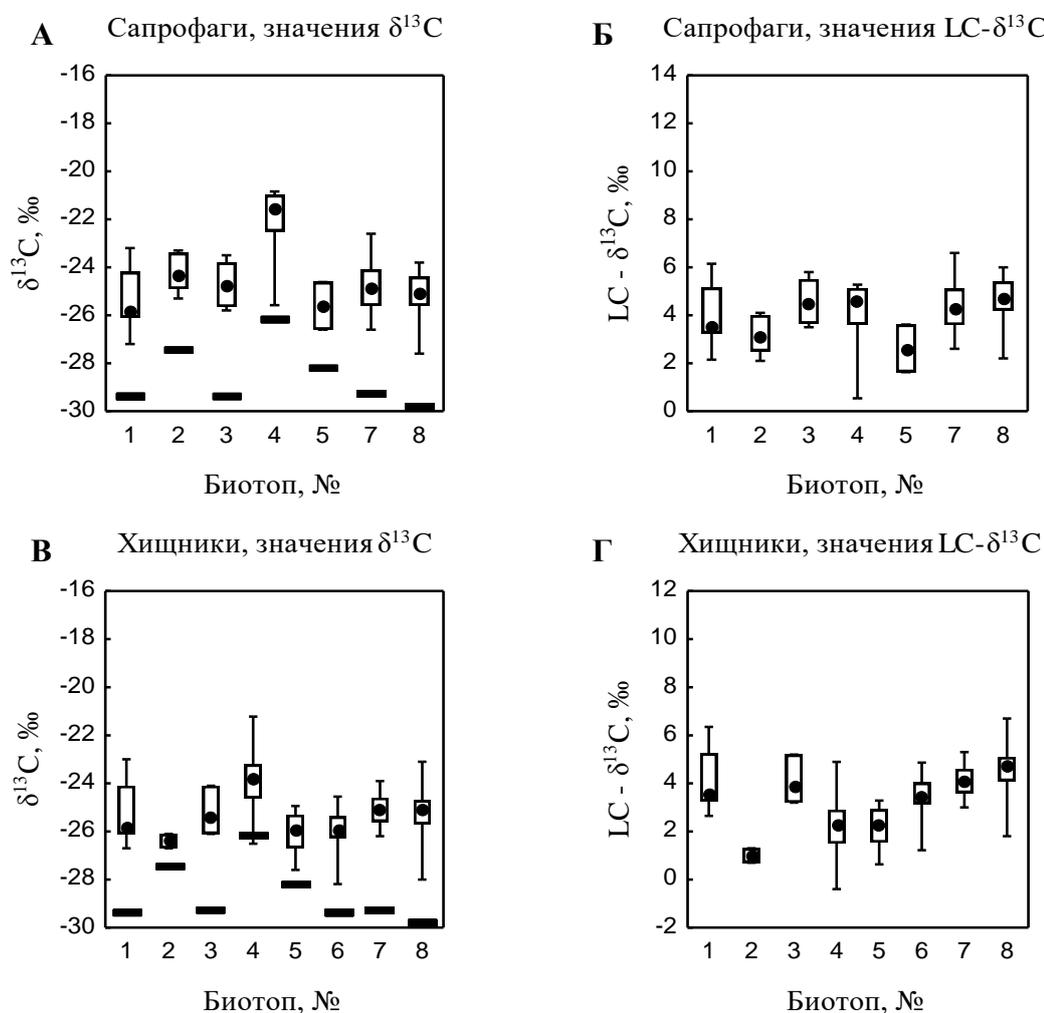


Рисунок 3.2. Изотопный состав углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) (А, В) опада, сапрофагов и хищников и нормированная на опад величина $\text{LC-}\delta^{13}\text{C}$ (Б, Г) сапрофагов и хищников, отобранных в разных биотопах (по литературным данным). Показаны медианы, квартили, минимум и максимум. Номера площадок указаны согласно табл. 2.1. Сапрофаги не были представлены в биотопе №6.

Величины $\delta^{13}\text{C}$ хищных беспозвоночных (рис. 3.2 В) статистически значимо отличались между пробными площадками (тест Краскела-Уоллиса: $H_{7, 174} = 53,5$, $p < 0,0001$). Однако при нормировании значений $\delta^{13}\text{C}$ хищников на изотопный состав углерода опада из соответствующего биотопа разница только возрастала ($H_{7, 174} = 94,3$, $p < 0,0001$, рис. 3.2 Г).

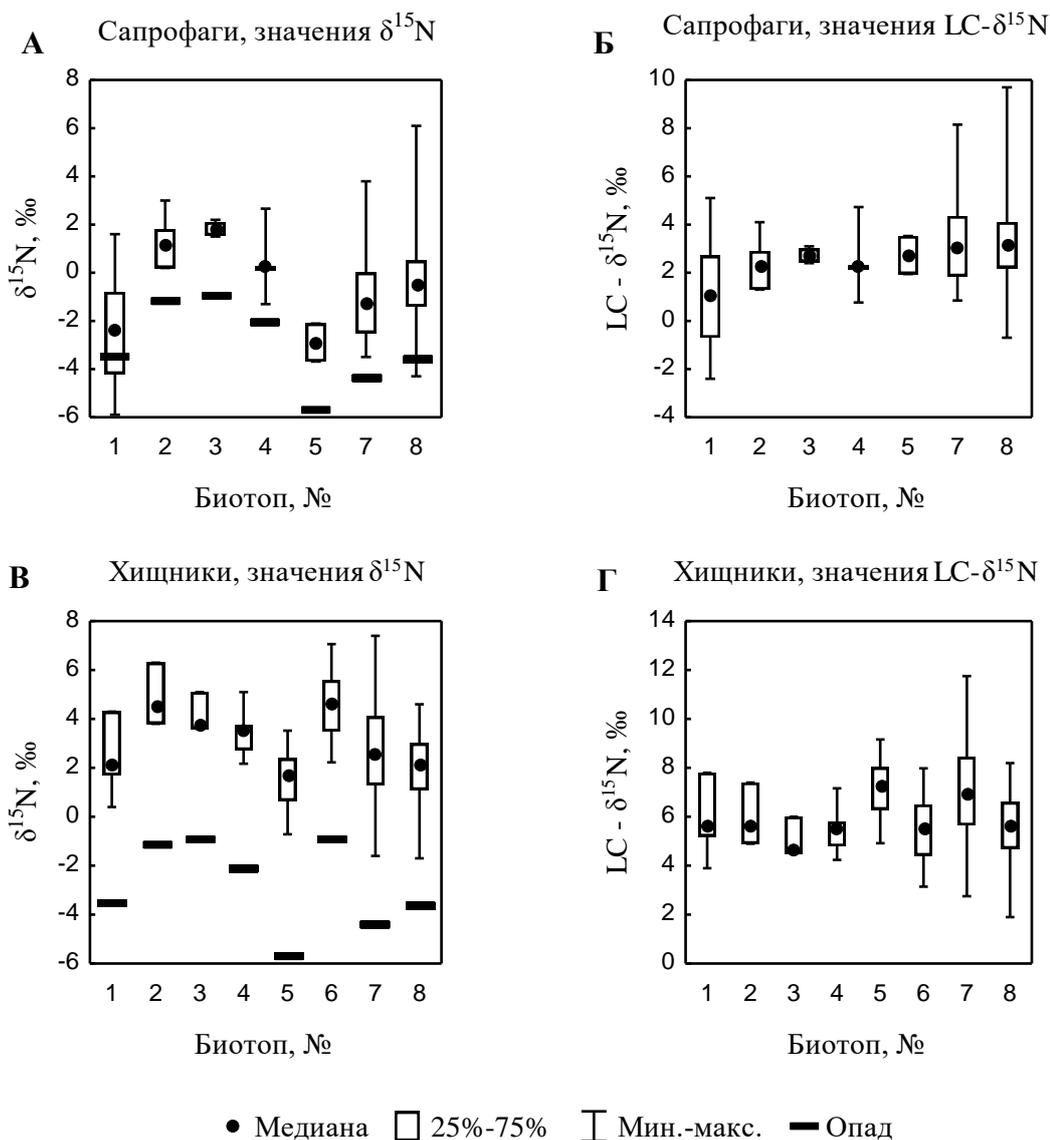


Рисунок 3.3. Изотопный состав азота (величина $\delta^{15}\text{N}$) (А, В) опада, сапрофагов и хищников и нормированная на опад величина $\text{LC}-\delta^{15}\text{N}$ (Б, Г) сапрофагов и хищников, отобранных в разных биотопах (по литературным данным). Показаны медианы, квартили, минимум и максимум. Номера площадок указаны согласно табл. 2.1. Сaproфаги не были представлены в биотопе №6.

Изотопный состав азота почвенных сапротрофных беспозвоночных (рис. 3.3) статистически значимо отличался между биотопами ($H_{6, 102} = 25,0, p=0,0003$). При сравнении нормированных на опад величин $\delta^{15}\text{N}$ сапрофагов ($\text{LC}-\delta^{15}\text{N}$ на рис. 3.3 Б) статистически значимых отличий изотопного состава азота сапрофагов из разных биотопов не было ($H_{6, 102} = 8,7, p=0,067$). У хищных беспозвоночных животных разброс значений $\delta^{15}\text{N}$ между биотопами по сравнению с разбросом величин $\text{LC}-\delta^{15}\text{N}$ был также значительно выше ($H_{7, 174} = 58,9, p<0,0001$ и $H_{7, 174} = 37,7, p<0,0001$ соответственно).

По изотопному составу азота и углерода значения центроидов массивов данных хищников и сапрофагов статистически значимо отличались между собой (MANOVA: $p<0,0001$, Лямбда Уилкса: 0,64) (рис. 3.4 А). По средним значениям величина $\delta^{13}\text{C}$ тканей сапрофагов

были несколько выше, чем хищников (рис. 3.4 Б). Сапрофаги были обогащены ^{13}C относительно растительного опада в среднем на $3,5 \pm 0,3\text{‰}$, а хищники – на $2,7 \pm 0,2\text{‰}$ (табл. 3.1). По изотопному составу азота ткани хищных беспозвоночных животных были обогащены ^{15}N относительно опада значительно сильнее, чем сапротрофных (по средним значениям $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ разница составила $6,6 \pm 0,3\text{‰}$ и $3,8 \pm 0,5\text{‰}$ соответственно; рис 3.4 В). Разница медиан $\delta^{15}\text{N}$ между сапрофагами и хищниками в среднем составила $2,8 \pm 0,3\text{‰}$ (табл.3.1).

Таблица 3.1. Медианы $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ и $\text{LC-}\delta^{13}\text{C}$ почвенной макрофауны.

№ биотопа	Сапрофаги			Хищники			Разница между хищниками и сапрофагами	
	n*	$\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$	$\text{LC-}\delta^{13}\text{C}$	n*	$\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$	$\text{LC-}\delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{15}\text{N}$	$\Delta^{13}\text{C}$
1	9	1,1	3,6	7	5,6	3,6	4,5	0,0
2	5	2,3	3,1	3	5,6	1,0	3,3	-2,1
3	4	2,7	4,5	3	4,7	3,9	2,0	-0,6
4	5	2,3	4,6	24	5,6	2,3	3,3	-2,3
5	2	2,7	2,6	20	7,3	2,3	4,6	-0,3
6	0	-	-	21	5,5	3,4	-	-
7	31	3,1	4,3	39	7,0	4,1	3,9	-0,2
8	46	3,2	4,8	57	5,7	4,7	2,6	0,0
9-1	9	3,0	2,1	9	7,3	2,4	4,3	0,3
9-2	9	4,3	3,5	9	5,8	2,0	1,5	-1,5
9-3	9	3,8	3,0	9	5,7	2,2	1,9	-0,8
10-1	9	4,2	1,6	9	8,2	1,6	4,0	0,0
10-2	9	5,1	3,3	9	6,8	2,2	1,7	-1,2
11-1	9	6,4	4,4	9	7,4	2,9	1,0	-1,5
11-2	9	6,1	2,7	9	8,0	2,5	1,9	-0,3
11-3	9	7,4	4,7	9	8,9	2,8	1,5	-1,8
Среднее \pm SE	15	$3,8 \pm 0,5$	$3,5 \pm 0,3$	16	$6,6 \pm 0,3$	$2,7 \pm 0,2$	$2,8 \pm 0,3$	$-0,8 \pm 0,2$

*n**-размер выборки

Значения изотопного состава азота сапрофагов и опада из соответствующего биотопа статистически значимо коррелировали (корреляция Пирсона: $R^2 = 0,634$, $p = 0,011$, $n = 15$), нормирование величин $\delta^{15}\text{N}$ сапрофагов на опад сильно уменьшало разброс значений между площадками ($\sigma^2 = 4,84$ и $2,99$ по значениям $\delta^{15}\text{N}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ соответственно). Разница в изотопном составе углерода растительного опада между биотопами была значительно ниже, чем азота (в среднем составляла $3,7\text{‰}$ и $6,6\text{‰}$ соответственно). Однако, при расчетах также была обнаружена положительная корреляция значений $\delta^{13}\text{C}$ беспозвоночных сапрофагов и растительного опада из соответствующих биотопов ($R^2 = 0,663$, $p = 0,007$, $n = 15$), что было вызвано аномально высокими величинами $\delta^{13}\text{C}$ в биотопе №4. При исключении из расчета данных этой площадки корреляция была значительно менее выраженной ($R^2 = 0,522$, $p = 0,056$, $n = 14$). В свою очередь нормирование величин $\delta^{13}\text{C}$ сапрофагов на опад приводило к

незначительному увеличению дисперсии средних значений между биотопами ($\sigma^2 = 0,81$ и $0,88$ по значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC}-\delta^{13}\text{C}$ соответственно).

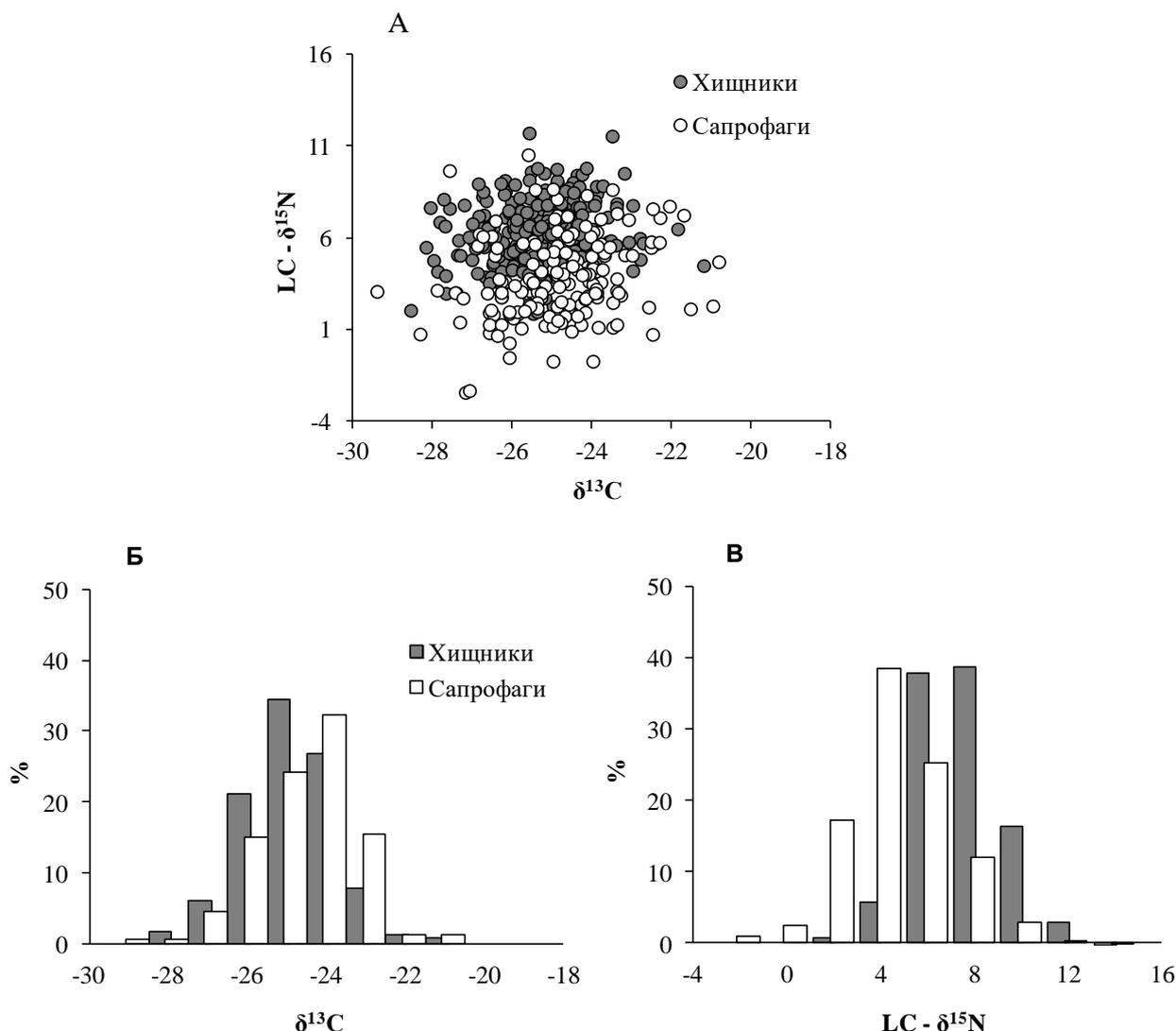


Рисунок 3.4. Изотопный состав (А) углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\text{LC}-\delta^{15}\text{N}$), и частотное распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ (Б) и $\text{LC}-\delta^{15}\text{N}$ (В) сапрофагов (количество значений $n=174$) и хищников ($n=246$).

Значительная разница в величинах $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ животных между биотопами связана, вероятно, как с различиями в изотопном составе растительного опада, так и с различиями в наборе таксономических групп в пределах каждой площадки. Тем не менее, полученные результаты показывают, что применение нормирования изотопного состава углерода тканей беспозвоночных на величины $\delta^{13}\text{C}$ опада не приводит к уменьшению разницы между площадками (дисперсия величин $\delta^{13}\text{C}$ меньше дисперсии величин $\text{LC}-\delta^{13}\text{C}$). Напротив, применение нормирования величин $\delta^{15}\text{N}$ тканей почвенных беспозвоночных на $\delta^{15}\text{N}$ опада в значительной степени компенсирует изменчивость величин $\delta^{15}\text{N}$ субстрата между биотопами, и позволяет использовать изотопный состав азота растительного опада для реконструкции величин $\delta^{15}\text{N}$ хищников и сапрофагов в рамках конкретного биотопа.

Полученные результаты позволили рассчитать диапазон «типичных» значений изотопного состава углерода и азота для всего сообщества почвенных беспозвоночных лесов умеренного климата. В 95% случаев изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) тканей животных попадал в диапазон от -27,9 до -22,5‰ (рис. 3.5). 95% нормированных на опад величин $\delta^{15}\text{N}$ (LC- $\delta^{15}\text{N}$) попадало в диапазон от 0,8 до 9,6‰. Без применения нормирования величин $\delta^{15}\text{N}$ животных 95% значений попадало в несколько больший интервал – от -3,1 до 7,0‰. Полученный вывод был проверен путем сравнения литературных и собственных данных. В вышеуказанный интервал, рассчитанный на основании литературных данных, попало 98% значений собственных данных. В случае использования для расчета нормированных на опад величин изотопного состава азота и углерода (LC- $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$), совпадение составляло лишь 89,6%, при использовании ненормированных на опад величин $\delta^{15}\text{N}$ животных – также менее 90%.

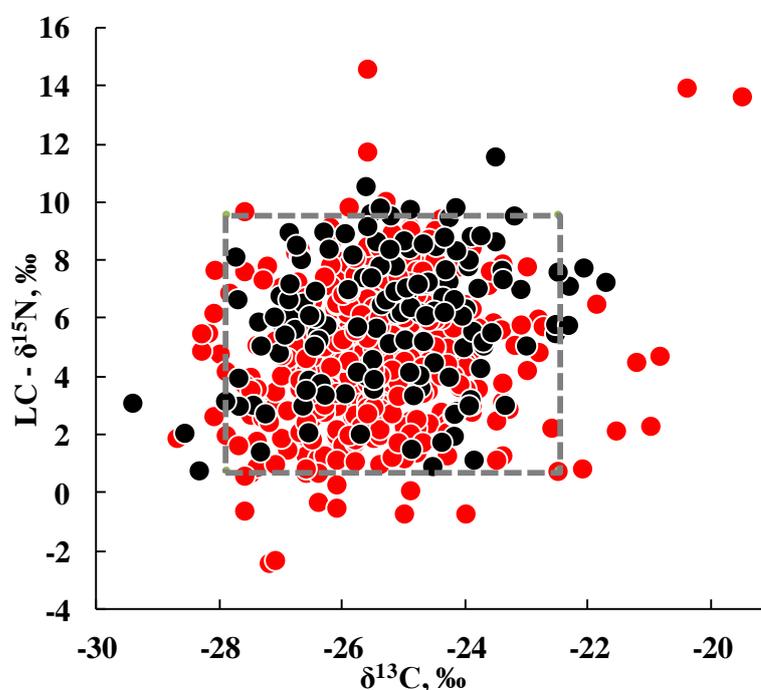


Рисунок 3.5. Положение макрофауны лесов умеренных широт в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$, изотопный состав азота животных нормирован по опад. Красными символами отмечены данные из литературных источников, черными – собственные данные. Пунктирным прямоугольником ограничена область, включающая 95% всех точек.

3.2. Обсуждение результатов главы 3

Большая часть первичной продукции наземных экосистем не потребляется травоядными животными, и попадает в детритные пищевые сети. В свою очередь мертвое органическое вещество перерабатывается почвенными микроорганизмами, которые служат основным пищевым ресурсом комплекса почвенных животных (Wardle 2002). Несмотря на то, что

некоторые первичные деструкторы, такие как эпигейные дождевые черви или многоножки, способны непосредственно ассимилировать мертвое органическое вещество (Стриганова 1980), большинство сапрофагов среди почвенных животных на самом деле являются микробофагами (Swift et al 1979). Изотопный состав почвенных микроорганизмов довольно вариабелен. В частности, плодовые тела эктомикоризных грибов обогащены ^{15}N относительно сапротрофных грибов, которые в свою очередь обогащены ^{13}C по отношению к растительному опаду (Henn and Chapela 2001, Mayor et al. 2009). Кроме того, значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ органического вещества почвы обычно увеличиваются вниз по профилю почвы (Wynn 2007, Hobbie and Ouimette 2009), что находит свое отражение в разнице изотопного состава эпигейных и эндогейных дождевых червей (Neilson et al. 2000, Darling and Bayne 2010). Значения $\delta^{15}\text{N}$ животных увеличивается от редуцентов к хищникам высших порядков (Ponsard and Arditì 2000, Scheu and Falca 2000), но сильный разброс изотопных подписей обнаруживается даже среди таксономически родственных и экологически близких видов (Traugott et al. 2008, Семенюк и Тиунов 2011, Maraun et al. 2011). Эти и другие механизмы приводят к формированию относительно широкой «изотопной ниши», занимаемой почвенной макрофауной.

Тем не менее, эта ниша имеет вполне определенные границы. В исследованных нами однотипных биотопах (леса умеренного климата), сообщество почвенных беспозвоночных занимает четко определенное положение в «изотопном пространстве». Существующая разница между биотопами связана прежде всего с варьированием изотопного состава азота в почве и опаде. Она почти устраняется при нормировании значений $\delta^{15}\text{N}$ почвенных беспозвоночных на $\delta^{15}\text{N}$ растительного опада из соответствующего биотопа (рис. 3.5). Нормирование «на опад» величин $\delta^{13}\text{C}$ представляется непрактичным, поскольку в лесах умеренного климатического пояса маловероятен значительный разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ растительности, ввиду фактически полного отсутствия растений с отличным от C_3 типом фотосинтеза. Наоборот, можно ожидать довольно большой вариабельности величин $\delta^{13}\text{C}$ растительных остатков в пределах одного биотопа. Величины $\delta^{13}\text{C}$ отдельных листьев в составе лесной подстилки зависят от видовой принадлежности растения, положения роста листа в кроне (Buchmann et al. 1997, Högberg et al. 1999) и довольно сильного изменения величины $\delta^{13}\text{C}$ опада на ранних стадиях разложения (Shilenkova and Tiunov 2013).

В целом, полученный результат позволяет принять представленный на рис. 3.5 диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в качестве типичного изотопного состава углерода и азота тканей почвенной макрофауны лесов умеренных широт в условиях отсутствия водной субсидии. Существенное отклонение от этих значений может служить индикатором поступления аллохтонного углерода и азота в локальные пищевые сети.

Рассматривая частотное распределение изотопных значений основных трофических

групп почвенных животных (рис. 3.4 Б), следует отметить два важных аспекта. Во-первых, несмотря на значительную изменчивость нормированных значений LC- $\delta^{15}\text{N}$ животных из каждой трофической группы в различных исследованиях, средняя разница между соседними трофическими уровнями (то есть между растительными остатками и сапрофагами или между сапрофагами и хищниками) была в пределах ожидаемых 2-4‰ «трофического обогащения» ^{15}N на один трофический уровень ($\Delta^{15}\text{N}$; таблица 3.1) (Тиунов 2007, Post 2002, Vanderklift and Ponsard 2003). Во-вторых, полученные данные подтверждают сильное обогащение почвенных сапротрофных животных ^{13}C относительно опада. Это обогащение, вероятно, связано с накоплением ^{13}C в микробной биомассе, которая является основным источником питания для почвенных сапрофагов (Ponsard and Arditì 2000, Pollierer et al. 2009, Potapov et al. 2013, Yang et al. 2013). Схожее частотное распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ хищников и сапрофагов подтверждает, что на высоких трофических уровнях преобладают детритные пищевые цепи. Фитофаги, однако, также играют роль в энергетике хищных беспозвоночных, что объясняет несколько меньшие величины $\delta^{13}\text{C}$ хищников по сравнению с сапрофагами. Тем не менее, одновершинное распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ хищников (рис. 3.4 Б) доказывает тесную связь детритных и пастбищных пищевых цепей на высоких трофических уровнях.

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

В данной главе приведены результаты полевых исследований сообществ почвенных беспозвоночных в прибрежных лесных экосистемах двух пресноводных водоемов – старицы реки Пры (Окский заповедник, Рязанская область) и озера Глубокого (гидробиологическая станция ИПЭЭ РАН «Глубокое озеро», Московская область). В каждом регионе исследованы в градиенте удаления от водоемов видовой состав и обилие (численность, биомасса и динамическая плотность) почвенной макрофауны, а также соотношение показателей обилия основных трофических и экологических групп. Исследована трофическая структура сообществ почвенных беспозвоночных на разном расстоянии от водоемов (по данным изотопного анализа). Особенности изотопного состава водной экосистемы (пониженное содержание ^{13}C) в Окском заповеднике позволило оценить вклад водной субсидии в энергетический баланс почвенных беспозвоночных, обитающих на разном расстоянии от водоемов. Интеграция методов учета обилия и изотопного анализа позволила получить информацию о закономерностях формирования функциональной и таксономической структуры почвенного населения прибрежных биотопов, а также определить зону влияния водной субсидии на наземные сообщества почвенных беспозвоночных.

4.1. Окский заповедник

4.1.1. Почвенное население в градиенте удаления от старицы реки Пры

4.1.1.1. Таксономическое разнообразие и численность почвенных беспозвоночных

Во время учетов было отобрано 1159 особей почвенных беспозвоночных, из которых определены до вида пауки (52 вида из 15 семейств), имаго жесткокрылых (62 вида из 13 семейств), имаго и личинки щелкунов (12 видов) и мохнаток (1 вид), тараканы (1 вид), губоногие (3 вида из 2 семейств) и двупарноногие (2 вида из 2 семейств) многоножки, дождевые черви (2 вида из 1 семейства), моллюски (2 вида из 2 семейств). Остальные животные (личинки жесткокрылых, мух и бабочек, клопы, сенокосцы и др.) были определены преимущественно до семейства.

Таксономическое разнообразие почвенной макрофауны (по данным количественных учетов) в пределах катены от приводораздельной до русловой части (площадки 0,5 м, 5 м, 30 м и 2000 м от старицы; заболоченный березняк не рассматривался как площадка в пределах катены и не входил в статистический анализ) статистически значимо менялось (ANOVA: $F=21,1$, $p=0,002$). Наибольшее количество видов фактически у всех таксономических групп беспозвоночных, определенных до видового уровня, снижалось в градиенте удаления от

старицы р. Пры (рис. 4.1). Наиболее бедной по количеству представленных видов была пробная площадка в заболоченном березняке.

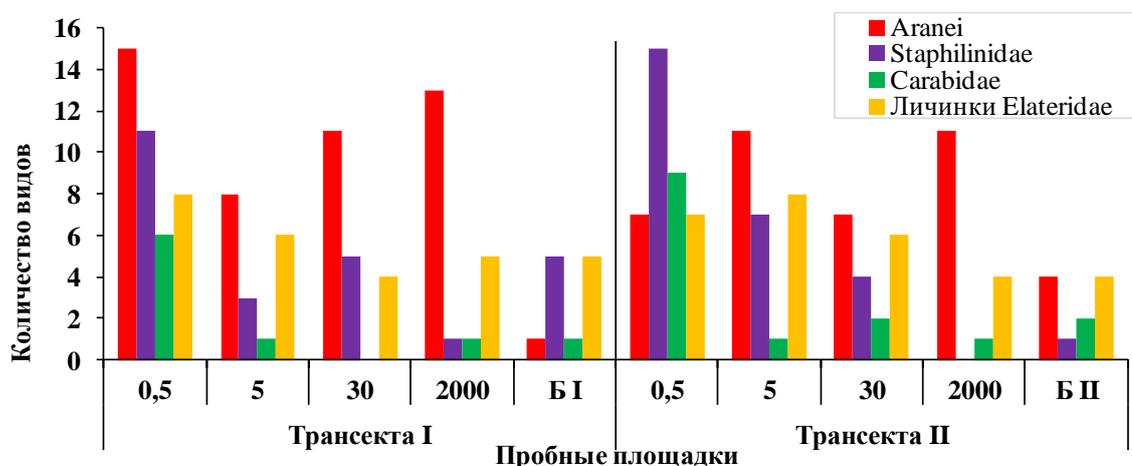


Рисунок 4.1. Количество видов пауков, стафилинид, жужелиц и личинок щелкунов на разном расстоянии от старицы реки Пры. Здесь и далее заболоченный березняк рассматривается как обособленное местообитание.

Суммарная **численность** почвенной макрофауны при удалении от старицы реки Пры статистически значимо менялась ($n=70$; ANOVA: $F=9,3$, $p=0,016$; рис. 4.2): максимальные величины были зафиксированы на площадке у уреза воды (до 352 ± 19 экз./м²), далее при удалении от старицы численность снижалась и в 30 м не превышала 172 ± 3 экз./м². В приводораздельном сосновом лесу численность вновь возрастала и достигала 365 ± 8 экз./м². Статистически значимой разницы на распределение макрофауны с расстоянием фактор «трансекта» не оказывал ($F=0,1$, $p=0,7$).

Трофическая структура сообществ почвенных беспозвоночных изменялась в градиенте удаления от старицы (рис. 4.2 б). У уреза воды среди основных трофических групп почвенной макрофауны (сапрофаги, хищники и фитофаги) наиболее многочисленны были хищные беспозвоночные (рис. 4.2 б), что соответствовало 314 ± 17 экз./м² по трансекте I и 258 ± 11 экз./м² по трансекте II. Численность сапрофагов и фитофагов, наоборот, была минимальна у уреза воды, а максимум численности этих групп был отмечен в пределах наиболее удаленных от воды пробных площадках (до 35 ± 9 экз./м² и 96 ± 8 экз./м² соответственно). Среди хищников в пределах площадок, расположенных в непосредственной близости от старицы (0,5 м), численно преобладали пауки (до 30% от суммарной численности макрофауны, рис. 4.3) и хищные личинки жуков (до 45%), а также жужелицы (<11%) и стафилиниды (<23%). В наиболее удаленном от старицы сосновом лесу численно преобладали личинки жуков и двукрылых, а также пауки и губоногие многоножки.

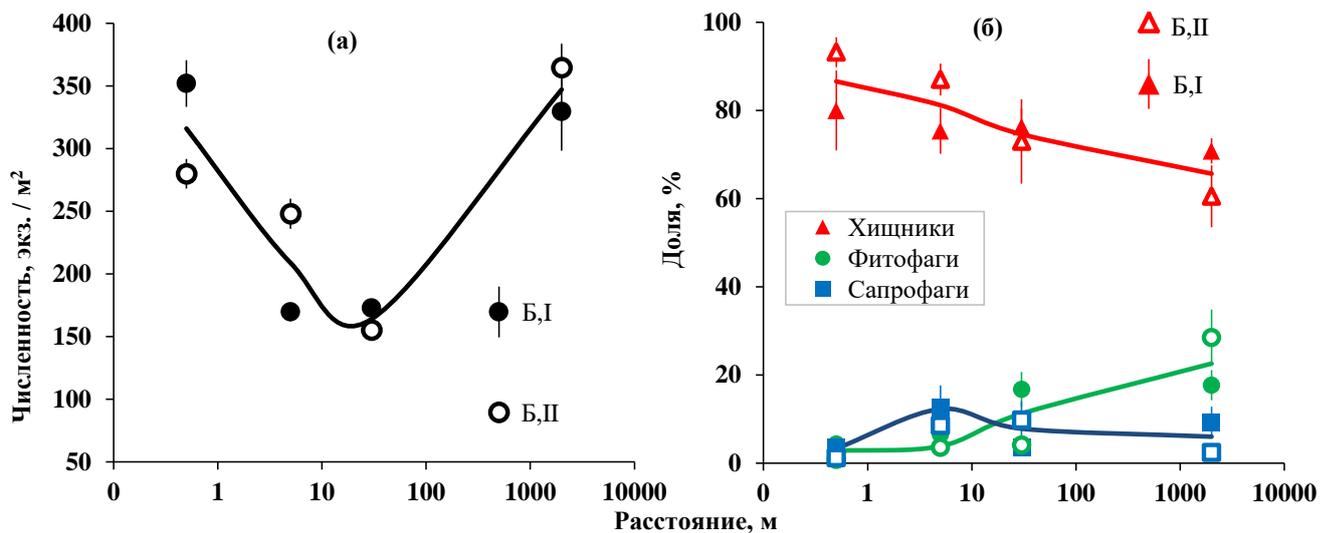


Рисунок 4.2. Численность (экз./м² ± SD) (а) и доля численности основных трофических групп (% ± SE) (б) почвенной макрофауны в градиенте удаления от старицы реки Пры. Для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б,И и Б,II n=5. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. Отдельными точками показаны хищные беспозвоночные в заболоченном березняке (Б,И и Б,II – по трансектам I и II, соответственно).

Наиболее низкой среди остальных площадок суммарная численность макрофауны была зафиксирована в пределах березняка в заболоченной низине (рис. 4.2 б) и не превышала 168 экз./м². Здесь преобладали личинки жесткокрылых (преимущественно проволочники), численность которых составляла по трансекте I около 85%, по трансекте II – 61% от суммарной численности макрофауны. Численность почвенных беспозвоночных представлена в таблице 1 Приложения.

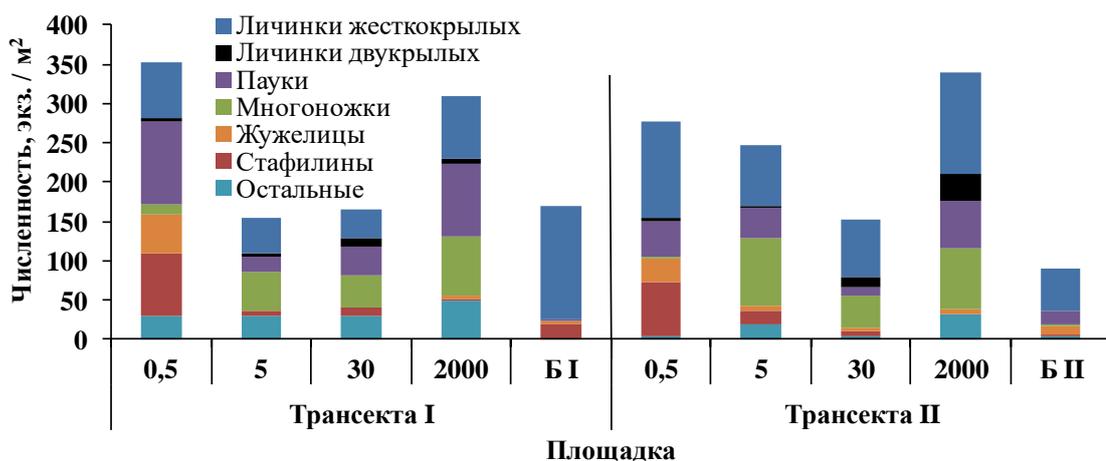


Рисунок 4.3. Численность (экз./м²) основных групп почвенной макрофауны в пределах пробных площадок. Для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б,И и Б,II n=5.

Одной из наиболее богатых таксономических групп по количеству учтенных видов, а также численности, в пределах изучаемой катены были **пауки** (рис. 4.1). По данным количественных учетов в общей сложности было обнаружено 52 вида пауков из 15 семейств. Наиболее представленными семействами (табл. 1 Приложение) в почвенных пробах были Linyphiidae (16 видов), а также Gnaphosidae (7 видов); 5 видами представлено сем. Theridiidae, Hahniidae и Lycosidae – 4 видами, семейства Araneidae, Clubionidae, Corinnidae, Philodromidae, Salticidae и Tetragnathidae – 2 видами, а Dictinidae, Leocranidae, Thomisidae и Zoridae – одним видом.

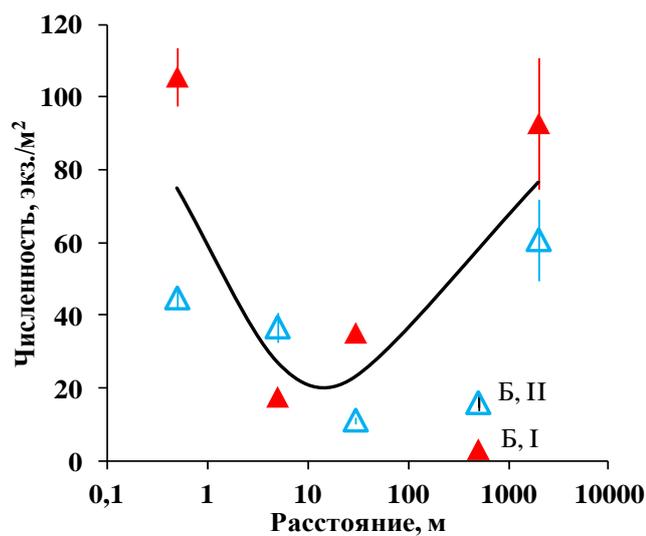


Рисунок 4.4. Численность (экз./м² ± SD) пауков в градиенте удаления от старицы реки Пры. Для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б, I и Б, II n=5. Красными символами обозначены значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линией – средняя для двух трансект. Б, I и Б, II – численность пауков в березняке по трансектам I и II соответственно.

Наибольшая численность пауков (рис. 4.4) была зарегистрирована у уреза воды, что значительно отличалось от площадок, расположенных на промежуточных позициях катены (ANOVA: F=9,8, p=0,026), но в приводораздельном биотопе численность вновь увеличивалась. Тем не менее, структура сообществ пауков в пределах площадок у уреза воды и в приводораздельном сосняке отличалась. В околородном биотопе наиболее многочисленны были представители семейств Lycosidae (более 60% по трансекте I и 32% по трансекте II) и Linyphiidae (более 57% по трансекте I и 32% по II) (рис. 3.4), среди них доминировали влаголюбивые виды – *Pirata* sp. 1 (62,4 экз./м² и 14,4 экз./м² по трансекте I и II) и *Porrhomma rugmaeum* (16,0 экз./м² и 14,4 экз./м² соответственно). В более удаленных от уреза воды биотопах сохранилось высокая численность линифий, однако встречаемость пауков-волков резко снижалась, а доминирующие позиции по обоим трансектам занимали представители семейства Gnaphosidae (*Haplodrassus* sp. – до 17,6 экз./м², что составляло 50% от общей численности пауков). На приводораздельных площадках в пределах обеих трансект

доминировали представители семейств Hahniidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, а именно неполовозрелые *Hahnia* sp. (до 19,2 экз./м² или 31,6% от суммарной численности пауков), *Linyphiidae* sp. (до 26,6 экз./м² или 28,7%) и *Haplodrassus* sp. (до 9,6 экз./м² или 10,3%).

Среди семейств жесткокрылых максимум численности был отмечен у жуков-стафилинид (Staphilinidae) и жужелиц (Carabidae), они составляли до 24% и 14% от общей численности почвенной макрофауны и были представлены на исследуемой территории 30 и 16 видами соответственно (табл.1 Приложение).

Максимальная численность как **жужелиц** (рис. 4.5 а), так и **стафилинид** (рис. 4.5 б) по обеим трансектам была отмечена у уреза воды (до 50 и 80 экз./м² соответственно). Далее значения снижались и уже в 5 м от воды численность жужелиц не превышала 6,4±1,1 экз./м², а коротконадкрылых жуков – 17,6±2,0 экз./м². В градиенте удаления от старицы численность этих семейств жесткокрылых значимо не увеличивалась и в приводораздельном сосновом лесу не превышала 7 экз./м².

С расстоянием изменялась структура сообществ жесткокрылых. У уреза воды среди жужелиц численно преобладали влаголюбивые и околководные виды, такие как *Pterostichus minor*, *Badister dorsiger* и *B. unipustulatus*, с увеличением расстояния от водоема на доминирующие позиции выходили лесные виды, приуроченные к более мезофильным местообитаниям (*Amara brunnea*, *Oxypselaphus obscurus*). Среди коротконадкрылых жуков преобладали *Lathrobium punctatum* и *L. longulum*. В более удаленных от водоема биотопах выделить доминантный вид не представлялось возможным, так как численность была крайне мала и не превышала 2-3 экз./м².

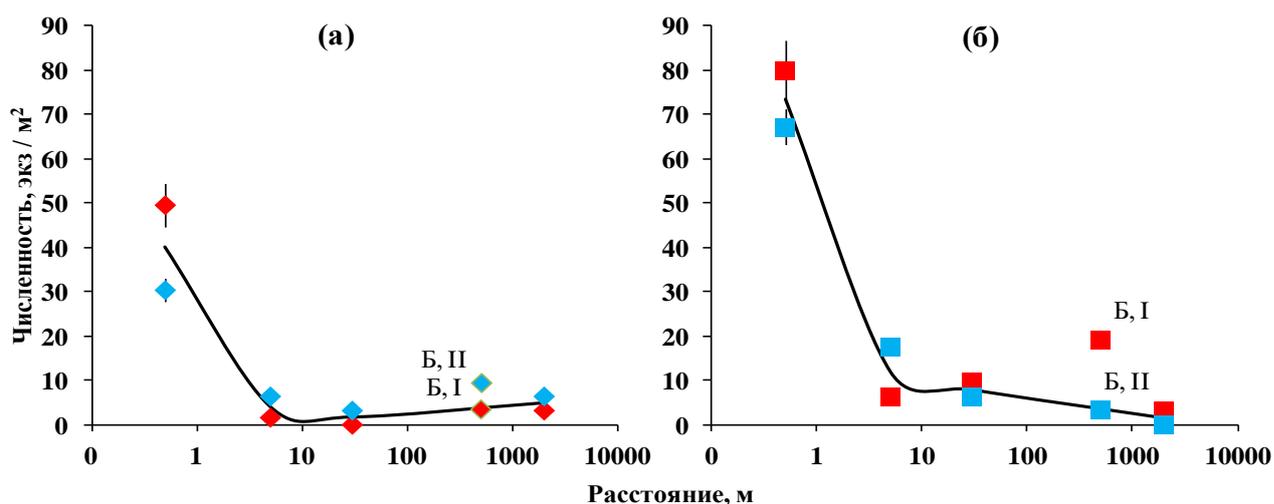


Рисунок 4.5. Численность (экз./м² ± SD) Carabidae (а) и Staphilinidae (б) в градиенте удаления от старицы р. Пры. Размер выборки и обозначения на рисунке как на рис. 4.4.

Среди **личинок насекомых** численно преобладали представители жесткокрылых (до 95% от суммарной численности личинок), численность личинок двукрылых на всех

пробных площадках была значительно ниже (сопоставимые значения были отмечены лишь в приводораздельном сосняке). Среди семейств жесткокрылых численно преобладали личинки щелкунов, например, в березняке они составляли до 53% суммарной численности макрофауны. В целом, несмотря на слабо выраженный тренд увеличения численности проволочников с расстоянием от воды (рис. 4.6), значимых различий между пробными площадками отмечено не было (ANOVA: $F=0,68$, $p=0,57$ и $F=0,67$, $p=0,57$ по трансектам I и II, соответственно). Помимо проволочников, высокой численностью у уреза воды обладали личинки жужелиц (до 88 экз./м²), а в приводораздельном сосновом лесу – личинки долгоносиков (до 54 экз./м²).

Губоногие многоножки (Chilopoda) были представлены двумя семействами: косянки (Lithobiidae) и землянки (Geophilidae). Первое включало 2 вида – *Lithobius curtipes* и *L. crassipes*, геофилиды были представлены единственным видом – *Pachymerium ferrugineum*. Среди хилопод численно преобладали косянки (табл. 1 Приложение). С расстоянием от водоема их численность возрастала (рис.4.6 б): минимум зафиксирован у уреза воды, а максимум – в приводораздельном сосняке. Максимум численности геофилид отмечен в 5 м от уреза воды (11% от общей численности макрофауны, трансекта II).

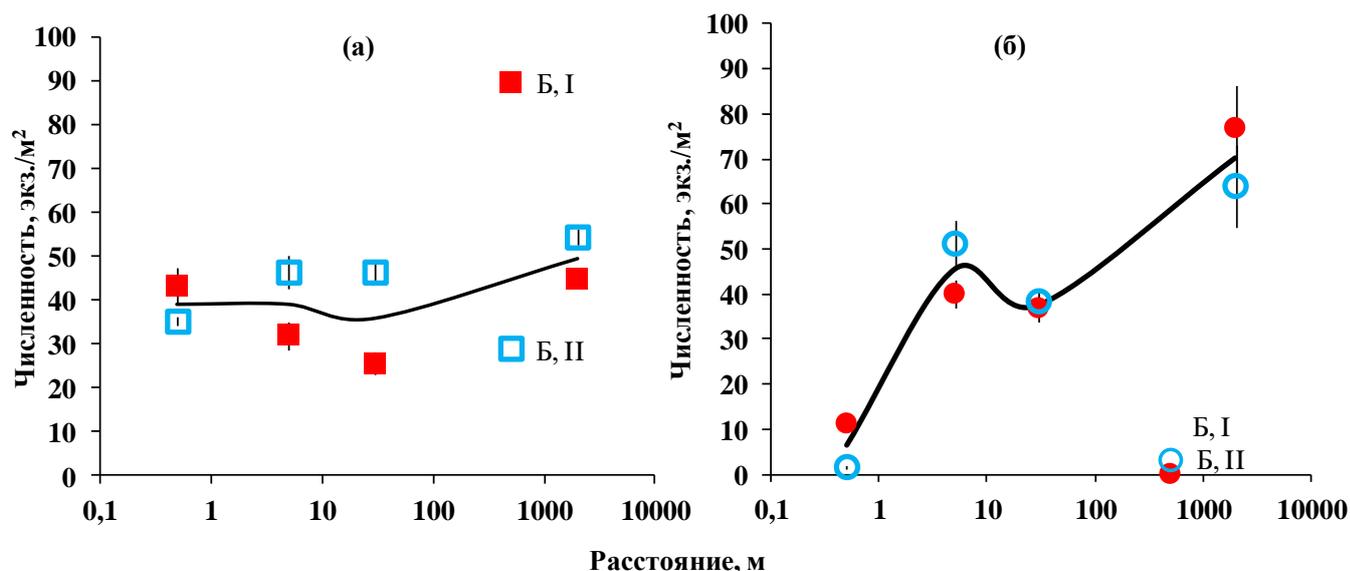


Рисунок 4.6. Численность (экз./м² ± SD) личинок щелкунов (а) и косянок (б) в градиенте удаления от старицы р. Пры. Размер выборки и обозначения на рисунке как на рис. 4.4.

Двупарноногие многоножки (Diplopoda) были представлены двумя видами из двух семейств – *Polyzonium germanicum* (Polyzoniidae) и *Rossiulus kessleri* (Julidae), встречались в почвенных пробах по трансектам спорадически, численность не превышала 6,4 экз./м² (5 м от старицы).

В заболоченном березовом лесу численность как губоногих, так и двупарноногих многоножек была крайне низка и в сумме не превышала 3 экз./м².

Сообщества почвенных беспозвоночных разных пробных площадок достоверно различались в многомерном пространстве канонического (дискриминантного) анализа (Wilks' Lambda = 0,034, $p < 0,0001$). Объясненная дисперсия распределялась по 4 достоверным каноническим осям, на первую ось приходилось 87,7% объясненной дисперсии, на 2 – 11,7%. Первая ось позволяла разделить площадки, расположенные у уреза воды и в более дренированных биотопах, вторая дифференцировала дренированные биотопы между собой – приводораздельный сосновый лес от пойменного дубового леса (рис. 4.7).

Наибольшие различия в численности и таксономическом составе беспозвоночных животных были между пробными площадками у уреза воды и на приводораздельном склоне (рис. 4.7, табл. 2 Приложение). Разница определялась высокой относительной численностью у уреза воды доминантных влаголюбивых видов, таких как *Lathrobium punctatum*, *L. longolum*, *Badister unipustulatus*, *Porrhomma rugmaeum*, *Pirata* sp. 1, *L. scutellare*. С увеличением расстояния от водоема обилие гигрофильных видов в сообществах снижалось, увеличивалась доля видов, предпочитающих более дренированные местообитания (например, *L. curtipes*, *Robertus lividus*) и тяготеющих к сосновым лесам (например, *Strophosoma capitatum*), а также к лесам с развитым моховым покровом (например, *Hahnia* sp., личинки *Athous subfuscus* и *Dalopius marginatus*). Наибольшее сходство отмечено между площадками находящимися в 5 и 30 м от уреза воды за счет высокой относительной численности на обеих площадках личинок щелкунов *Ampedus balteatus* и землянок *Pachimerium ferrugineum*. Заболоченный березняк наибольшее сходство по относительной численности и видовому составу почвенной макрофауны имел с точкой у уреза воды, что закономерно ввиду высокой влажности почвы обоих местообитаний.

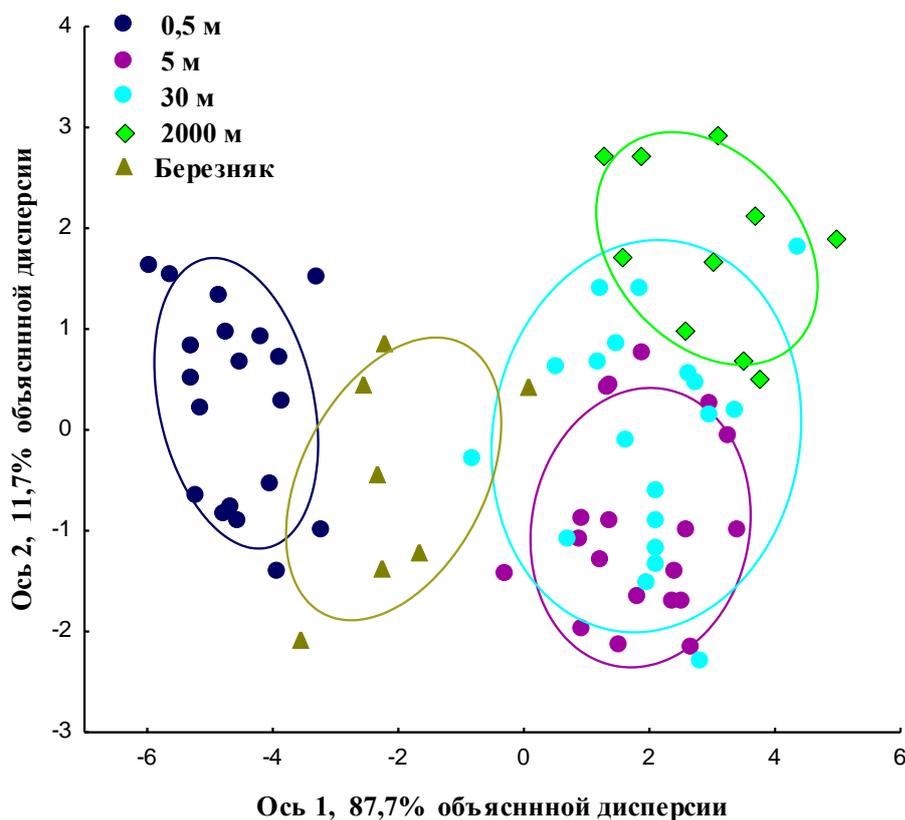


Рисунок 4.7. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) пяти пробных площадок Окского заповедника (данные численности и таксономического состава). Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центра группы. В анализ включены пробы отобранные по двум трансектам. По одной пробе, отобранной на площадках 0,5, 5 и 30 м от старицы, а также три пробы из переувлажненного березняка имели аномально низкое обилие животных (менее 8 экз./м²) и были исключены из анализа.

Наибольшая численность коллембол (рис. 4.8 а) в экосистемах Окского заповедника была зарегистрирована на берегу старицы ($93,8 \pm 26,9$ тыс.экз./м², $n=2$), при удалении от водоема численность снижалась и минимум был отмечен в сосновом лесу ($21,2 \pm 2,5$ тыс.экз./м²). Численность коллембол статистически значимо зависела от расположения пробной площадки на трансекте ($n=72$; ANOVA: $F=5,4$; $p=0.003$), фактор «трансекта» значимого влияния не оказывал ($F=4,0$; $p=0.053$). Высокая численность коллембол также была отмечена на площадках в заболоченном березняке и в среднем для двух трансект ($n=2$) составляла $132,3 \pm 112,9$ тыс.экз./м²). Данные о численности коллембол предоставлены А.Ю. Короткевич.

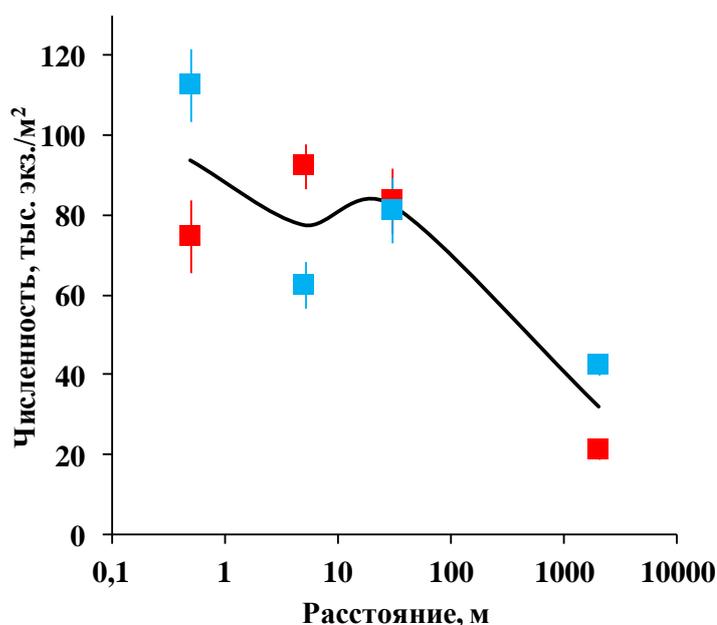


Рисунок 4.8. Численность (тыс. экз./м² ± SD) коллембол в градиенте удаления от старицы реки Пры (а). Обозначения на рисунке как на рис. 4.4.

4.1.1.2. Биомасса почвенных беспозвоночных

Суммарная сухая биомасса почвенной макрофауны (табл. 3 Приложение) по трансектам I и II распределялась неравномерно – максимум по трансекте I был отмечен у уреза воды, а по трансекте II – на приводораздельной площадке (рис. 4.9). В целом статистически значимой разницы между пробными площадками обнаружено не было ($n=70$; MW: $U=186$, $Z=0,4$, $p=0,7$), что напрямую зависело от биомассы личинок щелкунов, которые преобладали в пределах всех пробных площадок (от 24 до 84% суммарной биомассы макрофауны).

Среди трофических групп почвенной макрофауны по биомассе преобладали хищники (рис. 4.9 б), наиболее высокие значения биомассы которых были отмечены на площадках у уреза воды (72-94% от суммарной биомассы макрофауны). Помимо личинок щелкунов (рис. 4.10), высокие показатели биомассы здесь были отмечены у жужелиц (27-29% от общей биомассы) и стафилинид (9-10%). Однако уже в 30 м от старицы общая биомасса представителей двух последних семейств жесткокрылых не превышала 2% от суммарной, что связано с их невысокой численностью в данной точке. При удалении от старицы увеличивалась биомасса сапрофагов и фитофагов (например, личинок и имаго долгоносиков и клопов), а суммарная биомасса хищников в приводораздельных условиях составляла 60 и 68% от суммарных величин макрофауны по трансектам I и II соответственно.

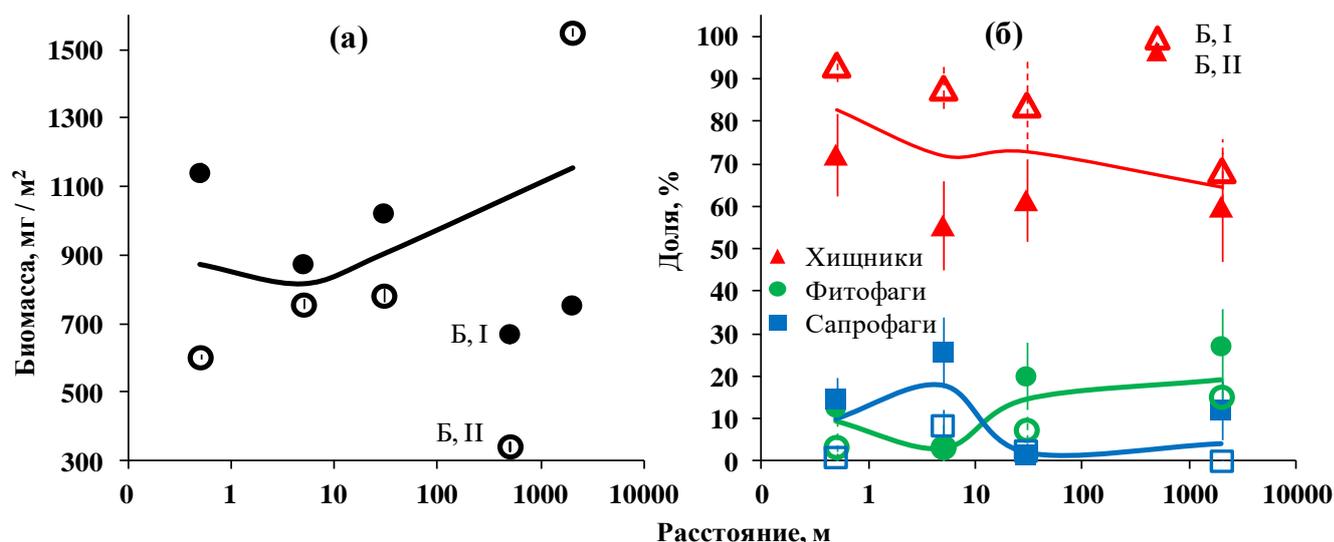


Рисунок 4.9. Суммарная биомасса (мг сухого веса / м² ± SD) (а) и соотношение биомассы (% ± SE) (б) основных трофических групп почвенной макрофауны в градиенте удаления от воды. Для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б, I и Б II n=5. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя для двух трансект. Отдельными точками показаны хищные беспозвоночные в заболоченном березняке (Б I и Б II – по трансектам I и II, соответственно).

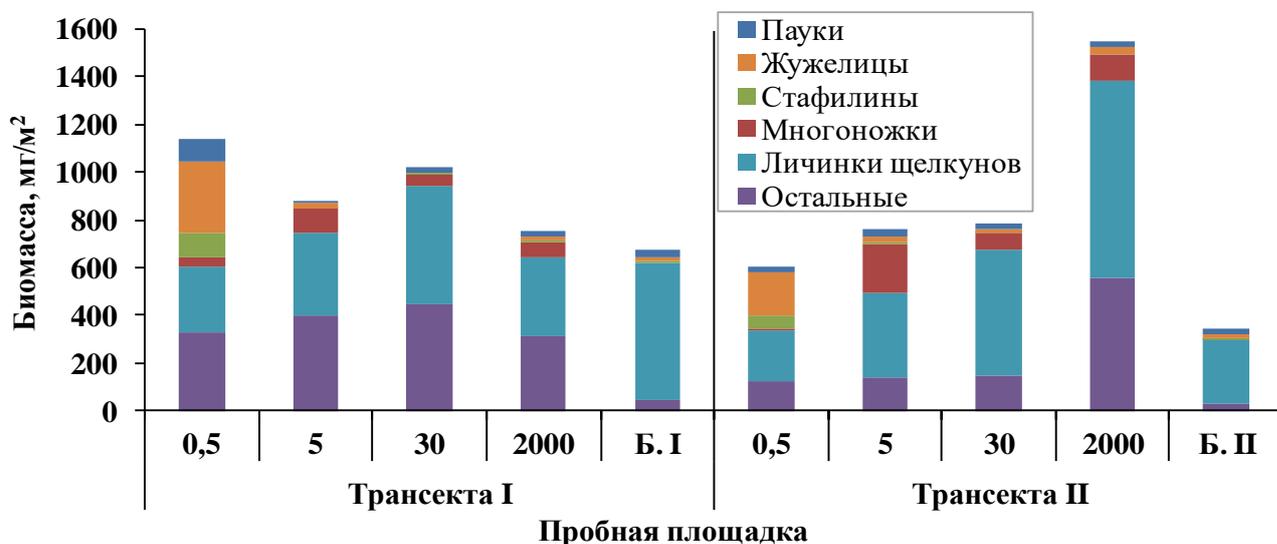


Рисунок 4.10. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD) основных таксономических групп почвенной макрофауны на разных площадках. Для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б, I и Б II n=5.

Наиболее низкая биомасса почвенных животных была отмечена в пределах заболоченного березняка, составляя 671 ± 60 мг/м² и 344 ± 25 мг/м² по трансектам I и II соответственно. Основную часть биомассы по обеим трансектам (85% по трансекте I и 78% по II от суммарной биомассы макрофауны) составляли проволочники, вклад остальных групп не превышал 7%.

Численность не всегда являлась решающим фактором в распределении биомассы почвенного населения. Так, при сравнительно высокой численности биомасса **пауков** (рис. 4.11) относительно остальных животных была довольно мала и не превышала 33 мг/м² (1-5% от суммарной биомассы), исключение составила пробная площадка у уреза воды по трансекте I (93±5 мг/м² или 8% от суммарной биомассы макрофауны). Однако, сравнение структуры сообщества пауков в градинте удаления от старицы на основании биомассы соответствует данным, полученным на основании численности: у уреза воды наибольшие величины отмечены у влаголюбивых пауков *Pirata* sp. 1, в 30 м от водоема и в сосновом лесу – у видов, предпочитающих наиболее сухие местообитания в пределах катены (*Haplodrassus* sp. и *H. umbratilis*).

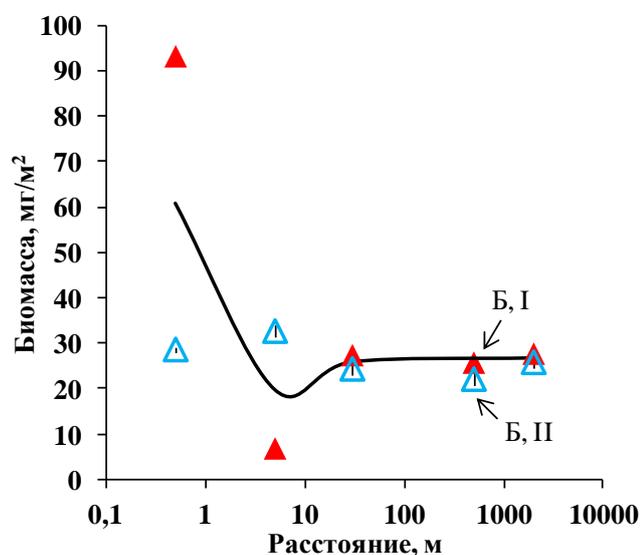


Рисунок 4.11. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD) пауков в градинте удаления от старицы реки Пры; для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б, I и Б II n=5. Красными символами обозначены значения по трансекте I, синими – трансекте II, линией – средняя для двух трансект. Отдельными точками показаны значения в заболоченном березняке (Б I и Б II – по трансектам I и II, соответственно).

Биомасса **жуужелиц** и **стафилинид** (рис.4.12) статистически значимо уменьшалась с расстоянием от водоема (ANOVA: F=1,15, p=0,28; F=2,1, p=0,15, соответственно). Среди жуужелиц у уреза воды преобладали *Pterostichus minor* (до 200 мг/м² по трансекте I) и *Badister unipustulatus* (до 37 мг/м²), среди стафилинид – представитель подсемейства Paederinae *Lathrobium punctatum* (22-44 мг/м²).

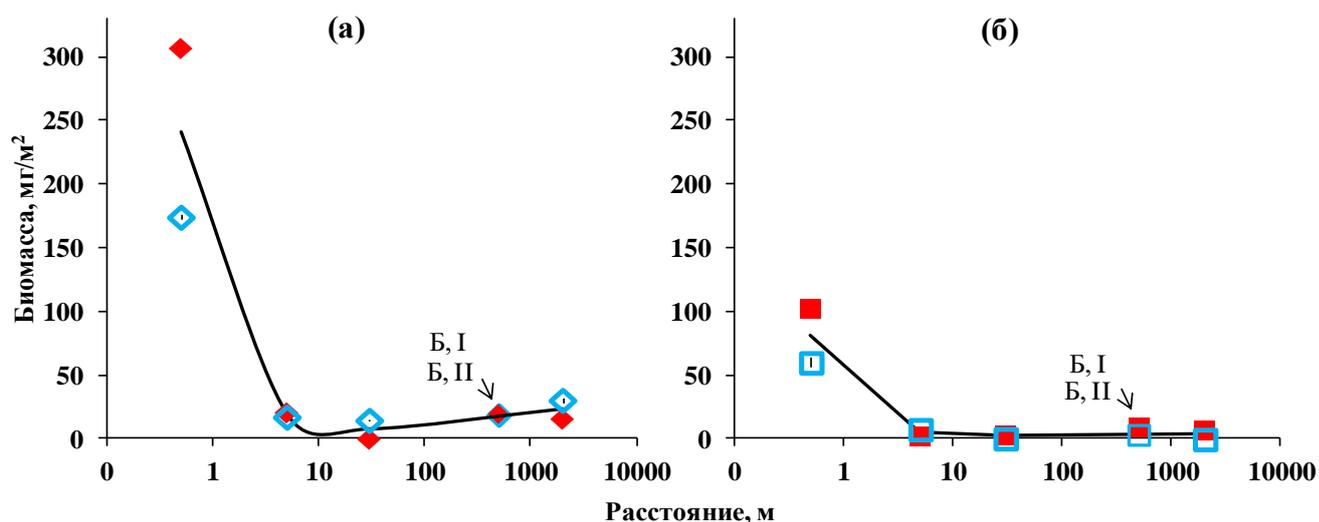


Рисунок 4.12. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD) жужелиц (а) и стафилинид (б) в градиенте удаления от старицы реки Пры. Размер выборки и обозначения на рисунке как на рис. 4.11.

Среди **личинок жесткокрылых** наибольшей биомассой обладали проволочники (рис. 4.13), среди которых в пределах наиболее влажных площадок по массе доминировали *Athous niger* и *Ampedus balteatus*, в пределах площадок в 5 и 30 м от уреза воды – *Selatosomus aeneus*, в сосновом лесу – *S. aeneus*, а также *S. nigricornis* и *Athous subfuscus*. Среди остальных личинок жесткокрылых у уреза воды наибольшая биомасса была отмечена у жужелиц (43,4±2,7 мг/м², 0,5 м от уреза, II трансекта), а в более сухих местообитаниях преобладали личинки долгоносиков (112,6±11,8 мг/м², 2000 м от уреза, II трансекта).

Биомасса **личинок двукрылых** в целом была значительно ниже, чем жесткокрылых. Максимум приходился на наиболее сухие местообитания – площадку в 30 м от старицы (43,0±6,9 мг/м² I трансекта) и приводораздельный сосновый лес (76,0±8 мг/м² II трансекта), а наибольший вклад в биомассу личинок двукрылых приносили личинки ктырей.

Среди **многоножек** наибольшая биомасса принадлежала котянкам. Величины статистически значимо отличались в градиенте удаления от старицы (MW: U=63, Z=-3,9, p=0,0001): максимум был отмечен в 5 м от уреза воды (53±5 мг/м² по трансекте I и 92±11 мг/м² по трансекте II) и в наиболее удаленной от воды точке – сосновом лесу (61±7 мг/м² и 86±10 мг/м² по I и II трансектам соответственно), минимум приходился на площадку у уреза воды (таблица 3 Приложение).

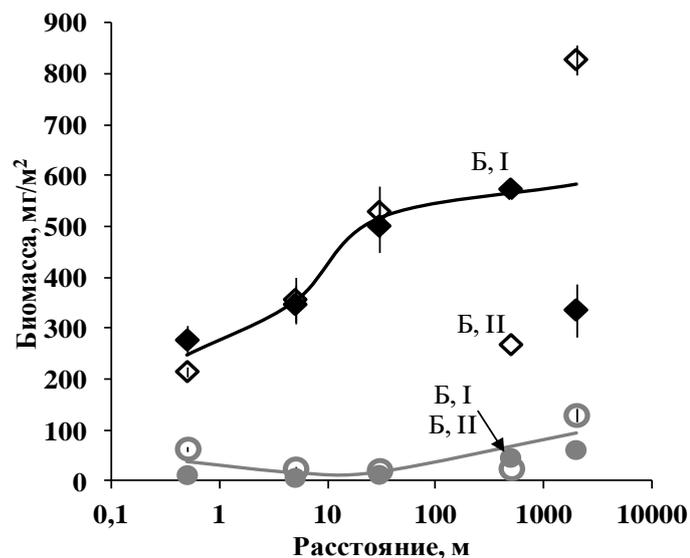


Рисунок 4.13. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD) личинок шелкунов (черные символы и линия) и остальных личинок жесткокрылых (серые символы и линия) в градиенте удаления от старицы реки Пры; для пробных площадок 0,5, 5, 30 м n=10, для площадок 2000 м, Б, I и Б II n=5. Полыми символами обозначены значения по трансекте I, целыми – трансекте II, линией – средняя для двух трансект. Отдельными точками показаны значения в заболоченном березняке (Б I и Б II – по трансектам I и II, соответственно).

Статистический анализ видового состава и биомассы почвенных беспозвоночных на разных площадках с применением многомерного шкалирования с последующим каноническим анализом (MDS и DFA) показал, что различия были наиболее выражены между площадками у уреза воды и в приводораздельном сосняке (Wilks' Lambda = 0,04, p<0,0001 рис. 4.14). Наиболее близкое сходство было отмечено между площадками в 5 м, 30 м и 2000 м. Сходство и различия между комплексами почвенных беспозвоночных разных площадок определялся главным образом относительной биомассой доминантных и субдоминантных видов (табл. 4 Приложение), причем данные по биомассе таксонов были в значительной степени связаны с их численностью. Так в пределах площадок с наиболее влажными почвами, как биомасса, так и численность была высока преимущественно у влаголюбивых видов (например, пауков *Pirata* sp. 1 или стафилинид *L. punctatum*), что подтверждается положительными коэффициентами корреляции с канонической осью 1 и отсутствие видов, тяготеющих к сосновым лесам (например, *Strophosoma capitatum*) и моховому покрову (например, личинки *Athous subfuscus* и *Dalopius marginatus*).

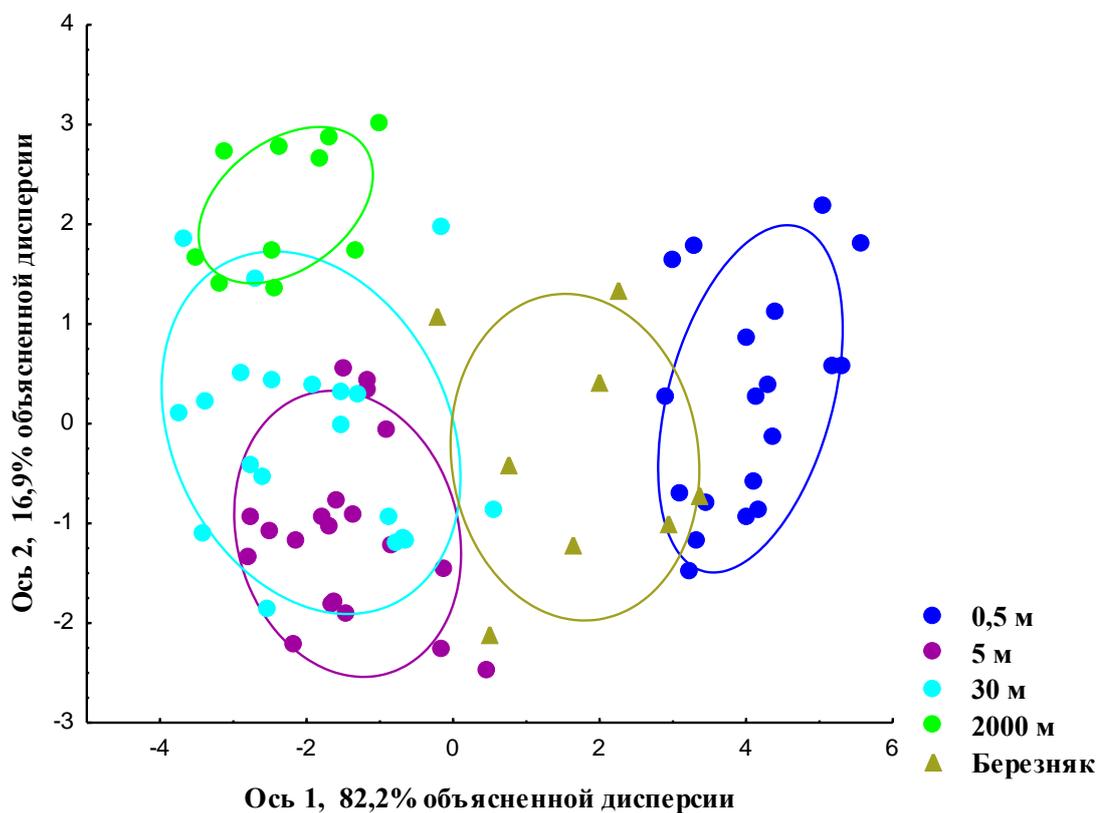


Рисунок 4.14. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) пяти пробных площадок Окского заповедника (данные биомассы и таксономического состава). Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центра группы.

4.1.1.3. Динамическая плотность герпетобионтов

Динамическая плотность (или уловистость) герпетобионтных беспозвоночных (рис.4.15 а) в градиенте удаления от старицы реки Пры варьировала в пределах от 210 до 276 экз./100 ловушко-суток (далее экз./100л-с) по трансекте I и от 117 до 367 экз./100 л-с по трансекте II, причем максимум был отмечен у уреза воды по обеим трансектам. Несмотря на то, что в пределах всех пробных площадок наиболее высокие значения принадлежали хищным беспозвоночным, структура сообществ герпетобионтов претерпевала изменения в градиенте удаления от старицы – с расстоянием постепенно повышалась уловистость сапрофагов и фитофагов, динамическая плотность которых в приводораздельном сосняке составляла по трансектам I и II 11-12% и 23-40% от суммарной, соответственно (рис. 4.15 б).

Наибольшей динамической плотностью среди хищных беспозвоночных (рис. 4.15 б) обладали пауки (до 206 экз./100 л-с, урез воды) и жужелицы (до 130 экз./100 л-с, урез воды), среди фитофагов – долгоносики (до 25 экз./100 л-с, сосняк) и имаго шелкоунов (до 44 экз./100 л-

с, сосняк), среди сапрофагов – навозники (до 14 экз./100 л-с, сосняк) и тараканы (до 6 экз. / 100 л-с).

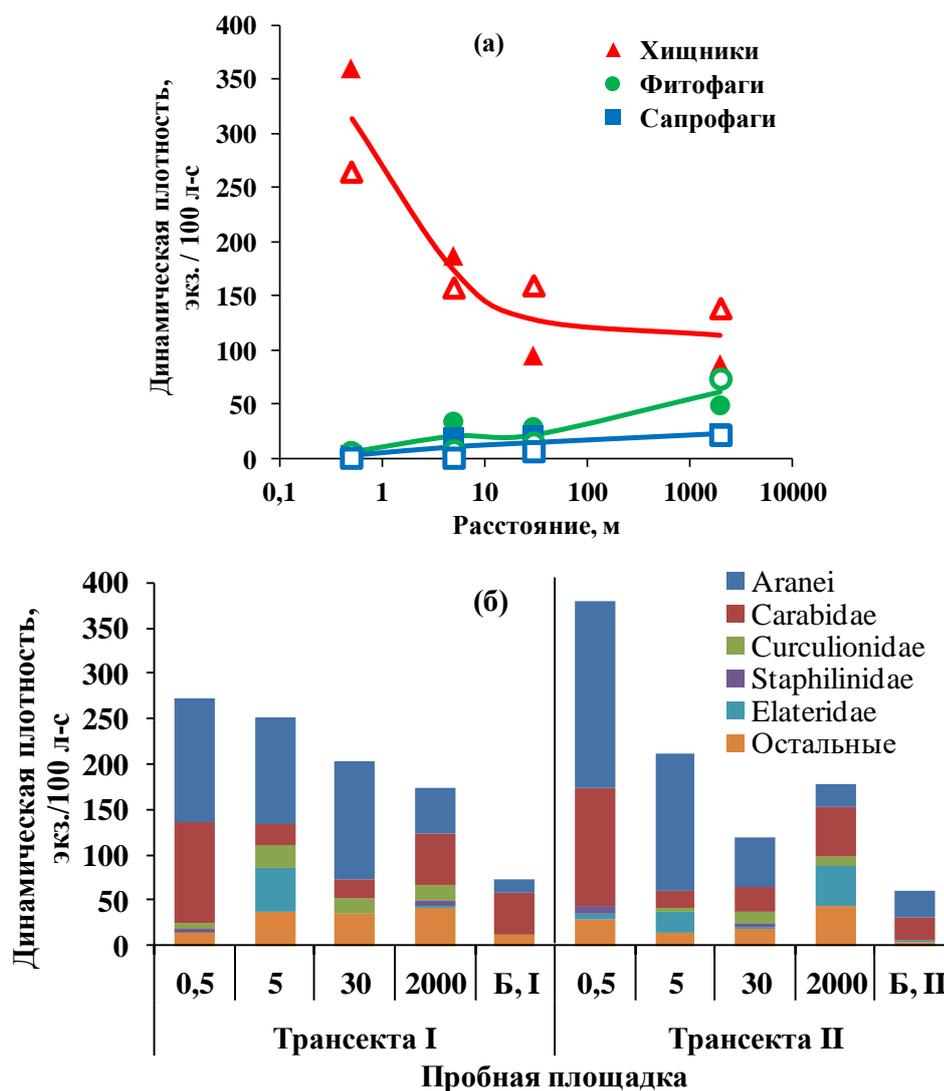


Рисунок 4.15. (а) – динамическая плотность (экз./100 л-с) основных трофических групп макрофауны в градиенте удаления от старицы реки Пры в 2012 г.; целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя для двух трансект (б) – динамическая плотность основных групп почвенной макрофауны в пределах пробных площадок в 2012 г. Б, I и Б, II – динамическая плотность макрофауны в березняке по трансектам I и II соответственно.

За период исследований было поймано ловушками Барбера 67 видов **пауков** (табл. 5 Приложение), которые относились к 13 семействам. Наибольшее количество видов (21 вид) принадлежало сем. Lycosidae, 14 видов относились к сем. Gnaphosidae, 9 – к Thomisidae. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в пределах площадки у уреза воды (32 вида).

В градиенте удаления от старицы наблюдалось уменьшение динамической плотности пауков (рис. 4.16а): у уреза воды уловистость составляла от 128 до 206 экз./100 л-с, в 2000 м от водоема – от 26 до 115 экз./100 л-с.

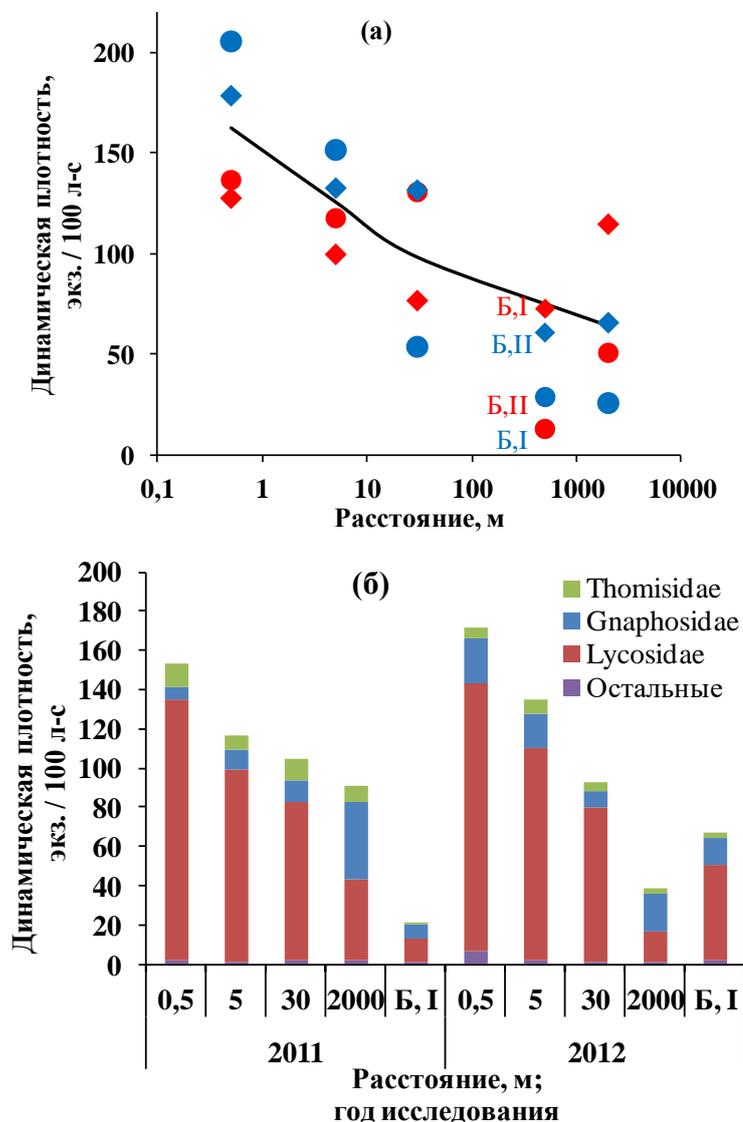


Рисунок 4.16. (а) – динамическая плотность (экз./100 л-с) пауков в градиенте удаления от воды. Красными символами показаны значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линией – средняя для двух трансектов; ромбами обозначены сборы 2011 г., кругами – 2012 г. Б, I и Б, II – динамическая плотность пауков в березняке по трансектам I и II соответственно. (б) – динамическая плотность основных семейств пауков на разном расстоянии от уреза воды в 2011 (левая часть) и 2012 гг (правая часть). Данные показаны в виде средней для двух трансектов (n=2).

Наиболее высокая динамическая плотность была характерна для пауков-волков за оба года (2011-2012 гг) исследований (см. рис. 4.16,б), максимум уловистости которых отмечен у уреза воды. Наиболее высокие значения среди семейства Lycosidae были отмечены у *Pardosa lugubris* (до 134 экз./100 л-с), также высокой динамической плотностью у уреза воды отличались *Pirata hygrophilus* (до 15 экз./100 л-с). Динамическая плотность пауков семейства

Gnaphosidae, наоборот, увеличивалась с удалением от водоема. Наибольшая уловистость в сосняке была отмечена у *Gnaphosa bicolor* (до 10 экз./100 л-с), у уреза воды преобладали *Zelotes subterraneus* (до 9 экз./100 л-с). Среди семейства Thomisidae наивысшая динамическая плотность принадлежала представителям рода *Xysticus* (*X. bifasciatus*, *X. luctator*, *X. luctuosus*) – до 12 экз./100 л-с, среди которых в более сухих местообитаниях преобладали *X. luctuosus*, а в более влажных – у *X. bifasciatus*, *X. luctator*.

Наибольшая динамическая плотность **жужелиц** была отмечена у уреза воды (рис. 4.17), наиболее низкая – в пределах площадок в 5 и 30 м от старицы. В приводораздельном сосняке значения вновь увеличивались и достигали 115 экз./100 л-с.

Всего в пределах исследуемой территории ловушками было поймано 25 видов жужелиц, максимум видового разнообразия приходился на площадки у уреза воды – 19 из 21 в 2011г. и 14 из 17 в 2012 г., при удалении от уреза воды количество видов уменьшалось и возрастало в приводораздельном сосновом лесу – 16 и 12 видов соответственно. У уреза воды максимальная уловистость была отмечена у влаголюбивых жужелиц: в 2011 – у *Carabus granulatus* и *Pterostichus nigrita*, в 2012 – у *Platynus assimilis*, *Pt. minor* и *Oodes helopioides* (табл. 5 Приложение). В приводораздельном сосняке в оба года исследований доминировали *Carabus arvensis*.

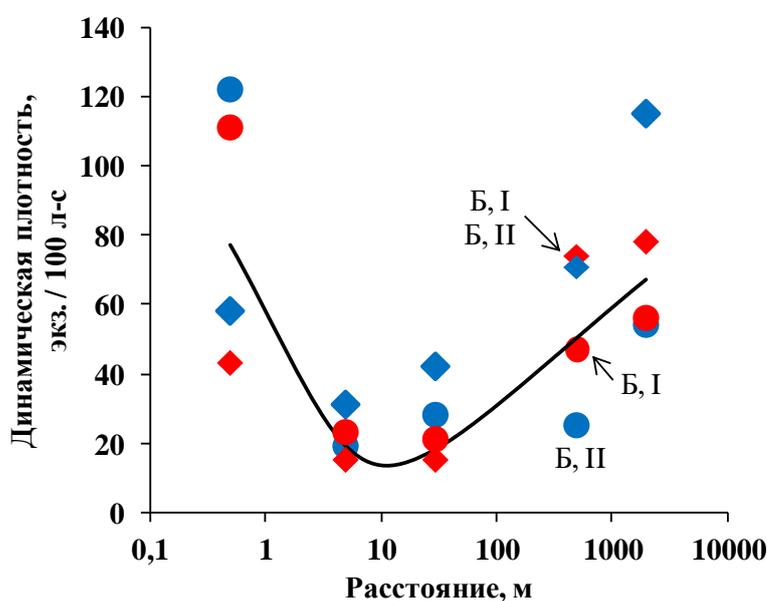


Рисунок 4.17. Динамическая плотность (экз./100 л-с) жужелиц в градиенте удаления от воды. Подписи к рисунку как на рис. 4.16 (а).

Статистический анализ с использованием MDS и DFA данных динамической плотности и видового состава герпетобионтов свидетельствует о значительной разнице между пробными площадками, расположенными на разном расстоянии от старицы реки Пры (Wilks' Lambda = 0,021, $p < 0,0001$, рис. 4.18, табл. 6 Приложение). Наибольшие отличия были выявлены между наиболее удаленными друг от друга площадками – у уреза воды и в приводораздельном

сосняке, наибольшее сходство – между площадками в дубовом лесу (0,5, 5 и 30 м от старицы). В пределах площадки у уреза воды наиболее высокой относительной динамической плотностью обладали влаголюбивые и околководные виды жужелиц и пауков (*Platynus assimilis* (10%), *C. granulatus* (5,4%), *Pirata hygrophilus* (3,9%) и др.), но также достаточно высокая уловистость была отмечена у видов, предпочитающих обыкновенно более дренированные местообитания (например, *Calathus micropterus* (2%) и *Trochosa terricola* (1,8%)). Стоит отметить, что в пределах всех трех площадок в пойменном лесу был один доминирующий вид – *Pardosa lugubris*, относительная динамическая плотность которого составляла от 36 до 73%, в сосновом лесу доминировали *C. arvensis* (45%) и *Gnaphosa bicolor* (13%).

В березняке наибольшая относительная динамическая плотность была характерна для видов, предпочитающих в пределах исследуемой катены наиболее влажные местообитания – *P. assimilis* (17%), *P. hygrophilus* (8,1%), *Pterostichus nigrita* (6,5%), что делало данное местообитание схожим с площадкой у уреза воды старицы.

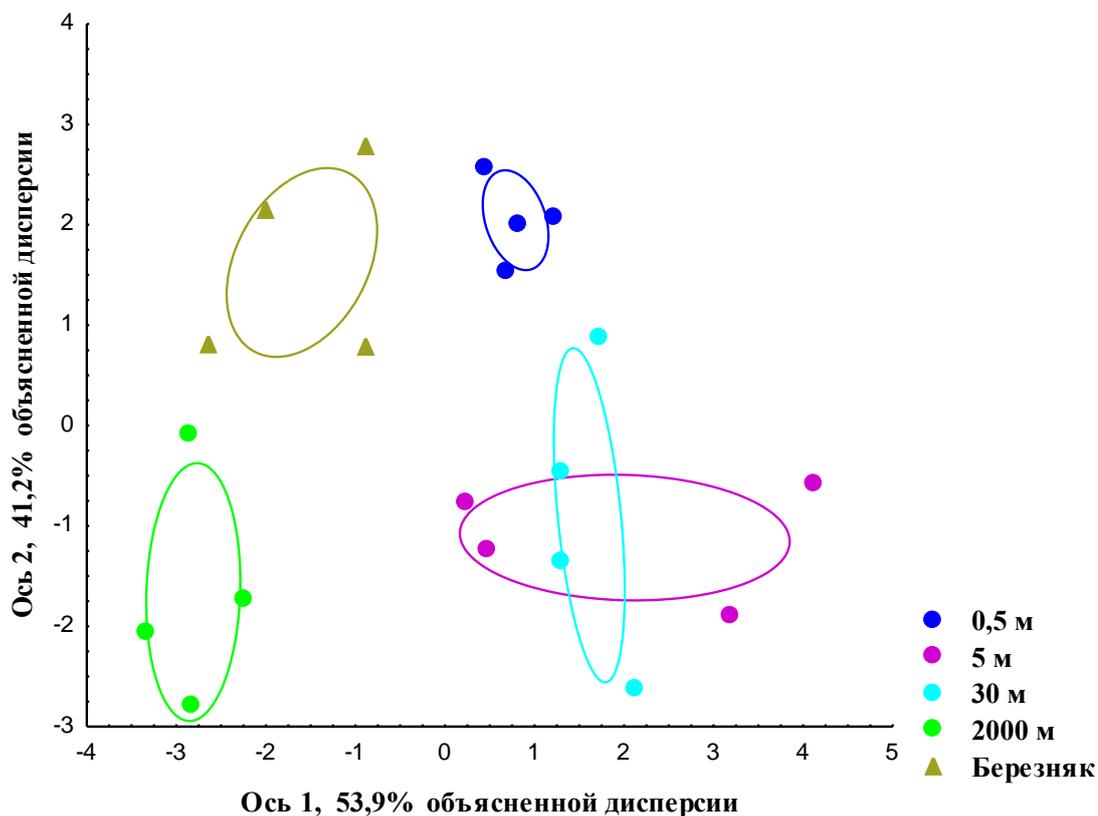


Рисунок 4.18. Ординация сообществ хищников-герпетобионтов (жужелиц и пауков) на пяти пробных площадках в осях канонического анализа по данным динамической плотности. Данные по двум годам и двум трансектам, каждая точка отражает результаты отлова одной линии ловушек (10 шт.) в течение 10 дней.

4.1.2. Изотопный состав компонентов детритной пищевой сети на разном расстоянии от старицы реки Пры.

4.1.2.1. Изотопный состав беспозвоночных в пределах пробных площадок

Изотопный состав углерода тканей водных беспозвоночных варьировал в пределах от -32,2 до -27,6‰, что статистически значимо отличалось от $\delta^{13}\text{C}$ тканей наземных беспозвоночных животных, отобранных непосредственно у уреза воды (MW: $U=360$, $Z=-7,9$, $p<0,0001$), в 5 м ($U=61,0$, $Z=-8,2$, $p<0,0001$), в 30 м от старицы ($U=44,0$, $Z=-8,4$, $p<0,0001$) и в приводораздельном биотопе ($U=10$, $Z=8,54$, $p<0,0001$). Статистически значимые различия изотопного состава были также зафиксированы между водными животными и наземными животными из заболоченного березняка ($U=97$, $Z=8,2$, $p<0,0001$).

0-0,5 м от уреза воды. Изотопный состав углерода (величина $\delta^{13}\text{C}$) тканей представителей наземной макрофауны в пределах данной пробной площадки (рис. 4.19) варьировал по средним значениям видов от -29,1 до -24,75‰. Среди таксономических групп наиболее низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у жужелиц (от -30,6‰ до -25,6‰, в среднем -27,7‰) и пауков (от -29,8‰ до -24,2‰, в среднем -26,5‰). Наиболее обеднены ^{13}C были влаголюбивые виды – *Oodes helopioides* ($\delta^{13}\text{C} = -29,1\pm 0,4\%$), *Badister unipustulatus* (-28,9±0,4‰), *Agonum fuliginosum* (-28,6±0,3‰) и *Pirata hygrophilus* (-27,9±0,2‰). Максимальные величины $\delta^{13}\text{C}$ хищников были отмечены у пауков *Robertus lividus* (-25,3±0,6‰), *Xysticus bifasciatus* (-25,3±0,2‰), *Gnaphosa bicolor* (-25,7±0,1‰) и хищников-стратобионтов – геофилид *Pachymerium ferrugineum* (-25,9±0,5‰). Среди макрофауны в целом максимум $\delta^{13}\text{C}$ был зафиксирован у кивсяков *Rossiulus kessleri* (-25,1±0,4‰).

По значениям $\delta^{15}\text{N}$ наземные животные статистически значимо разделялись на две функциональные группы – хищники и сапрофаги (MW: $U=310$, $Z=7,5$, $p<0,0001$). Средние величины $\delta^{15}\text{N}$ хищников варьировали от 3,7‰ до 9,7‰, изотопные подписи $\delta^{15}\text{N}$ микро- и макрофсапрофагов варьировали в пределах от -0,1±0,4‰ до 7,7±0,0‰.

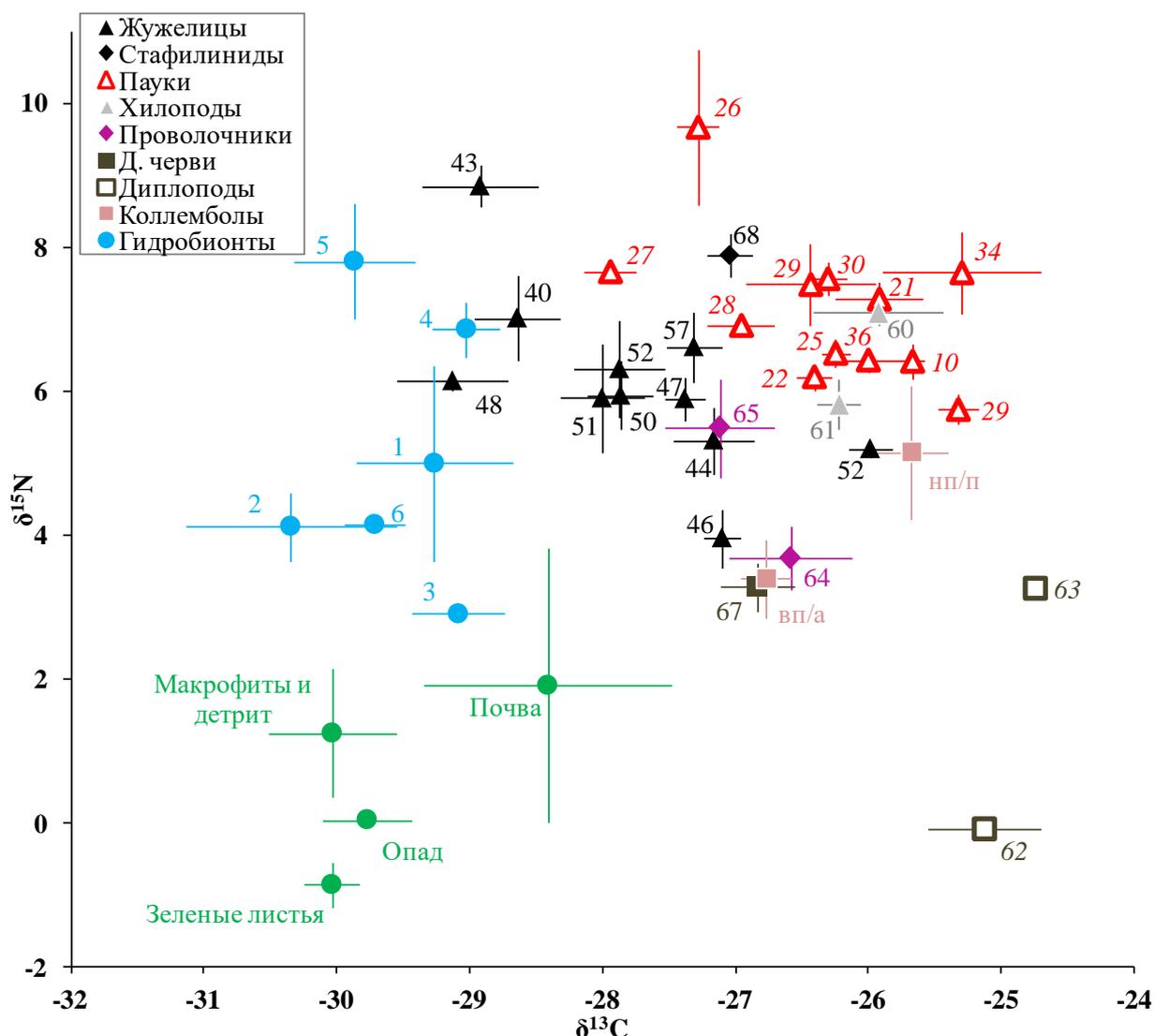


Рисунок 4.19. Положение растений, сапрофагов и хищных беспозвоночных, отобранных у уреза воды (0,5 м) старицы реки Пры в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (среднее \pm SE); Д. черви – дождевые черви. Синим цветом обозначены гидробионты – водные беспозвоночные и амфибиотические насекомые. Коллемболы разделены на две группы: верхнеподстилочные и атмобионтные (вп/а), и нижнеподстилочные и почвенные (нп/п). Цифровые обозначения видов и количество проанализированных проб каждого вида даны в табл. 7 Приложения.

В 5 м от уреза воды (рис. 4.20) разброс средних изотопных значений $\delta^{13}\text{C}$ тканей наземных беспозвоночных варьировал в пределах от -28,2 до -24,4‰. Минимальные величины $\delta^{13}\text{C}$ отмечены у гигрофильных пауков *Pirata hygrophilus* (-28,2 \pm 0,3) и жужелиц *Oxytelus obscurus* (-27,7 \pm 0,3‰), *Platynus assimilis* (-27,6 \pm 0,6‰) и *Carabus granulatus* (-27,5 \pm 0,2‰). Максимальные значения были отмечены в тканях видов, предпочитающих наиболее ксерофильные месообитания: пауков *Robertus lividus* (-24,2 \pm 0,3‰), личинок шелкоунов *Ampedus balteatus* (-24,4 \pm 0,4‰), обоим видам двупарноногих многоножек. Также высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ были зафиксированы в тканях почвенных коллембол (-25,0 \pm 0,2‰),

Изотопный состав азота позволял статистически значимо (ANOVA: $F=328,9$, $p=0,0$) выделить трофические уровни в пределах данной площадки. Изотопный состав азота тканей хищников варьировал от 1,7 до 8,9‰, сапрофагов – от -1,1‰ до 4,2‰.

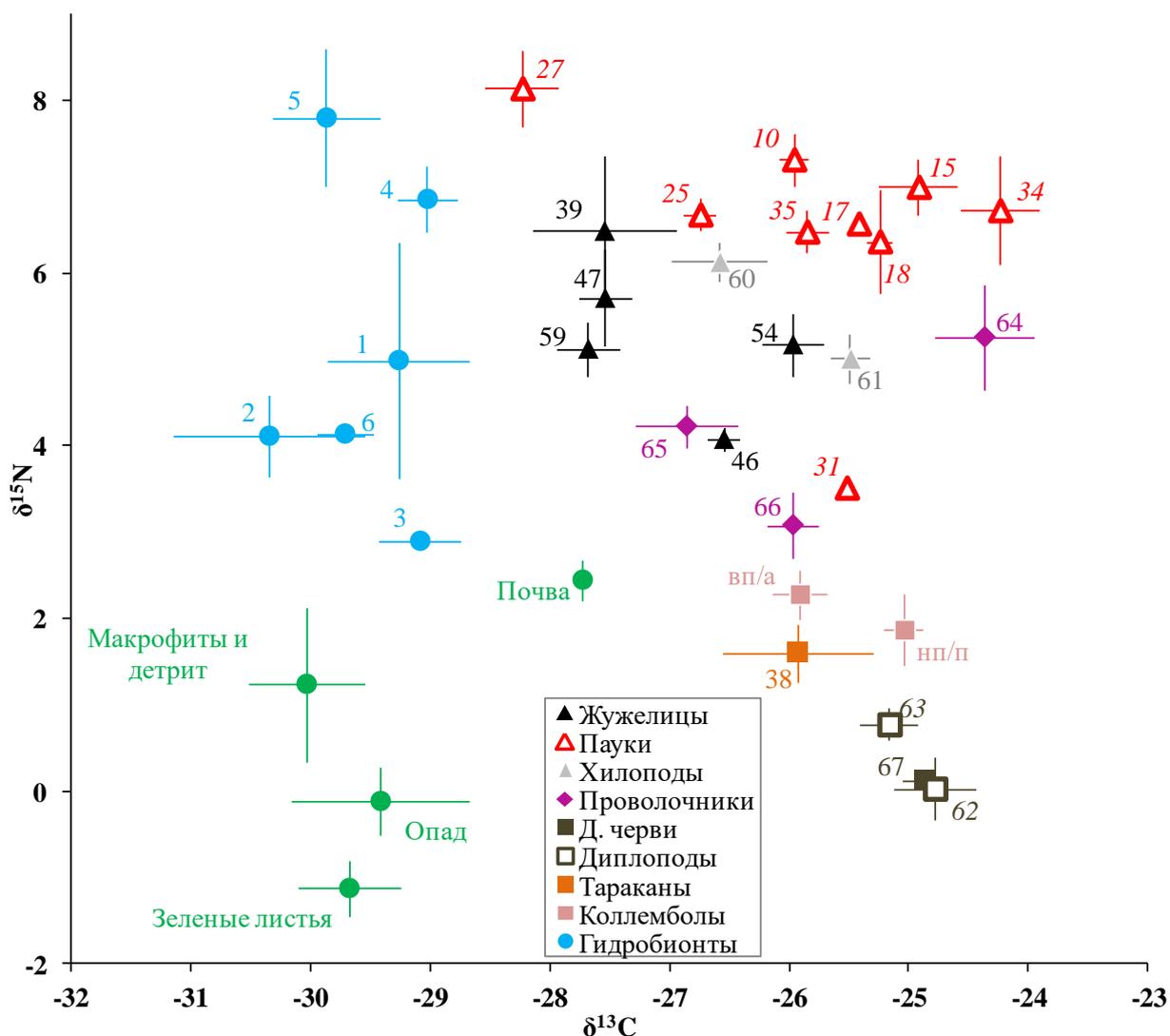


Рисунок 4.20. Положение растений, сапрофагов и хищных беспозвоночных, отобранных в 5 м от старицы реки Пры, в поле значений $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ (среднее \pm SE); Д. черви – дождевые черви, Синим цветом обозначены гидробионты – водные беспозвоночные и амфибиотические насекомые. Коллемболы разделены на две группы: верхнеподстилочные и атмобионтные (вп/а), и нижнеподстилочные и почвенные (нп/п). Цифровые обозначения видов и количество проанализированных проб каждого вида даны в табл. 7 Приложение.

30 м от уреза воды (рис. 4.21). Величины $\delta^{13}C$ наземных беспозвоночных варьировали в пределах от -30,4 до -22,4‰. Наиболее низкие значения $\delta^{13}C$ принадлежали жужелицам *Anchomenus dorsalis* ($-27,9 \pm 0,1\%$), *Calathus micropterus* ($-27,2 \pm 0,4\%$) и *Carabus granulatus* ($-27,1 \pm 0,5\%$), наиболее высокие – у пауков *R. lividus* ($-23,9 \pm 0,0\%$), кивсяков *R. kessleri* ($-24,3 \pm 0,1\%$) и почвенных коллембол ($-24,3 \pm 0,3$).

По значениям $\delta^{15}\text{N}$ хищные беспозвоночные статистически значимо отличались от сапрофагов (ANOVA: $F=371,8$, $p=0,00$). Величины $\delta^{15}\text{N}$ хищников варьировали в пределах от 1,6‰ до 8,7‰, сапрофагов – от -1,7 до 3,8‰.

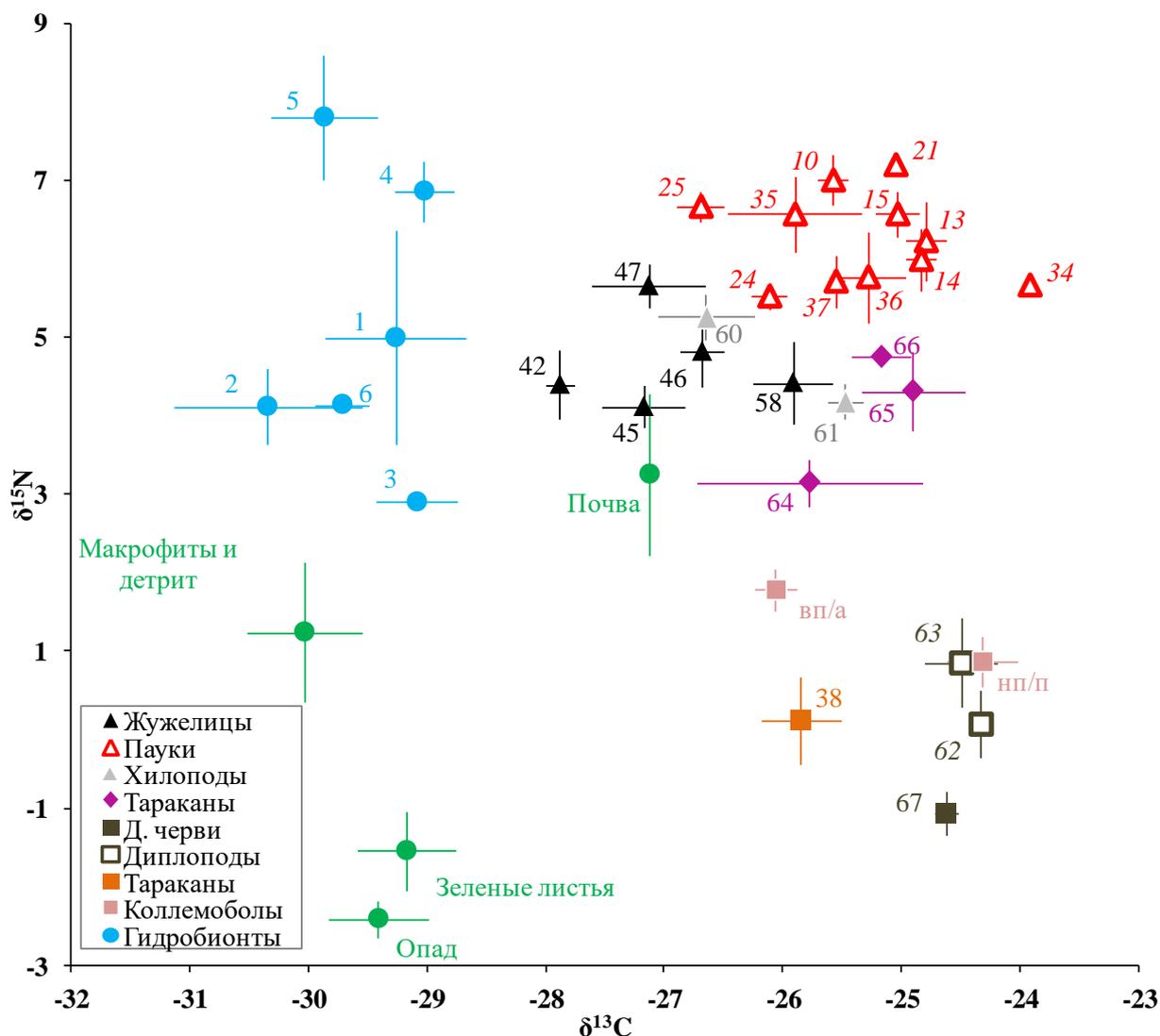


Рисунок 4.21. Положение растений, сапрофагов и хищных беспозвоночных, отобранных в 30 м от старицы реки Пры, в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (среднее \pm SE); Д.черви – дождевые черви. Синим цветом обозначены гидробионты – водные беспозвоночные и амфибиотические насекомые. Коллемболы разделены на две группы: верхнеподстилочные и атмобионтные (вп/а), и нижнеподстилочные и почвенные (нп/п). Цифровые обозначения видов и количество проанализированных проб каждого вида даны в табл. 7 Приложение.

2000 м от уреза воды. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ наземных беспозвоночных варьировали от -28,0 до -22,4‰ (рис. 4.22). Наименьшие значения были отмечены у жужулиц *O. helopioides* (-28,0 \pm 0,5‰), *C. granulatus* (-27,1 \pm 0,3‰), среди пауков – у *Tetragnatha pinicola* (-26,5 \pm 0,0‰). Наиболее обогащены ^{13}C среди хищников были *Panatomops mengei* (-22,4 \pm 0,0‰), *Tapinocyba pallens* (-23,4 \pm 0,0‰), среди сапрофагов – дождевые черви (-24,0 \pm 0,1‰) и почвенные коллемболы (-24,1 \pm 0,3‰).

Изотопный состав $\delta^{15}\text{N}$ хищных беспозвоночных варьировал от от -0,1 до 6,5‰. Сапрофагов – от -3,0‰ до -1,0‰.

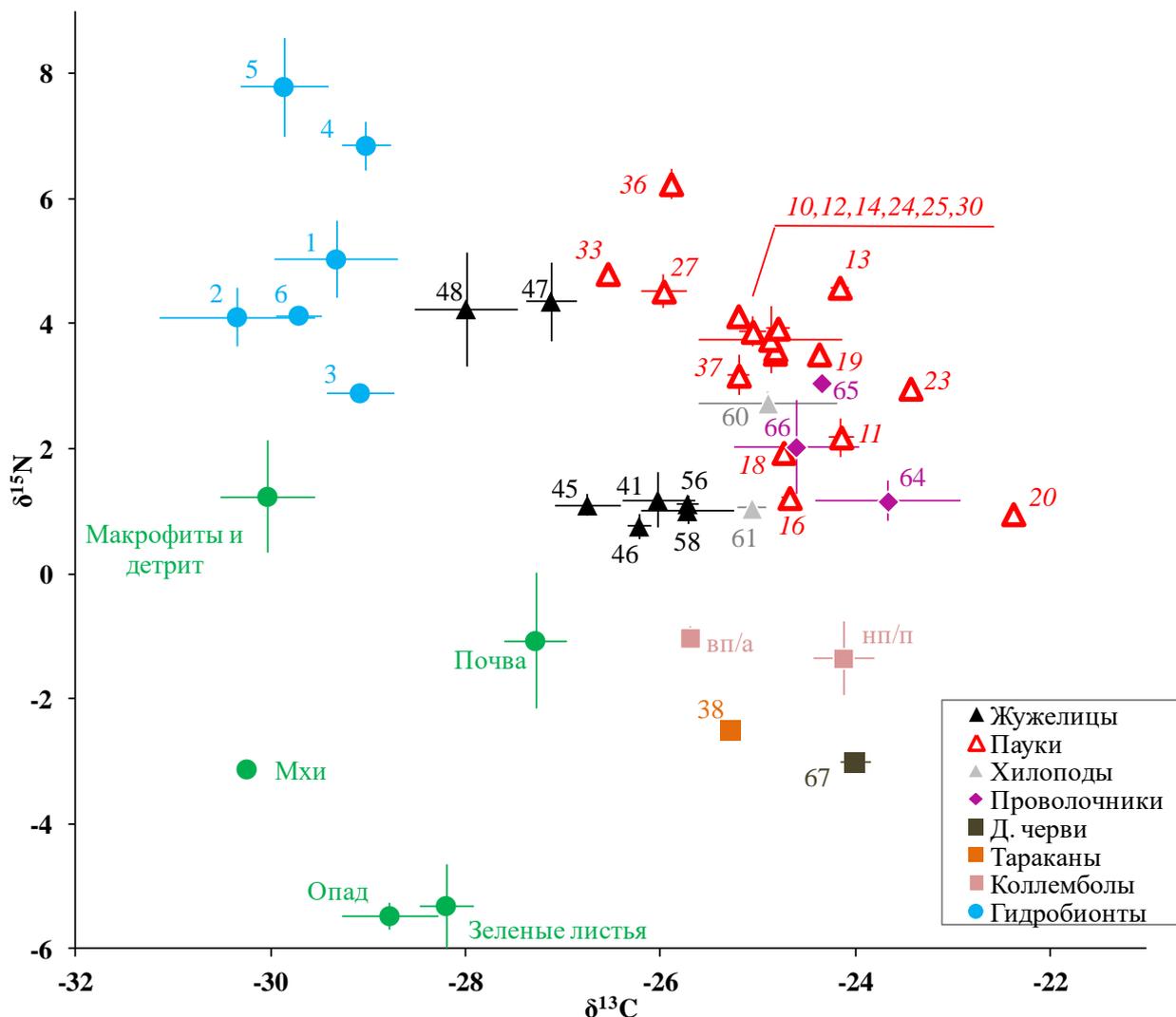


Рисунок 4.22. Положение растений, сапрофагов и хищных беспозвоночных, отобранных в 2000 м от старицы реки Пры, в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (среднее \pm SE); Д. черви – дождевые черви. Синим цветом обозначены гидробионты – водные беспозвоночные и амфибиотические насекомые. Коллемболы разделены на две группы: верхнеподстилочные и атмобионтные (вп/а), и нижнеподстилочные и почвенные (нп/п). Цифровые обозначения видов и количество проанализированных проб каждого вида даны в табл. 7 Приложение.

Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ тканей почвенных беспозвоночных в пределах **березняка** в заболоченной низине (рис. 4.23) варьировал по средним значениям от -28,3‰ до -24,7‰. Наименьшие средние значения были выявлены среди хищников у гигрофильных жужелиц *A. dorsalis* (-28,3 \pm 0,1‰), *O. helopioides* (-28,1 \pm 0,1‰) и *P. assimilis* (-28,0 \pm 0,8‰), а также верхнеподстилочных и атмобионтных коллембол (-28,0 \pm 0,0‰). Максимум принадлежал паукам *G. bicolor* (-24,7 \pm 0,1‰), диплоподам *Polyzonium germanicum* (-25,1 \pm 0,4‰).

Наиболее высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ были зафиксированы в тканях хищных беспозвоночных (от -2,2‰ до 9,8‰). Изотопный состав азота тканей макро- и микросапрофагов варьировал от -2,2 до 5,3‰.

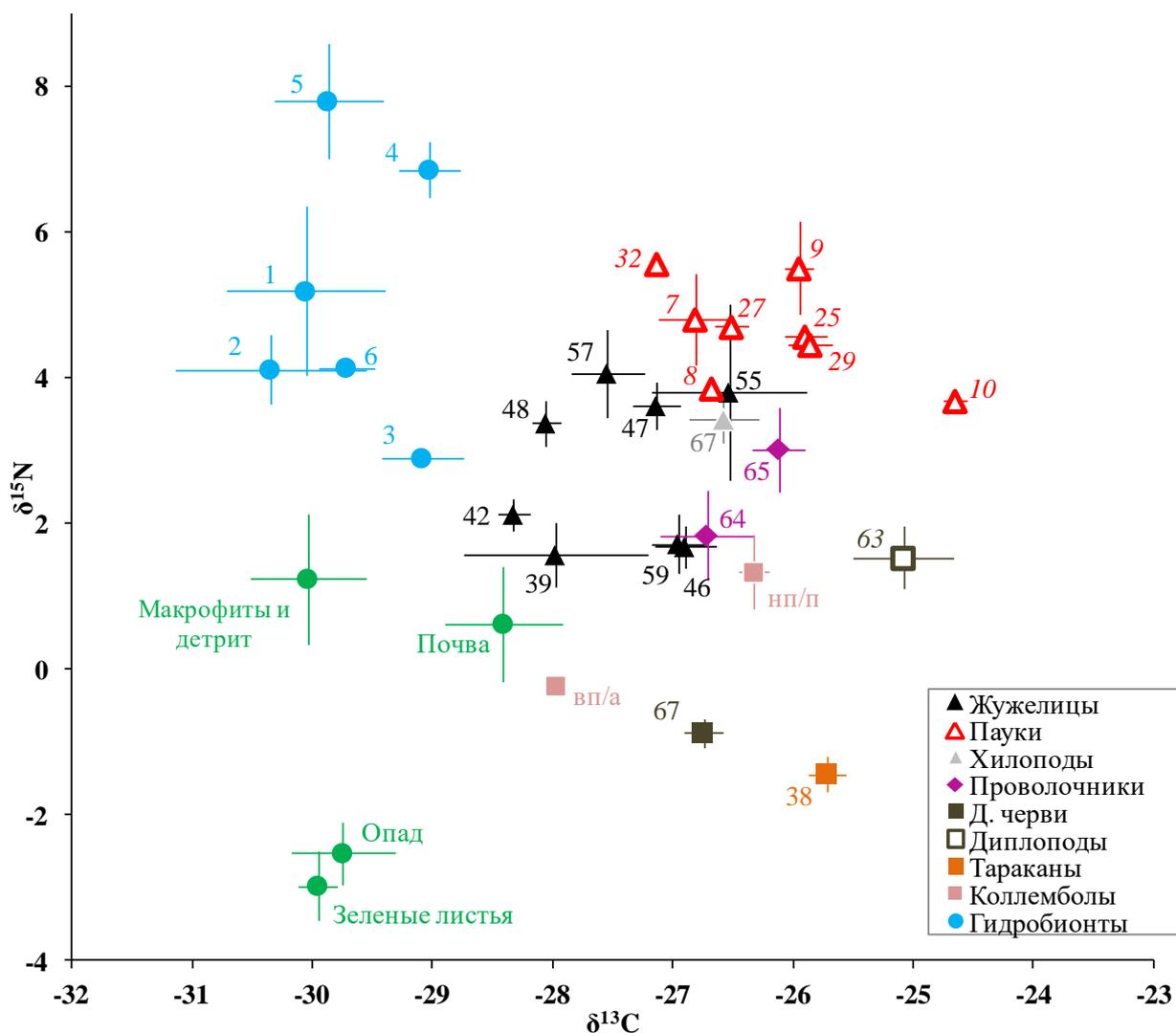


Рисунок 4.23. Положение растений, сапрофагов и хищных беспозвоночных, отобранных в заболоченном березняке, в поле значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (среднее \pm SE); Д.черви – дождевые черви. Синим цветом обозначены гидробионты – водные беспозвоночные и амфибиотические насекомые. Коллемболы разделены на две группы: верхнеподстилочные и атмобионтные (вп/а), и нижнеподстилочные и почвенные (нп/п). Цифровые обозначения видов и количество проанализированных проб каждого вида даны в табл. 7 Приложение.

4.1.2.2. Закономерности изменения изотопного состава почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от старицы реки Пры

Изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ образцов гумусового горизонта почвы статистически значимо не различался по профилю катены (ANOVA: $F=1,36$, $p=0,38$), однако по значениям $\delta^{15}\text{N}$ образцы, отобранные в пойменном дубовом лесу (площадки 0,5 м, 5 м и 30 м) значимо отличались от

почвы из сосняка ($F=17,2$, $p=0,006$, рис. 4.24). В целом наблюдалось увеличение содержания ^{15}N вниз по профилю ландшафтной катены от приводораздельной части к прирусловой.

Наземный опад, отобранный на разном расстоянии от воды, по значениям $\delta^{13}\text{C}$ статистически значимо не различался (ANOVA: $F=0,6$, $p=0,63$), однако значимых отличий величин $\delta^{15}\text{N}$ опада (рис. 4.24а) не было обнаружено только в первых двух точках от старицы (0,5 и 5 м). Изотопный состав азота тканей хищников, макро- и микросaproфагов также статистически значимо менялся в зависимости от положения пробной площадки в пределах катены (рис. 4.24б, также раздел 4.1.2.1).

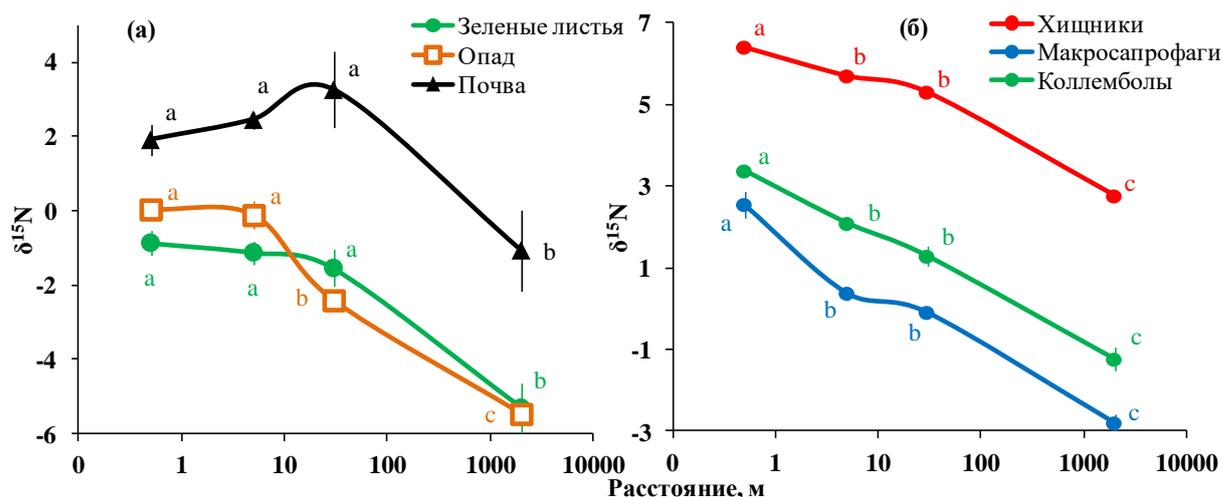


Рисунок 4.24. Изотопный состав $\delta^{15}\text{N}$ (среднее \pm SE) (а) растительного опада ($n=19$), тканей растений ($n=14$), гумусового горизонта почвы ($n=8$), тканей хищников ($n=664$), макроsapрофагов ($n=93$) и коллембол ($n=74$) в градиенте удаления от старицы реки Пры. Значения, обозначенные разными буквами, статистически значимо отличались друг от друга (тест Тьюки, $p<0,05$), сравнения проведены для каждого субстрата или группы животных (обозначено цветом букв).

Выявленные закономерности изменения величины $\delta^{15}\text{N}$ почвы и опада, а вслед за тем и остальных компонентов биогеоценоза, скорее всего, связаны с особенностями микробной трансформации соединений азота в условиях переувлажнения (см. ниже, обсуждение). Для корректного сравнения изотопного состава азота тканей животных, отобранных в пределах разных пробных площадок, было проведено нормирование величин $\delta^{15}\text{N}$ тканей животных на $\delta^{15}\text{N}$ наземного растительного опада из соответствующей пробной площадки (см. Главу 3). Скорректированные на опад величины $\delta^{15}\text{N}$ обозначены как «LC- $\delta^{15}\text{N}$ ».

Величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей почвенных беспозвоночных (но не почвы и растительного опада) увеличивались по мере удаления от водоема. Наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ зафиксированы у уреза воды в тканях всех функциональных групп животных, наиболее высокие – в пределах наиболее удаленной площадки. Среди хищных беспозвоночных наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у околородных и влаголюбивых видов (например, *Pirata hygrophilus*, *Pardosa*

prativaga, *Oodes helopioides*, *A. fuliginosum*, *Badister unipustulatus*), наибольшие – у видов, предпочитающих более дренированные местообитания (например, *Alopecosa aculeata*, *Gnaphosa bicolor*, *Pterostichus niger*, *P. oblongopunctatus*), а также приуроченных к моховому покрову (например, *Panamotops mengei*, *Robertus ividus*, *Tapinocyba pallens*), развитому в сосняке. Наименьшая разница $\delta^{13}\text{C}$ между пробными площадками была отмечена в тканях активных напочвенных хищников (например, пауков-волков), наибольшая – у менее подвижных почвенных хищников (например, личинок щелкунов *Athous niger*, *Ampedus balteatus*).

Значительную разницу в изотопном составе макрофауны между пробными площадками катены Окского заповедника подтверждает результат сравнения величин $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$ тканей беспозвоночных со значениями типичного изотопного состава углерода и азота беспозвоночных животных лесов умеренных широт (рис. 4.25). Изотопная подпись 88% особей макробеспозвоночных из приводораздельного сосняка (рис. 4.25 г) «попадала» в диапазон типичных величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ тканей беспозвоночных животных из биотопов, не получающих водную субсидию. В приводном биотопе в этот диапазон попало лишь 67% животных (рис. 4.25 а). Значительный «сдвиг» величин $\delta^{13}\text{C}$ педобионтов в сторону обеднения ^{13}C , по-видимому, отражает привнос аллохтонных ресурсов в экосистемы побережья.

В заболоченном березняке изотопный состав углерода тканей почвенных хищников, макросaproфагов и коллембол статистически значимо не отличался от величин $\delta^{13}\text{C}$ соответствующих групп беспозвоночных, отобранных у уреза воды ($p > 0.12$), но был достоверно ниже, чем у животных с остальных площадок ($p < 0.05$). Обеднение беспозвоночных ^{13}C говорит о значительном влиянии на изотопный состав углерода локальных микроводоемов, образующихся в результате затопления во время паводка, что подтверждается значительным «сдвигом» значений всего сообщества макрофауны. Совпадение величин $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$ почвенных макробеспозвоночных из данного биотопа и типичных значений макрофауны, составляло около 85% (рис. 4.25 д). Как и в случае с площадкой у уреза воды, наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у наиболее влаголюбивых видов беспозвоночных, трофически связанных с водной средой (например, *Dolomedes fimbriatus*, *O. helopioides*, *P. assimilis*).

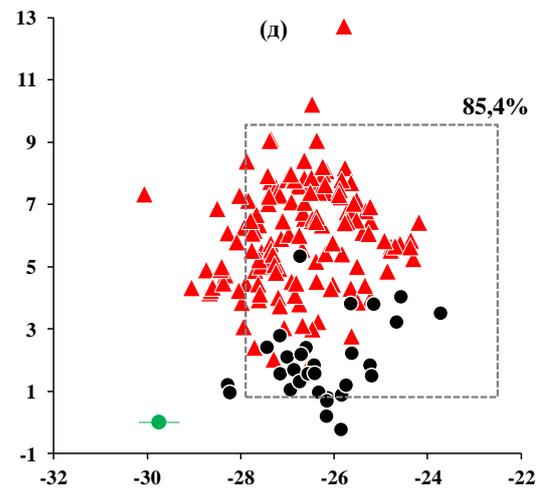
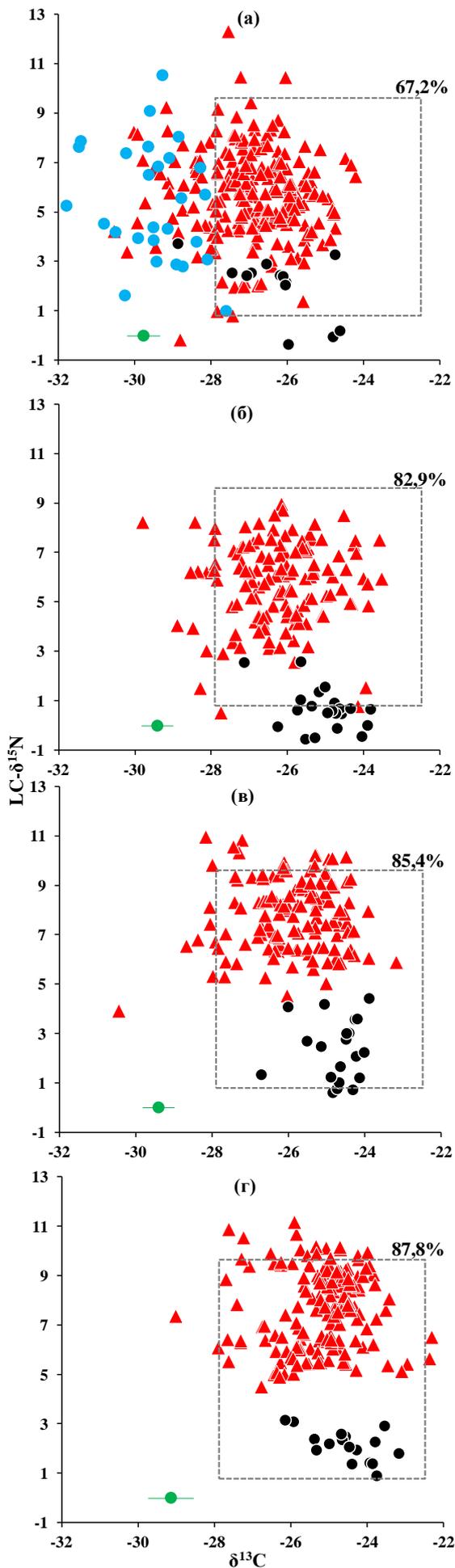


Рисунок 4.25. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от старицы реки Пры; а – площадка у уреза воды (0,5 м), б – 5 м, в – 30 м, г – 2000 м; д – березняк. Красными треугольниками обозначены хищные беспозвоночные, черными кругами – сапрофаги, зелеными кругами – опад ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}=0\text{‰}$), синими кругами – водные беспозвоночные. Пунктиром обозначена область, охватывающая 95% значений изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей макробеспозвоночных лесов умеренного пояса. Проценты отражают совпадение изотопного состава макрофауны биотопа с диапазоном типичных величин.

Среди **пауков** наиболее высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ (рис. 4.26) были отмечены в тканях *R. lividus* (Theridiidae). Изотопный состав углерода этого небольшого, обитающего в подстилке и моховом ярусе, вида в пределах площадок 0,5, 5 и 30 м от старицы статистически значимо не изменялся. Наиболее низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены в тканях влаголюбивых пауков *Pirata hygrophilus* (около -28‰) у уреза воды и в 5 м от старицы, а в пределах приводораздельной площадки величина $\delta^{13}\text{C}$ составляла $-26,0 \pm 0,2\text{‰}$.

Изотопный состав углерода тканей герпетобионтных мезофильных пауков-волков *Pardosa lugubris* достоверно не отличался у уреза воды, в 5 м и 30 м, однако, в приводораздельном сосновом лесу значения $\delta^{13}\text{C}$ были значимо выше, чем на остальных пробных площадках (рис. 4.25). Изотопный состав углерода пауков, отобранных в пределах березняка и площадки у уреза воды, статистически значимо не отличался (ANOVA: $F=2,9$, $p=0,1$).

Среди двух повсеместно встречаемых видов пауков-бокоходов (Thomisidae) ни у *Xysticus bifasciatus*, ни у *X. luctator* не было обнаружено достоверных изменений $\delta^{13}\text{C}$ в градиенте удаления от воды (ANOVA: $F=1,8$, $p=0,24$ и $F=1,8$, $p=0,24$ соответственно). Для *X. luctator* были характерны более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению со вторым видом.

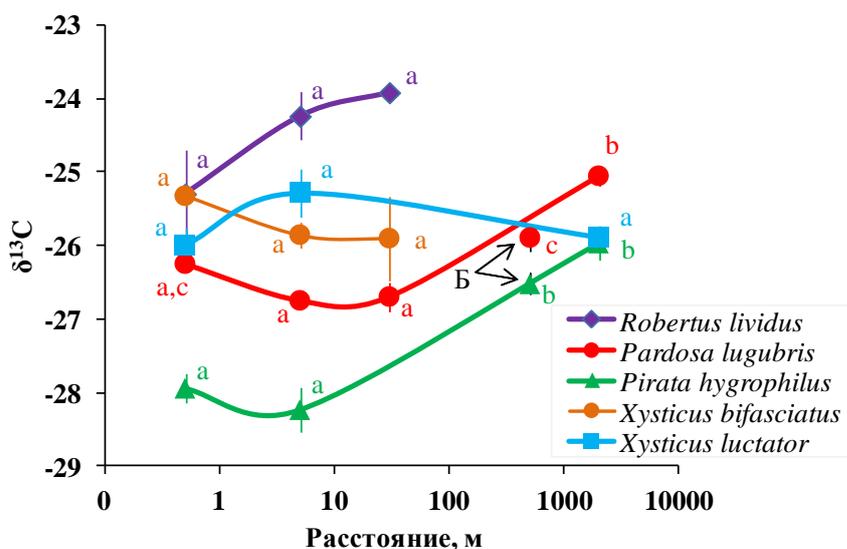


Рисунок 4.26. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) тканей пауков в градиенте удаления от старицы реки Пры. Б – величины $\delta^{13}\text{C}$ животных в березняке. Значения, обозначенные разными буквами, статистически значимо отличались друг от друга (тест Тьюки, $p < 0,05$), сравнения проведены для каждого вида (обозначено цветом букв).

Наиболее низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ тканей **личинок щелкунов** были отмечены в пределах площадки у уреза воды и в 5 м от старицы и, например, у *Athous niger* и *Ampedus balteatus* составляли $-27,1 \pm 0,4\text{‰}$ и $-26,6 \pm 0,5\text{‰}$ соответственно (рис. 4.27). При удалении от водоема наблюдалось увеличение содержания ^{13}C в тканях проволочников: разница значений $\delta^{13}\text{C}$

тканей экземпляров этих видов, отобранных на площадках в 0,5 м и 2000 м от старицы, составляла 2,8 и 2,9‰ соответственно. Схожая разница величин $\delta^{13}\text{C}$ между площадками была характерна и для тканей другого вида проволочников – *Dalopius marginatus*, и составляла 1,4‰.

По изотопному составу углерода ткани личинок шелкоунов, отобранные в пределах заболоченного березняка, значимо не отличались от тканей проволочников, обитающих у уреза воды (рис. 4.27).

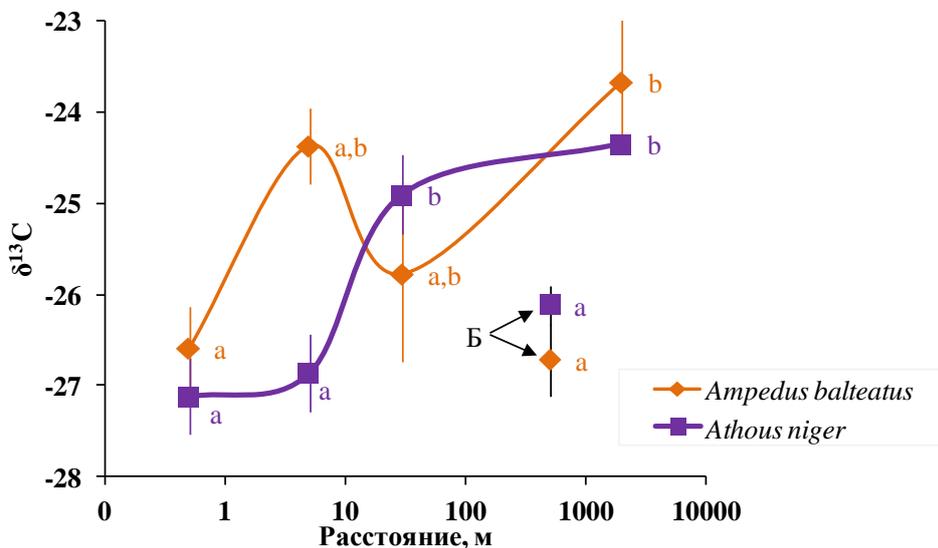


Рисунок 4.27. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) тканей личинок шелкоунов в градиенте удаления от старицы реки Пры, Б – величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей животных в березняке. Значения, обозначенные разными буквами, статистически значимо отличались друг от друга (тест Тьюки, $p < 0,05$), сравнения проведены для каждого вида (обозначено цветом букв).

Разница изотопного состава углерода тканей таких подвижных хищников как **жужелицы** была не так сильно выражена в градиенте удаления от старицы реки Пры (рис. 4.28), как у более статичных беспозвоночных (например, личинок шелкоунов, рис. 4.27). Так, изотопный состав углерода тканей *Oodes helopioides* в пределах площадки у уреза воды составлял $-29,1 \pm 0,4\text{‰}$ (рис. 4.28), что близко соответствовало значениям других влаголюбивых видов, например, *A. fuliginosum* ($-28,6 \pm 0,3\text{‰}$) и *Badister unipustulatus* ($-28,9 \pm 0,4\text{‰}$). При удалении от водоема значения $\delta^{13}\text{C}$ увеличивались и в приводораздельном сосновом лесу составляли $-28 \pm 0,5\text{‰}$.

У видов жужелиц, предпочитающих более дренированные местообитания в пределах исследованной территории, величины $\delta^{13}\text{C}$ также увеличивались по мере удаления от старицы – разница $\delta^{13}\text{C}$ тканей *Carabus arvensis*, отобранных в 0,5 м от воды и в 2000 м, составляла около 1‰ (рис. 4.28).

Тем не менее, у некоторых видов, несмотря на слабо выраженный тренд увеличения $\delta^{13}\text{C}$ с расстоянием от воды, значимых различий отмечено не было, например, у *Pt. niger* (ANOVA: $F=1,3$, $p=0,29$) и *C. granulatus* ($F=0,7$, $p=0,58$).

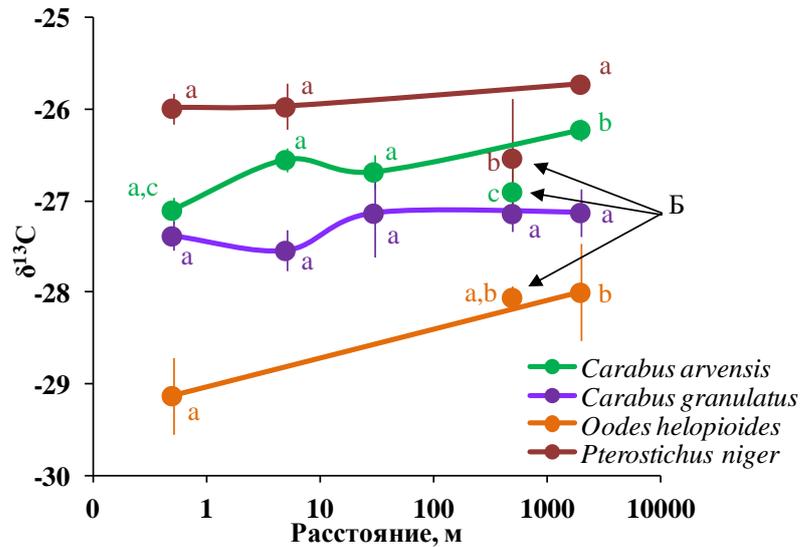


Рисунок 4.28. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) жуужелиц на разном расстоянии от уреза воды. Цифрами обозначено расстояние площадки от старицы реки Пры, Б – величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей животных в березняке. Значения, обозначенные разными буквами, статистически значимо отличались друг от друга (тест Тьюки, $p < 0,05$), сравнения проведены для каждого вида (обозначено цветом букв).

Изотопный состав углерода **губоногих многоножек** в градиенте удаления от старицы (рис. 4.29) статистически значимо отличался у косянок *Lithobius curtipes* (ANOVA: $F=10,5$, $p < 0,0001$), но не изменялся у геофилид *Pachymerium ferrugineum* ($F=1,8$, $p=0,18$).

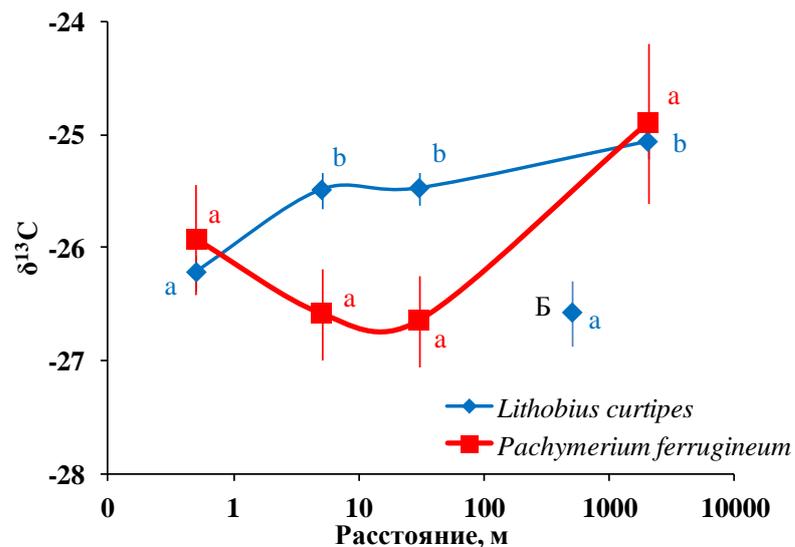


Рисунок 4.29. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) тканей губоногих многоножек в градиенте удаления от старицы реки Пры. Б – величина $\delta^{13}\text{C}$ животных в березняке.

Наиболее низкие величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей **дождевых червей** *D. octaedra* (рис. 4.30) были отмечены у уреза воды и составляли $-26\pm 0,3\text{‰}$, при удалении от водоема значения увеличивались и в приводораздельном сосняке достигали $-24,0\pm 0,1\text{‰}$. Значения $\delta^{13}\text{C}$ червей, отобранных в заболоченном березняке, статистически значимо не отличались от тканей животных, обитающих в пределах площадки 0,5 м.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ других представителей макросапрофагов – тараканов *E. sylvestris* (рис.4.30) в градиенте удаления от воды статистически значимо не изменялись (ANOVA: $F=1,2$, $p=0,35$).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ тканей двупарноногих многоножек на протяжении всей трансекты от старицы существенно не изменялись и варьировали у *P. germanicum* от $-24,7\pm 0,0\text{‰}$ до $-25,2\pm 0,2\text{‰}$, у *R. kessleri* – от $-24,3\pm 0,1\text{‰}$ до $-25,1\pm 0,4\text{‰}$.

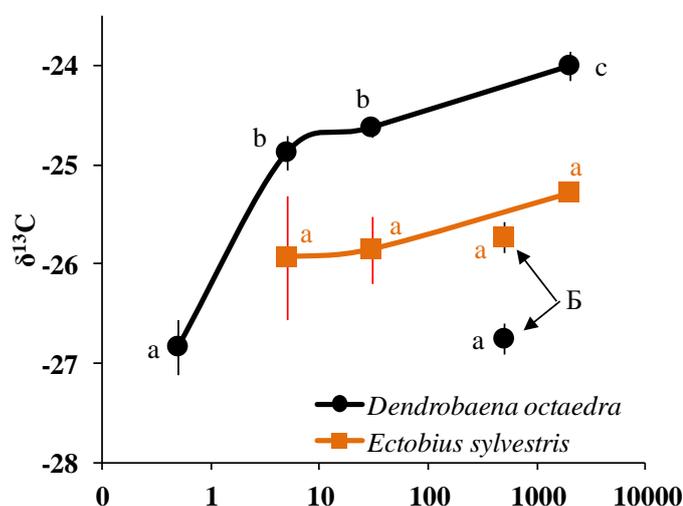


Рисунок 4.30. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) тканей червей *Dendrobaena octaedra* и тараканов *Ectobius sylvestris* в градиенте удаления от старицы реки Пры. Б – величины $\delta^{13}\text{C}$ тканей животных в березняке.

Минимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ тканей **коллембол** (рис. 4.31) были отмечены в пределах площадки у уреза воды и в среднем составляли $-26,4\pm 0,2\text{‰}$, максимум приходился на наиболее удаленную от воды площадку ($-24,6\pm 0,3\text{‰}$). В пределах площадки в 30 м от уреза были отмечены промежуточные значения. Изотопный состав углерода с расстоянием статистически значимо изменялся как у атмобионтных и верхнеподстилочных коллембол (ANOVA: $F=6,2$, $p=0,0006$), так и у нижнеподстилочных и почвенных животных ($F=16,8$, $p<0,0001$). Между собой эти группы также статистически значимо различались по значениям $\delta^{13}\text{C}$ ($F=64,7$, $p<0,0001$).

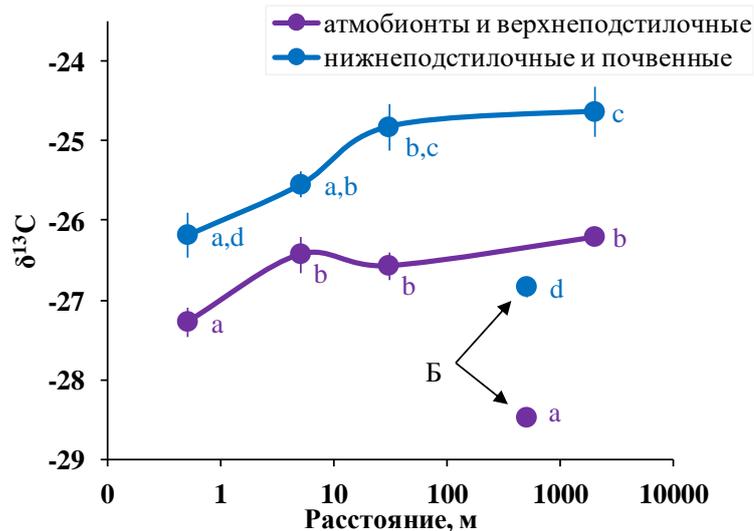


Рисунок 4.31. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$) тканей коллембол в градиенте удаления от старицы реки Пры. Б – величина $\delta^{13}\text{C}$ тканей животных в березняке.

4.1.3. Содержание углерода водного происхождения в тканях наземных беспозвоночных

На основании измеренных величин изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) почвенных беспозвоночных с помощью модели смешивания (см. раздел 2.2.5) была вычислена доля углерода водного происхождения в тканях всех исследованных представителей макрофауны.

Общее содержание углерода водного происхождения в тканях хищников, макро- и микросапрофагов уменьшалось в градиенте удаления от старицы реки Пры (рис.4.32 а). У уреза воды максимум водного углерода был зафиксирован в тканях макросапрофагов и составлял в среднем $41 \pm 7\%$, минимум – у хищников ($37 \pm 2\%$), в тканях коллембол содержалось в среднем $38 \pm 3\%$, статистически значимой разницы по содержанию водного углерода между этими группами отмечено не было (ANOVA: $F=0,19$, $p=0,82$).

В пределах пробной площадки, расположенной в 5 м от старицы, наибольшее содержание водного углерода было отмечено в тканях хищных беспозвоночных ($25 \pm 2\%$) и статистически значимо (ANOVA: $F=5,6$, $p=0,004$) различалось у хищников, макро- ($10 \pm 2\%$), микросапрофагов ($18 \pm 3\%$).

В 30 м от уреза, как и в пределах предыдущей площадки, больше водного углерода содержали ткани хищников ($19 \pm 2\%$), чем макросапрофагов ($5 \pm 1\%$) и коллембол ($15 \pm 3\%$). Различия между трофическими группами были статистически значимы (ANOVA: $F=5,1$, $p=0,007$).

Таким образом, водный углерод отмечен в тканях всех функциональных групп почвенных беспозвоночных. Наибольшее содержание углерода водного происхождения было отмечено в тканях гигрофильных видов (рис. 4.32 б), наименьшее – ксерофильных и почвообитающих.

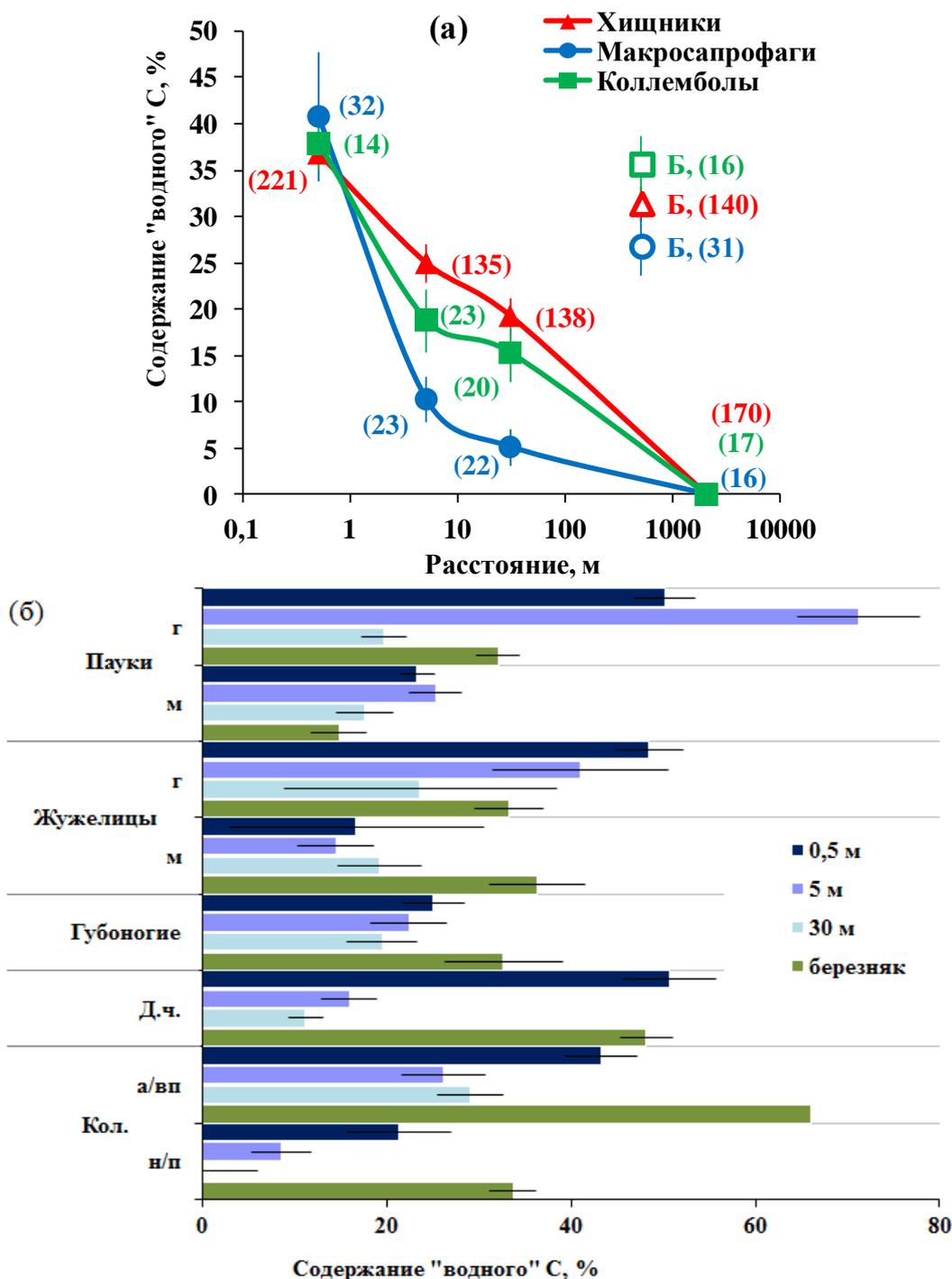


Рисунок 4.32. Содержание в тканях хищников, макросaproфагов и коллембол водного углерода ($\% \pm SE$) в градиенте удаления от старицы реки Пры (а) и в пределах заболоченного березняка. Полыми символами с литерой Б обозначены значения животных из березняка. В скобках указано количество проанализированных проб. (б) – расчетное содержание водного углерода в тканях основных групп почвенных беспозвоночных. д.ч. – дождевые черви, кол. – коллемболы; г – виды, предпочитающие влажные местообитания в пределах исследуемой территории, м – умеренно увлажненные и дренированные; а/вп – атмобионты и верхнеподстилочные, нп/п – нижнеподстилочные и почвенные коллемболы. Здесь и далее: при расчетах доли водного углерода принято, что она равна 0 на расстоянии 2000 м от водоема.

В пределах заболоченного березняка у хищных беспозвоночных в тканях обнаружено в среднем $31\pm 2\%$ водного углерода, в тканях макросапрофагов – $27\pm 3\%$, а в тканях коллембол – $36\pm 3\%$. Стоит отметить, что данные величины сопоставимы с таковыми у кромки воды старицы.

Доля водного углерода в тканях **пауков** у уреза воды варьировала от 10 до 65% (рис.4.33), максимум был отмечен у влаголюбивых видов – *Pirata hygrophilus* ($65\pm 4\%$), *Pardosa prativaga* ($51\pm 3\%$), неполовозрелых *Pirata* sp. 1 ($44\pm 5\%$). Минимальное содержание было отмечено у видов, предпочитающих наиболее дренированные местообитания, – *Xysticus bifasciatus* ($10\pm 3\%$) и *Gnaphosa bicolor* ($17\pm 2\%$), а также подстилочных *Robertus lividus* ($15\pm 9\%$). При удалении от водоема доля водных ресурсов в рационе пауков снижалась у большинства видов, за исключением активно передвигающихся – содержание водного углерода в тканях этой группы между площадками значительно не менялось (например, у пауков-волков *P. lugubris* у уреза воды доля водного углерода составляла $29\pm 2\%$, а в 5 и 30 м – около 39%).

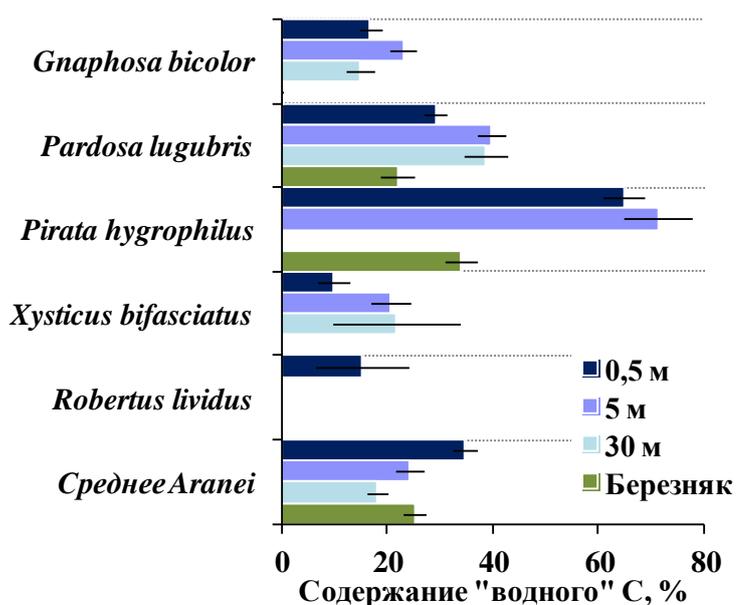


Рисунок 4.33. Расчетное содержание водного углерода в тканях пауков на разном расстоянии от старицы реки Пры и в пределах заболоченного березняка. За весь период исследований был встречен только 1 экз. *P. hygrophilus* в 30 м от старицы, что не позволило дать репрезентативную оценку.

Среди пауков-гнафозид (сем. Gnaphosidae) наиболее высокое содержание водного углерода в пределах трансекты от старицы было обнаружено у *G. bicolor* (от 15 до 23%), в тканях остальных представителей этого семейства водного углерода фактически не было выявлено (не более 6% у *Haplodrassus umbratilis*). Среди пауков-линифиид (Linyphiidae) заметное количество ресурсов водного происхождения было отмечено у представителей рода *Porrhomma* – *P. rugmaeum* и *Porrhomma* sp. 1 (у уреза воды содержание составляло $22\pm 7\%$ и

33±3% соответственно), при удалении от воды значения падали и в 30 м от уреза не превышали 4±0% (*P. pygmaeum*). В тканях всех исследованных представителей пауков-бокоходов (Thomisidae) обнаружен углерод водного происхождения, наибольшее содержание было отмечено у уреза воды у *X. luctator* (24±5%), а в пределах более удаленных площадок – у *X. bifasciatus* (22±12%).

Наибольшая доля водного углерода среди пауков была отмечена в тканях представителей семейства пауки-волки (Lycosidae). Максимум водного углерода был зафиксирован в тканях влаголюбивых *Pirata hygrophilus* (от 65±5% до 71±7%), минимум – у видов, предпочитающих мезофильные местообитания: *Pardosa lugubris* (не более 40±3%) и *Trochosa terricola* (не более 30±3%).

В пределах заболоченного березняка (рис. 3.33) доля водного углерода в тканях пауков в среднем составляла 25±2%, наиболее высокие значения были отмечены у пауков-охотников *Dolomedes fimbriatus* (47±1%) и кругопрядов *Singa nitidula* (40±6%).

Среди всех почвенных беспозвоночных наибольшее количество водного углерода было обнаружено в тканях **жужелиц**. У уреза воды (рис. 4.34) по содержанию водного углерода доминировали гигрофильные виды: *Oodes helopioides* (79±10%), *Badister unipustulatus* (75±12%), а также *A. fuliginosum* (70±9%). Далее при удалении от старицы количество «водного» углерода в тканях жужелиц снижалось. Стоит отметить, что многие виды, тяготеющие к влажным местообитаниям (например, *A. fuliginosum*, *B. unipustulatus*, *Pterostichus anthracinus*, *P. minor*) в пределах остальных площадок отсутствовали, либо обладали низкой численностью. У повсеместно встречающихся по трансекте видов *Carabus arvensis* и *C. granulatus* содержание водного углерода в тканях различалось: у предпочитающего более сухие местообитания *C. arvensis* в пределах пойменного дубняка пища водного происхождения составляла от 5±4% до 23±4%, у более влаголюбивых *C. granulatus* – от 24±15% до 36±7%. В целом, трофическая связь с водной средой была наиболее выражена у влаголюбивых видов, по сравнению с мезофильными и ксерофильными.

На площадке, расположенной в заболоченном березняке (рис. 4.34), наиболее трофически связанными с водными экосистемами были гигрофильные жужелицы *A. dorsale* и *O. helopioides*, в их тканях содержалось в среднем 59±4% и 51±4% водного углерода, соответственно. В тканях жужелиц, предпочитающих более дренированные местообитания, также была обнаружена «водная метка» (*C. arvensis* – 16±8%, *Pterostichus strenuus* – 18±7%). В целом содержание водного углерода в тканях жужелиц в березняке было ниже, чем у кромки старицы, но выше, чем у жужелиц, отобранных в 30 м от водоема.

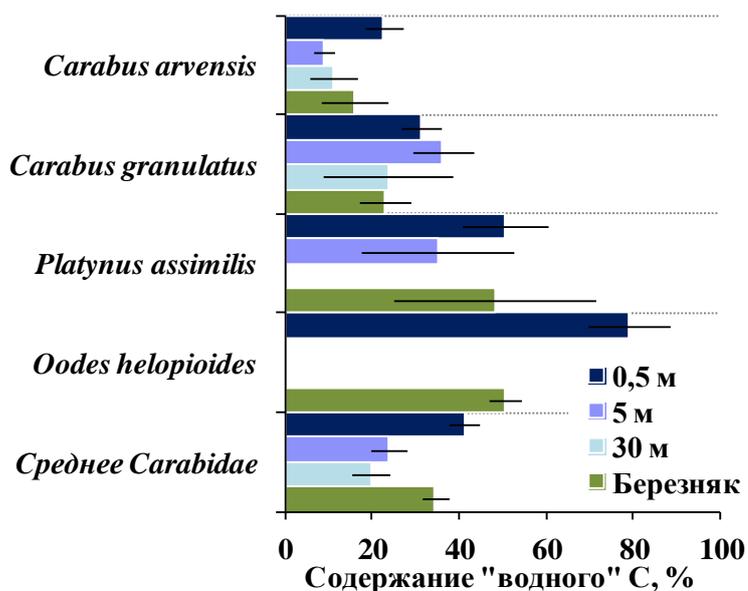


Рисунок 4.34. Расчетное содержание водного углерода в тканях жуужелиц на разном расстоянии от старицы реки Пры и в пределах заболоченного березняка. Выборки *O. helopioides* в 5 и 30 м и *P. assimilis* в 30 м были слишком малы (≤ 2 экз.) для репрезентативной обработки данных.

В тканях почвообитающих хищников также была зафиксирована водная метка (рис. 4.35). Максимальное содержание в тканях личинок щелкунов водного углерода было выявлено у уреза воды и составляло у *Athous niger* и *Ampedus balteatus* $55 \pm 8\%$ и $45 \pm 8\%$ соответственно. Максимальное содержание в тканях губоногих многоножек *Pachymerium ferrugineum* и *Lithobius curtipes* пресноводного углерода составляло $39 \pm 7\%$ (5 м от уреза воды) $26 \pm 4\%$ (0,5 м) соответственно.

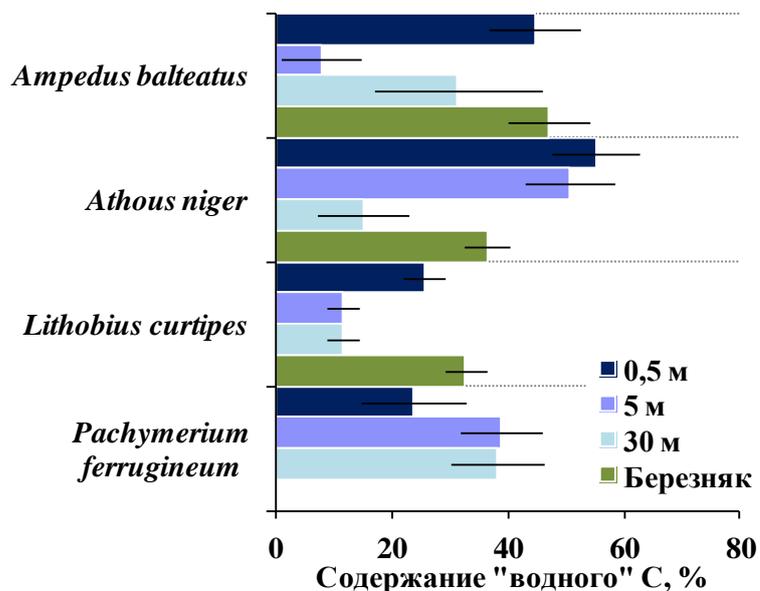


Рисунок 4.35. Расчетное содержание водного углерода в тканях проволочников (*Ampedus balteatus*, *Athous niger*), косянок (*Lithobius curtipes*) и геофилид (*Pachimerium ferrugineum*) на разном расстоянии от старицы реки Пры и в пределах заболоченного березняка. *P. ferrugineum* не был отмечен в березняке.

В пределах березняка (рис. 4.35) как в тканях личинок шелкоунов, так и в тканях губоногих многоножек было обнаружено содержание пресноводного углерода, в целом сопоставимое с таковым у кромки воды старицы.

В тканях **сапрофагов** также был обнаружен углерод водного происхождения (рис. 4.36): у уреза воды доля пищи водного происхождения в рационе дождевых червей достигала 51%, двупарноногих многоножек – 12% (*Rossiulus kessleri*). В 30 м от старицы содержание водного углерода даже в тканях активно перемещающихся сапрофагов не превышало 14% (*Ectobius sylvestris*).

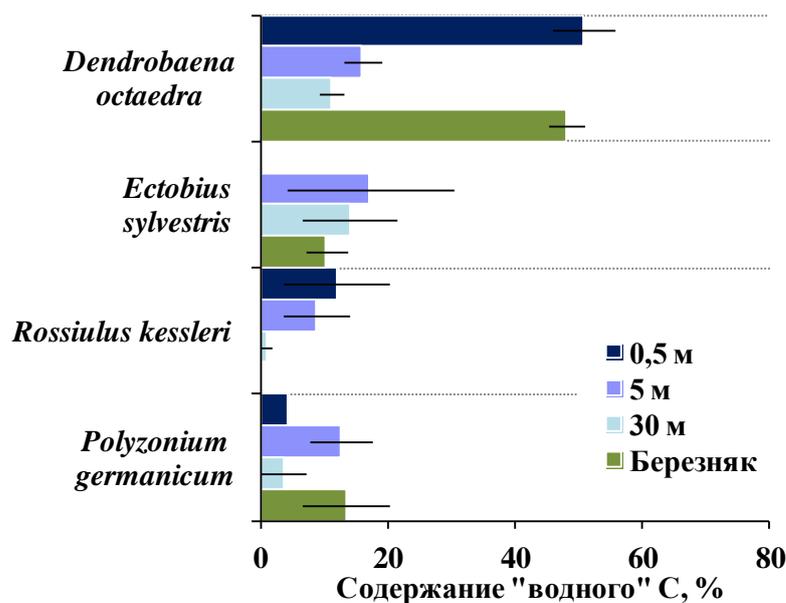


Рисунок 4.36. Расчетное содержание водного углерода в тканях дождевых червей (*Dendrobaena octaedra*), тараканов (*Ectobius sylvestris*), диплопод (*Rossiulus kessleri*, *Polyzonium germanicum*) на разном расстоянии от старицы реки Пры и в пределах заболоченного березняка. *E. sylvestris* не был отмечен у уреза воды, а *R. kessleri* в березняке.

4.2. Прибрежные экосистемы озера Глубокое

4.2.1. Почвенное население в градиенте удаления от озера Глубокое.

4.2.1.1. Видовое разнообразие и численность почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от озера Глубокое.

По трансекте I суммарная численность почвенных животных в градиенте удаления от озера Глубокое колебалась в пределах от $720,0 \pm 9,2$ до $817,6 \pm 15,5$ экз./м² (рис. 4.37а), по трансекте II – от $563,2 \pm 15,9$ до $846,4 \pm 28,9$ экз./м². Статистически значимых изменений в распределении численности почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера отмечено не было (ANOVA: $F=1,13$, $p=0,33$), также на распределение численности значимо не влиял фактор «трансекта» ($F=0,9$, $p=0,35$).

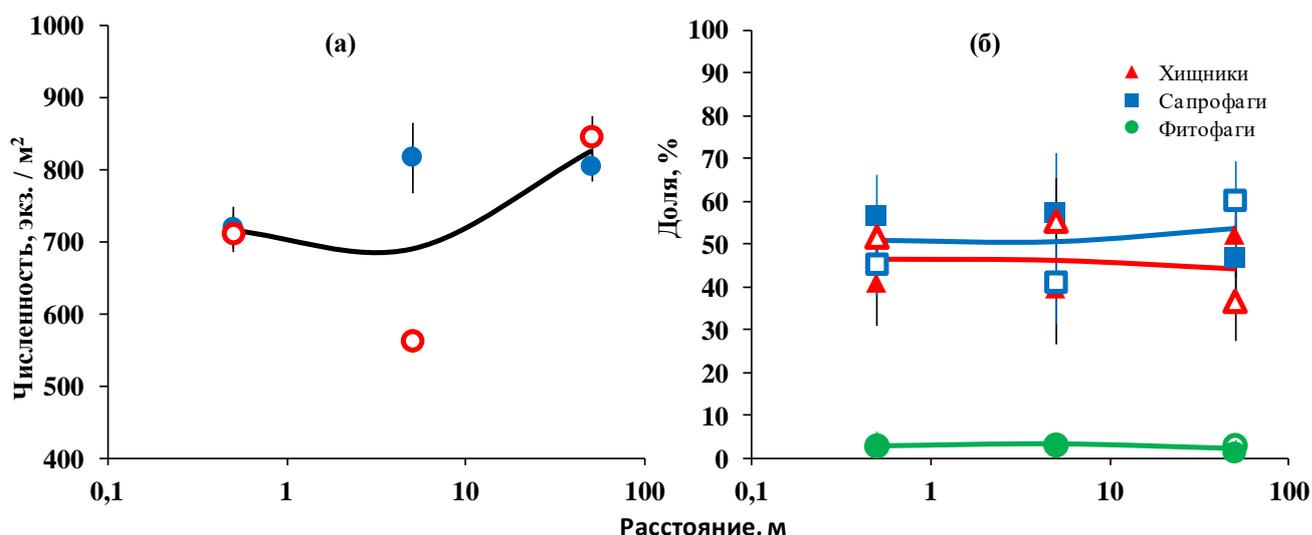


Рисунок 4.37. Численность (экз./м² ± SD, n=10) (а) и соотношение численности основных трофических групп (б) почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера Глубокого. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – средняя для двух трансект.

При проведении количественных почвенных учетов в районе озера Глубокое было собрано 2790 особей почвенных беспозвоночных (макрофауна). Из них до вида были определены пауки (65 видов из 16 семейств), имаго жуков (48 видов из 9 семейств), личинки шелкунов (8 видов) и мохнаток (1 вид), тараканы (1 вид), губоногие (4 вида из 3 семейств) и двупарноногие (2 вида из 2 семейств) многоножки, дождевые черви (7 видов из 1 семейства), моллюски (3 вида из 3 семейств), мокрицы (2 вида из 2 семейств). Остальные животные (личинки жесткокрылых, мух и бабочек, клопы, сенокосцы и др.) были определены преимущественно до семейства.

Доля сапрофагов в трофической структуре сообщества почвенных беспозвоночных варьировала от 41 до 60%, а хищников – от 36-55% (рис. 4.37б), но статистически значимых изменений в численности этих трофических групп в градиенте удаления от водоема обнаружено не было (ANOVA: $F=0,4$; $p=0,68$; $F=1,24$; $p=0,30$ соответственно).

Среди сапрофагов и почвенной макрофауны в целом наиболее многочисленны на всех пробных площадках были дождевые черви (рис. 4.38) – они составляли до 41% от общей численности почвенной макрофауны. Среди хищных беспозвоночных численно преобладали пауки (13-37% от суммарной численности макрофауны), а также литобиоморфные многоножки (4-21% от суммарной численности макрофауны), но сравнительно малочисленны были жужелицы – не более 18 экз./м² (0,5 м по I трансекте), что составляло всего 2,4% от общей численности почвенной макрофауны.

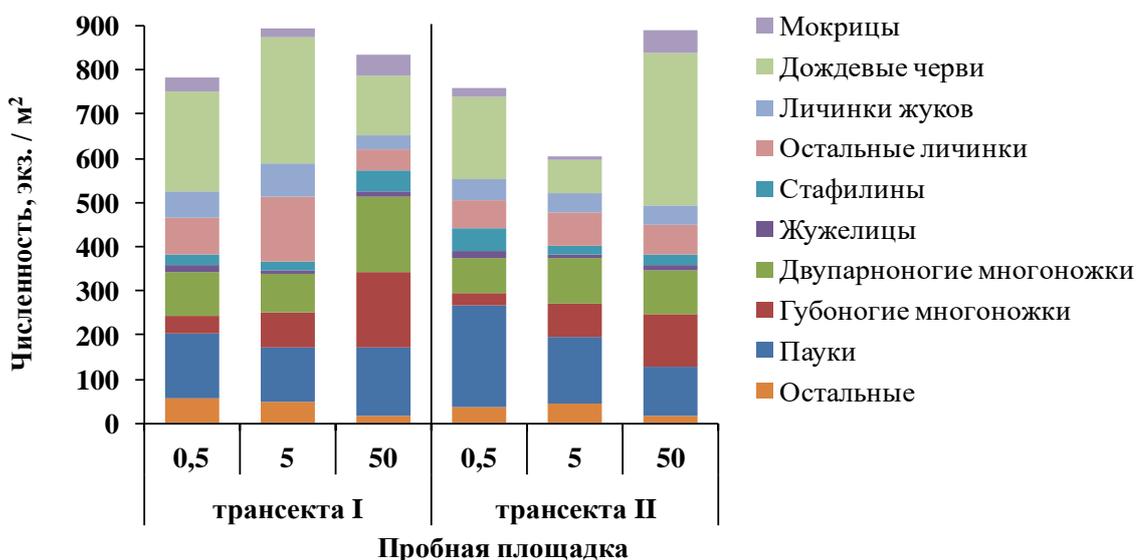


Рисунок 4.38. Численность (экз./м²) таксономических групп макрофауны в пределах пробных площадок, расположенных на разном расстоянии от оз. Глубокое.

В районе озера Глубокое выявлено 7 видов **дождевых червей**, принадлежавших к одному семейству – Lumbricidae. Очень обильны были ювенильные особи, среди половозрелых преобладали *Dendrobaena octaedra*, а в пределах площадок, расположенных в 30 м от воды – *Octolasion lacteum*.

По трансекте I численность дождевых червей с дистанцией от воды уменьшалась (рис. 4.39а) и в третьей точке составляла 134 ± 3 экз/м², а по трансекте II, наоборот, увеличивалась и на максимальном удалении (30 м от уреза) достигала 346 ± 8 экз/м². У уреза воды и в 5 м от озера по обеим трансектам наиболее высокая численность была у подстилочных червей: неполовозрелых *Lumbricus* sp. (табл.8 Приложение) и *Dendrobaena octaedra*. На максимальном удалении от воды преобладали почвенные черви *Octolasion lacteum*. В целом распределение численности люмбрицид статистически значимо не зависело ни от расстояния до воды (ANOVA: $F=0,7$, $p=0,5$), ни от трансекты, в пределах которой отбирали пробы ($F=0,09$, $p=0,78$).

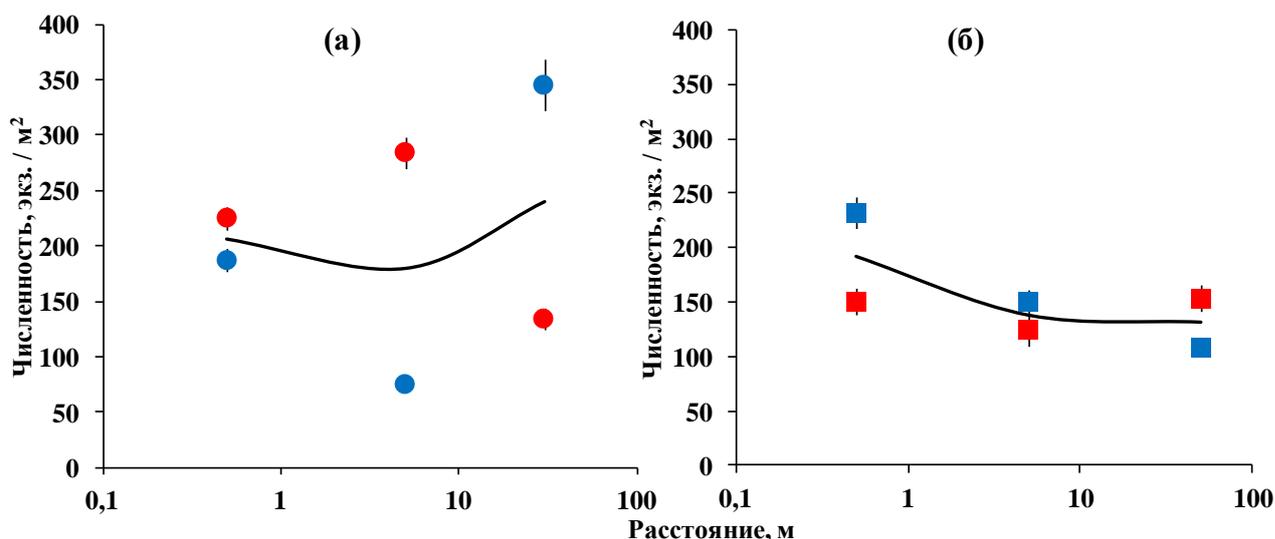


Рисунок 4.39. Численность (экз./м² ± SD, n=10) дождевых червей (а) и пауков (б) в градиенте удаления от оз. Глубокого. Красными символами показаны значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

Среди хищных представителей макрофауны на всех пробных площадках численно преобладали **пауки** (рис. 4.38). Наибольшее количество видов принадлежало семейству Linyphiidae – 27 видов, 7 видов принадлежало семейству Theridiidae, 6 – Lycosidae. Наибольшая численность (рис. 4.39 б) была отмечена на всех пробных площадках у пауков-волков (Lycosidae) – до 148,8 экз./м² (0,5 м от уреза воды, трансекта II), в процентном отношении эта группа составляла от 43% до 69% (0,5 м от уреза) от общей численности пауков. Численность пауков-линейных была несколько ниже – от 16% (30 м, трансекта I) до 38% (5 м, трансекта II), у этих двух семейств наиболее массовыми были ювенильные особи (*Pirata* sp. 1 и *Linyphiidae* sp.). Численность представителей остальных семейств была намного ниже и не превышала 32 экз./м² (Theridiidae). Большинство видов можно отнести к гигрофилам и мезо-гигрофилам.

В целом численность пауков имела небольшую тенденцию к снижению по мере удаления от озера по трансекте I и оставалась фактически неизменной по трансекте II, однако статистически значимых различий в численности на разном расстоянии от воды обнаружено не было ни по одной из трансект (ANOVA: F=0,55, p=0,82; F=0,46, p=0,88 соответственно). Также распределение численности не зависело от трансекты – между пробными площадками (0,5, 5 и 50 м от уреза воды) достоверных отличий выявлено не было (F=1,9, p=0,19; F=0,2, p=0,67; F=1,0, p=0,32 соответственно).

Отряд жесткокрылые был представлен на территории 57 видами, большинство из них принадлежало к семействам **стафилиниды** (30 видов) и **жужелицы** (11 видов). Среди этих семейств во всех биотопах численно преобладали коротконадкрылые жуки (рис. 4.40), среди которых у уреза воды преобладал по обоим трансектам *Gabrius* sp. (до 17,6±2 экз./м²). Также

относительно многочисленны были на всех пробных площадках стафилиниды *Lathrobium terminatum* и *L. punctatum*. Численность жужелиц на всех пробных площадках была низкой и не превышала $17,6 \pm 1,1$ экз./м². Наиболее многочисленным видом среди жужелиц был *Pterostichus diligens*, причем этот вид доминировал по численности практически на всех пробных площадках, а у уреза воды достигал $11,2 \pm 0,9$ экз./м². Достоверной разницы в численности между пробными площадками, расположенными на разном расстоянии от озера, не было ни у жужелиц (ANOVA: $F=1,5$, $p=0,12$), ни у стафилинид ($F=0,95$, $p=0,47$).

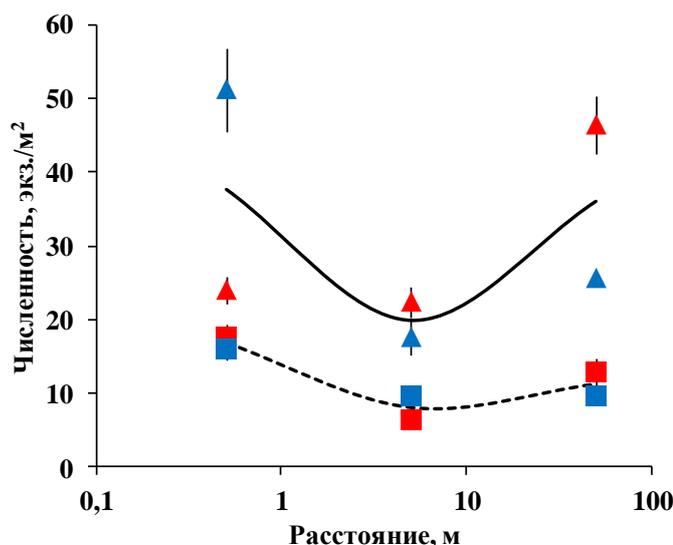


Рисунок 4.40. Численность (экз./м² ± SD, n=10) жесткокрылых в градиенте удаления от озера Глубокого. Красным цветом отмечены значения по трансектам I, синим – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. Квадратными символами и пунктирной линией отмечена численность жужелиц, треугольными символами и сплошной линией – стафилинид.

Среди личинок насекомых (рис. 4.41) наибольшей численностью обладали личинки двукрылых (до 96,0 экз./м²) и жесткокрылых (до 75,2 экз./м²).

Личинки жесткокрылых были представлены 12 семействами, среди которых наиболее многочисленны на всех пробных площадках были проволочники (Elateridae), личинки жужелиц (Carabidae) и мохнаток (Lagriidae). Суммарная численность личинок жесткокрылых статистически значимо не зависела от расположения пробной площадки относительно водоема ни по трансекте I (MW: $U=41,5$, $Z=-0,65$, $p=0,520$), ни по трансекте II ($U=41,5$, $Z=0,64$, $p=0,52$).

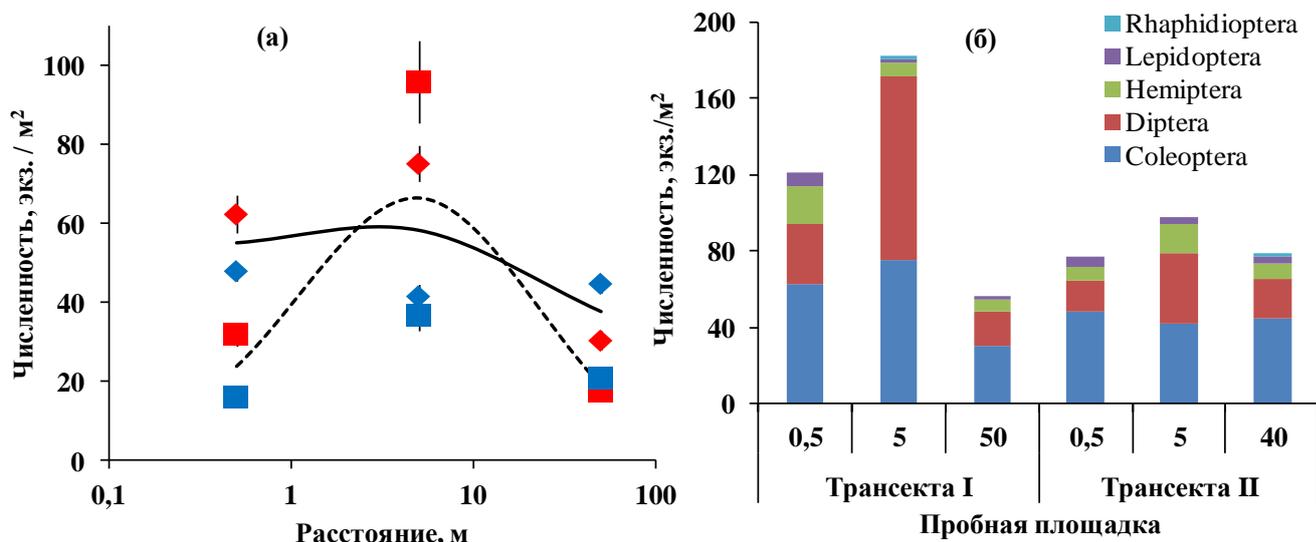


Рисунок 4.41. (а) – численность (экз./м² ± SD, n=10) личинок жесткокрылых (ромбы и сплошная линия) и двукрылых (квадраты и пунктирная линии) в градиенте удаления от оз. Глубокое. Красным цветом показаны значения по трансекте I, синим – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. (б) – численность (экз./м², n=10) основных таксономических групп личинок насекомых на пробных площадках.

Проволочники в районе о. Глубокое были представлены 8 видами (табл. 8 Приложение). У уреза воды и в 5 м от озера доминировали *Dalopius marginatus* (до 20,8±1,8 экз./м²), а в 30 м – *Actenicerus sjaelandicus* (19,2±1,2 и 9,6±0,6 экз./м²). Статистически значимой разницы в распределении общей численности личинок шелкоунов между пробными площадками, расположенными в градиенте удаления от воды, обнаружено не было (MW: U=0,0, Z=1,5, p=0,12).

Также ни по одной из трансект не было отмечено значимой разницы в распределении численности личинок жуужелиц (ANOVA: F=1,1, p=0,34 и F=1,4, p=0,26 по трансектам I и II соответственно) и мохнаток (F=3,2, p=0,055 и F=0,1, p=0,88 по трансектам I и II соответственно).

Общая численность личинок двукрылых была наибольшей (рис. 4.41) на второй по удаленности пробной площадке и соответствовала 96,0±6,6 и 36,8±2,4 экз./м² по трансектам I и II, однако статистически значимой разницы в распределении численности между пробными площадками зафиксировано не было (MW: U=1,0, Z=0,77, p=0,43). У уреза воды по обеим трансектам численно преобладали сапротрофные (12,8±2,8 и 9,6±2,8 экз./м² по трансектам I и II) личинки болотниц (Limoniidae), а в 5 м от озера – хищные личинки бекасниц (Rhagionidae) (30,4±0,9 и 11,2±0,9 экз./м² соответственно), в 50 м от уреза воды по трансекте I доминировали личинки болотниц, а по II – грибные комары (Bolitophilidae) (6,4±0,5 и 6,4±0,5 экз./м² соответственно).

Губоногие многоножки были представлены двумя отрядами – Lithobiomorpha и Geophilomorpha, первый включает семейство костянок (Lithobiidae), а обнаруженные геофилиды относились к двум семействам – Geophilidae и Linotaeniidae, каждое из которых представлено одним видом – *Geophilus proximus* и *Strigamia pussilus* соответственно.

Костянки были представлены 2 видами – *Lithobius curtipes* и *L. forficatus*, среди которых первый доминировал во всех биотопах (от 82 до 97% численности всех губоногих многоножек). В градиенте удаления от воды по обеим трансектам (I и II) численность костянок (рис. 4.42 а) увеличивалась (MW: $U=117$, $Z=-2,25$, $p=0,025$): у уреза воды она соответствовала $35,2\pm 2,0$ экз./м² и $22,4\pm 2,3$ экз./м², а на максимальном удалении от озера – $168,0\pm 8,7$ и $105,6\pm 5,0$ экз./м².

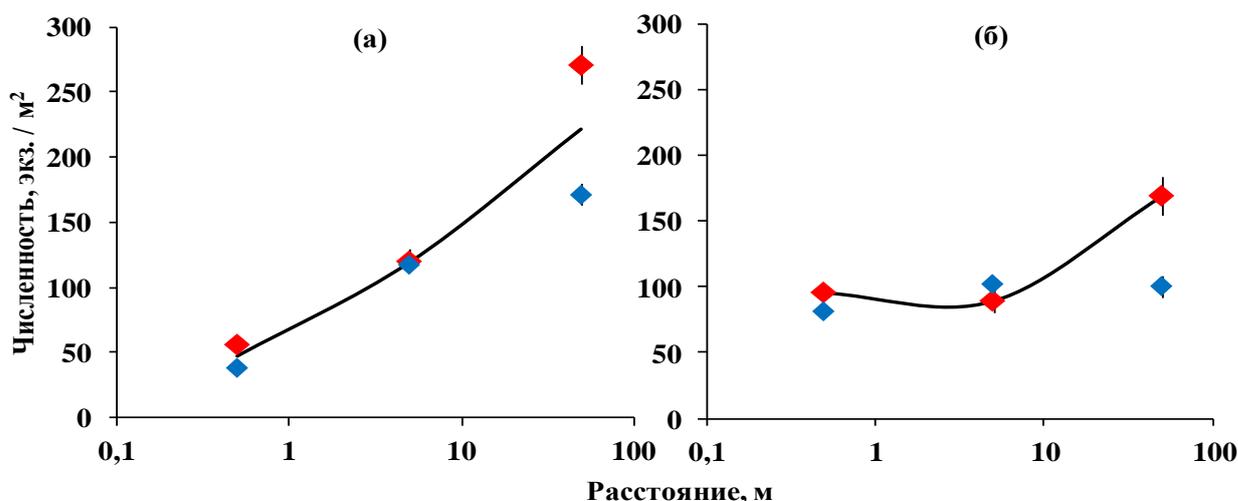


Рисунок 4.42. Численность (экз./м² ± SD, n=10) костянок (а) и двухпарноногих многоножек (б) в градиенте удаления от озера Глубокого. Красными символами показаны значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

Двухпарноногие многоножки были представлены тремя семействами – Polyzoniidae, Polydesmidae и Julidae. Численно преобладали представители Julidae – *Megaphyllum sjaelandicum* (до $43,2\pm 4,0$ экз./м², площадка 0,5 м) и Polydesmidae – ювенильные *Polydesmus* sp. и *P. complanatus* (в сумме до $118,4\pm 4,3$ экз./м², 50 м). Суммарная численность двухпарноногих многоножек (рис. 4.42 б) статистически значимо не отличалась между пробными площадками, расположенными в градиенте удаления от озера Глубокого, ни по одной из двух трансект (MW: трансекта I: $U=46$, $Z=-0,3$, $p=0,76$; трансекта II: $U=43,5$, $Z=-0,49$, $p=0,62$).

В пределах исследуемой территории было обнаружено два вида **мокриц** из двух семейств – *Ligidium hypnorum* (Ligiidae) и *Trachelipus rathkii* (Trachelipodidae). Численность первого вида возрастала к наиболее удаленной от воды площадке (рис. 4.43), второго – слабо варьировала на протяжении всего градиента, тем не менее, статистически значимых отличий в распределении численности между пробными площадками не было отмечено ни у *L. hypnorum* (MW: $U=0,0$, $Z=-1,5$, $p=0,12$) ни у *Tr. rathkii* ($U=1,5$, $Z=0,4$, $p=0,69$).

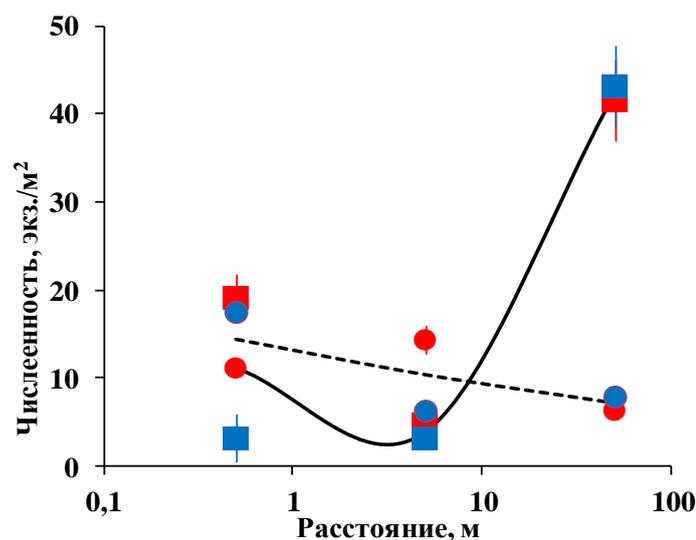


Рисунок 4.43. Численность (экз./м²±SD, n=10) мокриц в градиенте удаления от оз. Глубокого. Красными символами показаны значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. Квадратными символами и целой линией обозначена численность *Ligidium hypnorum*, круглыми символами и пунктирной линией – *Trachelipus rathkii*.

Анализ данных учетов макрофауны с применением MDS и DFA выявил различия в видовом составе и относительной численности беспозвоночных между пробными площадками в районе озера Глубокое (Wilks' Lambda = 0,29 p<0,0001, рис. 4.44). Отличия в структуре населения были связаны с относительной численностью сапрофагов и были наиболее выражены между площадками у уреза воды и в 50 м от озера. Так относительная численность почвенных дождевых червей *Octolasion lacteum* коррелировала с осью 1 (табл. 9 Приложение), что подтверждалось значительной численностью этого вида в 50 м от озера и невысокой непосредственно у озера. Относительная численность неполовозрелых дождевых червей *Lumbricus* sp. и *Dendrobaena octaedra* у уреза воды составляла 9-18% и 6-12%, а в наиболее удаленной точке – 3,4-3,7% и 1,9-6,8%, соответственно; относительная численность (6,0-7,2% против 0,5-3,1% у уреза воды) мокриц *Ligidium hypnorum* была значительно выше в пределах наиболее удаленных от озера площадках, что вероятно связано с несколько большим количеством пищи в виде древесного опада в этих точках.

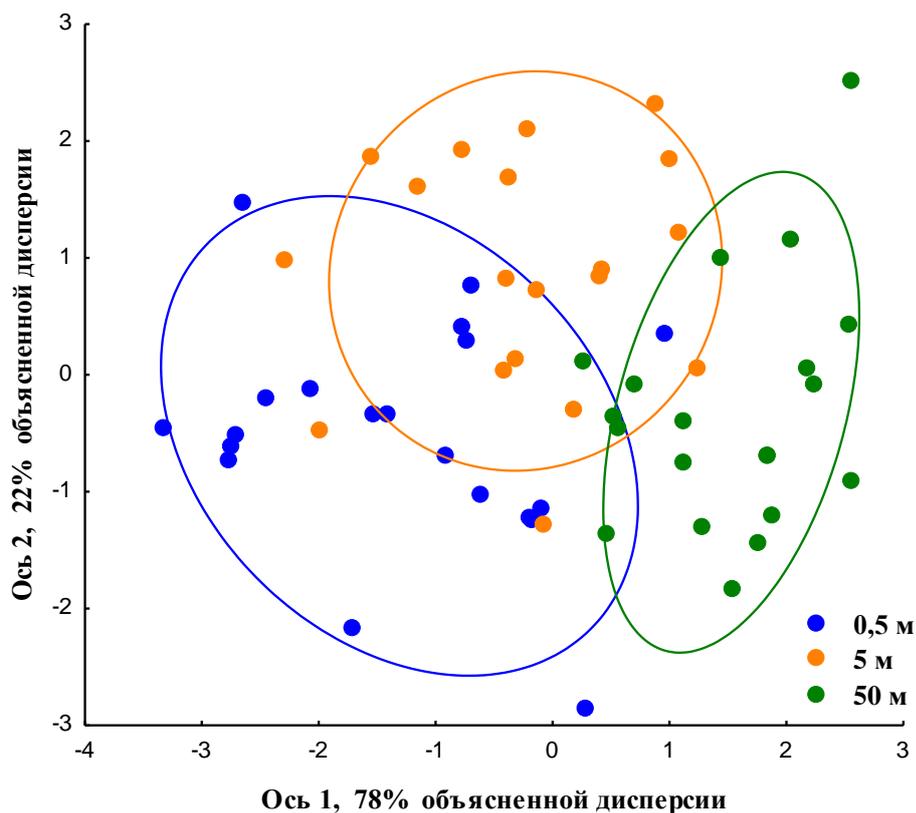


Рисунок 4.44. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (MDS и DFA) трех пробных площадок в районе озера Глубокого (данные численности и видового разнообразия). Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центроида группы. В анализ включены пробы, отобранные по двум трансектам. Одна проба в 5 м от озера имела аномально низкое обилие животных (менее 1 экз./м²) и была исключена из анализа.

4.2.1.2. Биомасса почвенной макрофауны в градиенте удаления от озера Глубокого.

Основную часть биомассы почвенной макрофауны в прибрежных сообществах озера Глубокое составляли беспозвоночные-сапрофаги (рис.4.45а, табл. 8 Приложение) – даже без учета дождевых червей¹, превышая на всех пробных площадках суммарную биомассу хищников и фитофагов. Помимо дождевых червей, наибольшей биомассой обладали двупарноногие многоножки (38,6-54,1% от суммарной биомассы макробеспозвоночных без учета червей) (рис. 4.35б), пауки (до 19 %) и личинки жесткокрылых (до 18-22%).

¹ Вследствие высокой численности дождевых червей на исследуемой территории их биомасса во много раз превышает биомассу остальной почвенной макрофауны, что затруднило бы визуализацию данных. Отсутствие статистически значимых отличий в распределении численности червей по площадкам (см. раздел 3.2.1.) позволило не учитывать биомассу червей в исследовании. Здесь и далее при учете суммарной биомассы макрофауны имеется в виду биомасса макрофауны без учета дождевых червей.

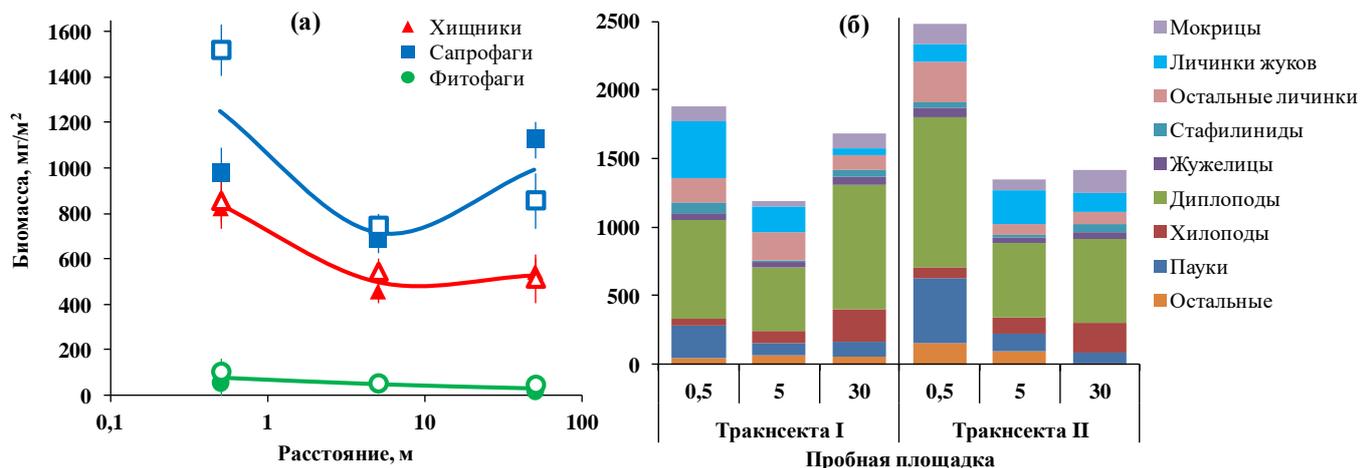


Рисунок 4.45. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD, n=10) основных трофических (а) и таксономических (б) групп почвенной макрофауны (за исключением дождевых червей) на разном расстоянии от оз. Глубокое. На рис. (а) целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

Суммарная биомасса почвенной макрофауны статистически значимо не менялась в градиенте удаления от озера Глубокое (MW: U=33, Z=-1,26, p=0,2), несмотря на то, что была немного выше у уреза воды (рис. 4.46), а минимум был отмечен в пределах второй пробной площадки по обоим трансектам.

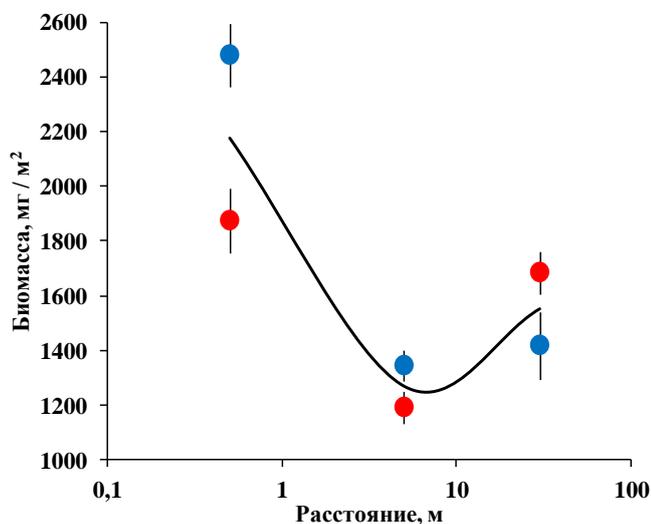


Рисунок 4.46. Суммарная биомасса (мг сухого веса / м² ± SD, n=10) почвенной макрофауны (исключая червей) в градиенте удаления от оз. Глубокое. Красным цветом обозначены значения по трансекте I, синим – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

Биомасса пауков по обоим трансектам была несколько выше у уреза воды, чем на более удаленных площадках (рис. 4.47а) и составляла по I трансекте 239,3±39 мг/м² и 472,8±51,8 мг/м² по II, что напрямую зависело от крупных, но единично встречающихся пауков *Dolomedes fimbriatus* и малочисленных *Trochosa spinipalpis*. В целом значимых различий биомассы пауков

между пробными площадками отмечено не было (MW: $U=1,0$, $Z=0,77$, $p=0,44$). Среди семейств наибольшая биомасса принадлежала паукам-волкам – до 92% (0,5 м, II трансекта) от суммарной биомассы пауков, что согласовывалось с численностью. Биомасса линифий изучаемой территории была относительно их высокой численности невелика и составляла от 1,3 (0,5 м, II трансекта) до 8,7% (30 м, I трансекта) (или от 3,5 до 10 мг/м²) от суммарной биомассы пауков.

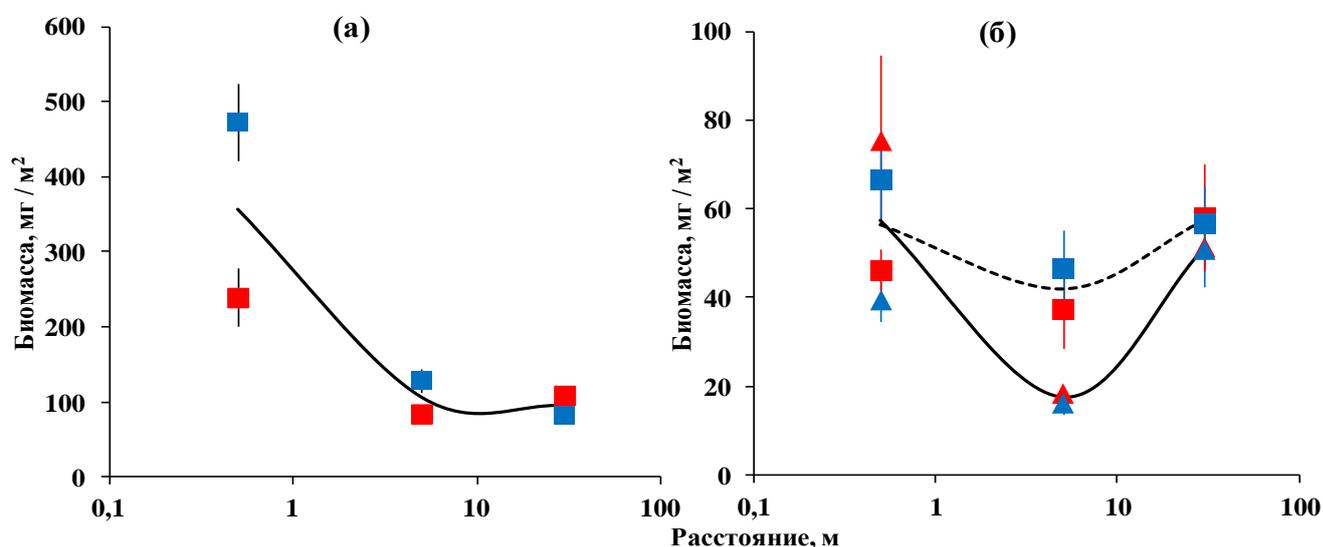


Рисунок 4.47. Биомасса (мг сухого веса / м² ± SD, n=10) пауков (а) и жесткокрылых (б) в градиенте удаления от оз. Глубокое. Красным цветом обозначены значения по трансекте I, синим – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. На (б) квадратными символами и пунктирными линиями отмечена биомасса жужелиц, треугольными символами и сплошной линией – стафилинид.

Биомасса жужелиц в целом была сравнительно невелика – максимальные значения (рис. 4.47б) отмечены по трансекте I в 50 м от берега ($58,1 \pm 12,0$ мг/м²), а по II – у уреза воды ($66,6 \pm 10,2$ мг/м²); статистически значимых отличий в распределении численности выявлено не было (MW: $U=1,0$, $Z=0,77$, $p=0,43$). Наибольший вклад в суммарную биомассу карабид привносил *Pterostichus diligens* (13,5-62,9%), встречающийся на всех пробных площадках на протяжении обеих трансект.

Относительно высокой численности биомасса коротконадкрылых жуков была невелика и не превышала 4% (I трансекта, урез воды) от суммарной биомассы макробеспозвоночных. Наиболее высокие значения (рис. 4.47б) были отмечена по трансекте I у уреза воды ($75,5 \pm 19,0$ мг/м²), а по II – в 50 м от оз. Глубокое ($51,0 \pm 8,6$ мг/м²), но в целом статистически значимо не отличалась между пробными площадками (MW: $U=0,0$, $Z=1,54$, $p=0,12$). Наибольший вклад в суммарную биомассу стафилинид вносили виды, преобладающие по численности: *Gabrius* sp., *Lathrobium punctatum* и *L. terminatum*.

Биомасса губоногих многоножек (рис. 4.48 а) увеличивалась с удалением от оз. Глубокое по обеим трансектам: у уреза воды биомасса составляла по I трансекте $51,4 \pm 2,4$ мг/м², по II – $22,4 \pm 2,3$ мг/м²; в 30 м – $233,6 \pm 11,6$ мг/м² и $220,9$ мг/м² соответственно. Среди представителей Chilopoda по биомассе преобладали многоножки-костянки *Lithobius curtipes* (до 90% от суммарной биомассы хилопод). Биомасса геофилид была значительно ниже и составляла от 3 до 21% от суммарной.

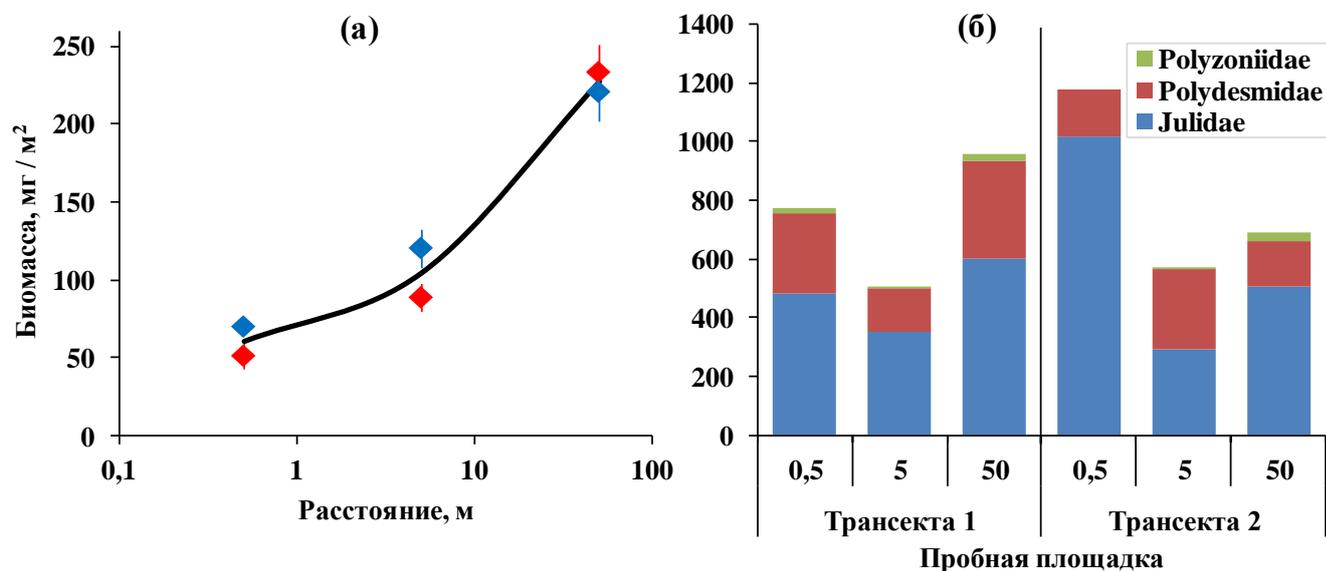


Рисунок 4.48. (а) биомасса (мг сухого веса / м² ± SD, n=10) губоногих многоножек в градиенте удаления от оз. Глубокое. Красными символами показаны значения по трансекте I, синими – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект. (б) – соотношение биомассы двупарноногих многоножек на разном расстоянии от озера Глубокое.

Суммарная биомасса двупарноногих многоножек статистически значимо не менялась в градиенте удаления от озера Глубокое (MW: U= 0,0, Z=1,5, p=0,12) (рис. 4.48 б), тем не менее у уреза воды и в 50 м от водоема величины были несколько выше, чем в 5 м от озера. Наибольшей биомассой обладали представители сем. Julidae (более 50% от общей биомассы двупарноногих многоножек), среди которых доминировали *Megaphyllum sjaelandicum* (до $838,0 \pm 75,9$ мг/м², урез воды, трансекта I). Нименьшие значения зафиксированы у *Polyzonium germanicum* (Polyzoniidae) – менее 32 мг/м² (50 м от озера, трансекта II).

Личинки насекомых составляли до 32% (5 м от уреза воды, трансекта I) от общей биомассы почвенных животных, среди которых преобладали личинки жесткокрылых и двукрылых (4.49 а).

Среди личинок жесткокрылых по биомассе преобладали проволочники. Максимум зафиксирован у уреза воды (4.49 б), а минимум – в 50 м от озера. Однако статистически значимой разницы между площадками, расположенными на разном расстоянии от уреза воды,

обнаружено не было ни по I, ни по II трансекте (MW: $U=48$, $Z=0,11$, $p=0,9$ и $U=42$, $Z=-0,6$, $p=0,57$ соответственно).

Среди семейств **двукрылых** наибольший вклад в суммарную биомассу вносили личинки бекасниц (до 50%) и болотниц (до 67%). Статистически значимых отличий в распределении биомассы в градиенте удаления от водоема выявлено не было (MW: $U=192,5$, $Z=-0,19$, $p=0,85$).

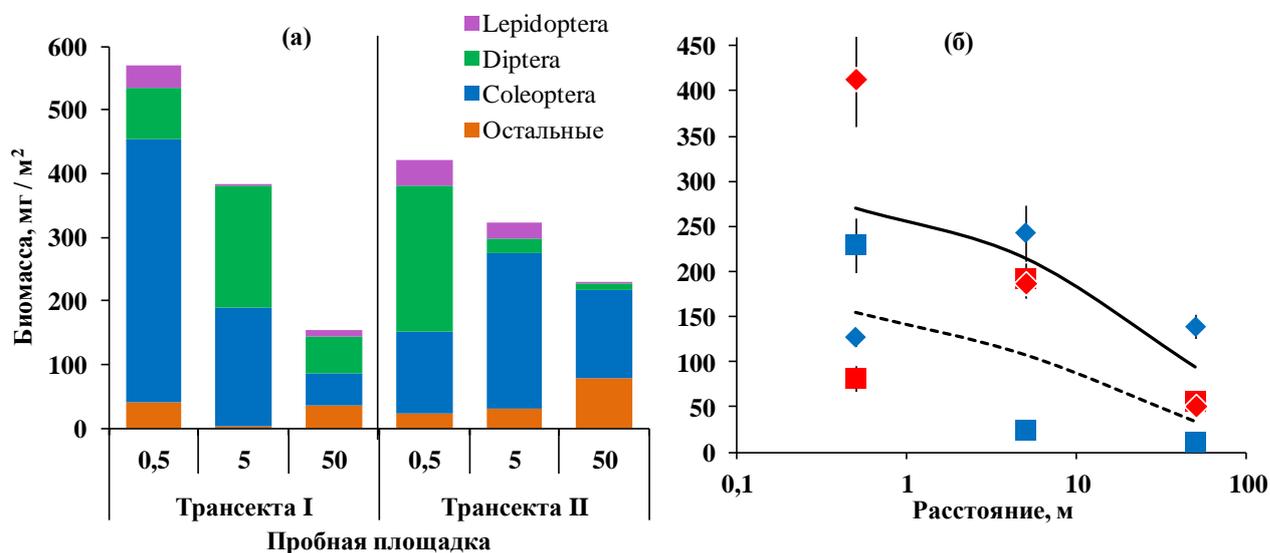


Рисунок 4.49. (а) - распределение биомассы личинок насекомых на пробных площадках, расположенных на разном расстоянии от оз. Глубокое. (б) - биомасса (мг сухого веса / м² ± SD, n=10) личинок двукрылых (квадратные символы и пунктирная линия) и жесткокрылых (ромбические символы и сплошная линия) в градиенте удаления от оз. Глубокое. Красным цветом обозначены значения по трансекте I, синим – по трансекте II, линии – средние для двух трансект.

Биомасса **мокриц**, в отличие от численности, была невелика в пределах всех пробных площадок (4.45б). В пробах у уреза воды по обеим трансектам преобладали *Trachelipus rathkii* ($58,5 \pm 11,8$ мг/м² по I и $135 \pm 14,0$ мг/м² по II), а в 50 м от озера – *Ligidium hypnorum* ($99,8 \pm 10,7$ мг/м² и $118,9 \pm 10,8$ мг/м²). Статистически значимых отличий значений биомассы в градиенте удаления от озера не было выявлено ни у *Tr. rathkii* (MW: $U=172$, $Z=0,74$, $p=0,74$), ни у *L. hypnorum* ($U=155$, $Z=1,3$, $p=0,23$).

На основании статистического анализа с применением MDS и DFA значимых различий в таксономическом составе и биомассе почвенной макрофауны между пробными площадками обнаружено не было (Wilks' Lambda = 0,93, $p=0,99$; рис. 4.50).

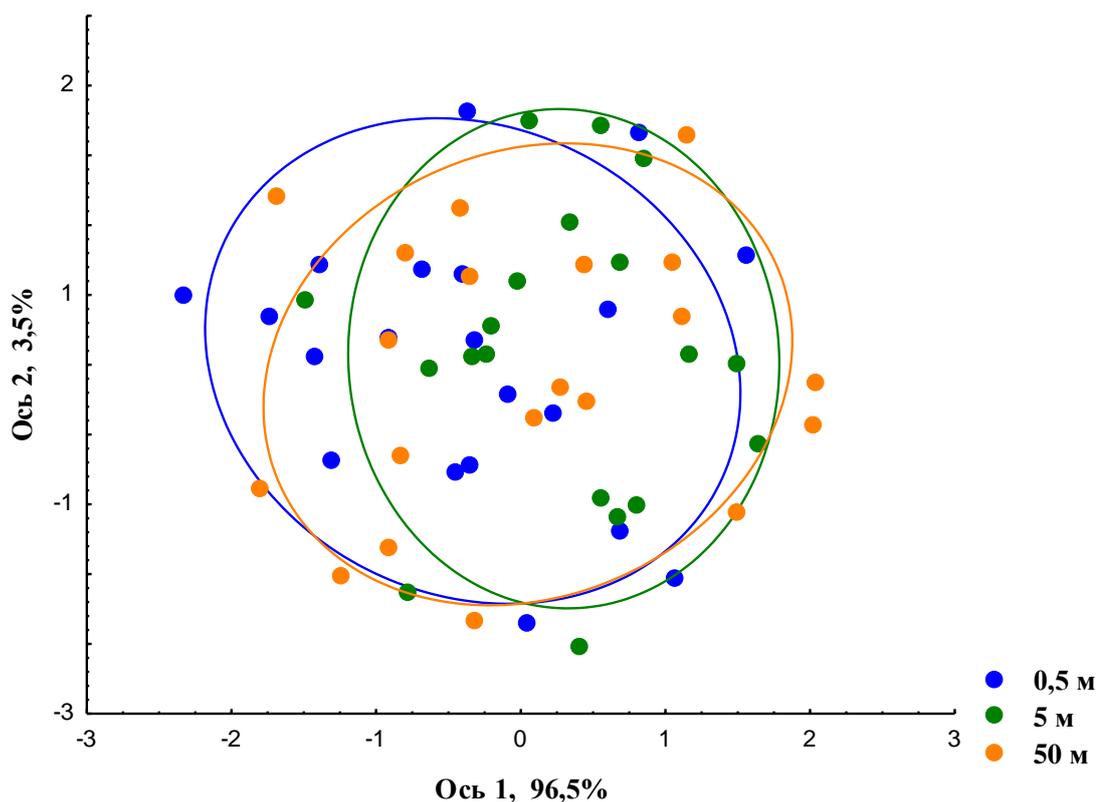


Рисунок 4.50. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (MDS и DFA) трех пробных площадок в районе озера Глубокого по данным биомассы и видового разнообразия. Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95% доверительный интервал положения центроида группы. В анализ включены пробы отобранные по двум трансектам. Одна проба в 5 м от озера имела аномально низкое обилие животных и была исключена из анализа.

4.2.1.3. Динамическая плотность герпетобионтов в градиенте удаления от оз. Глубокое.

Суммарная динамическая плотность беспозвоночных в градиенте удаления от озера варьировала от 412 до 845 экз./100 л-с (рис. 4.51). Наибольшая уловистость по трансекте I была отмечена в 50 м от озера, а по трансекте II – в 5 м. Среди трофических групп макрофауны (рис. 4.52 б) наибольшая динамическая плотность была характерна для хищных беспозвоночных – они составляли более 52% от суммарной уловистости макрофауны в пределах всех пробных площадок. Наибольшая уловистость была отмечена у жувелиц (104-219 экз./100 л-с) и пауков (80-201 экз./100 л-с), а среди сапрофагов – у мокриц (97-369 экз./100 л-с).

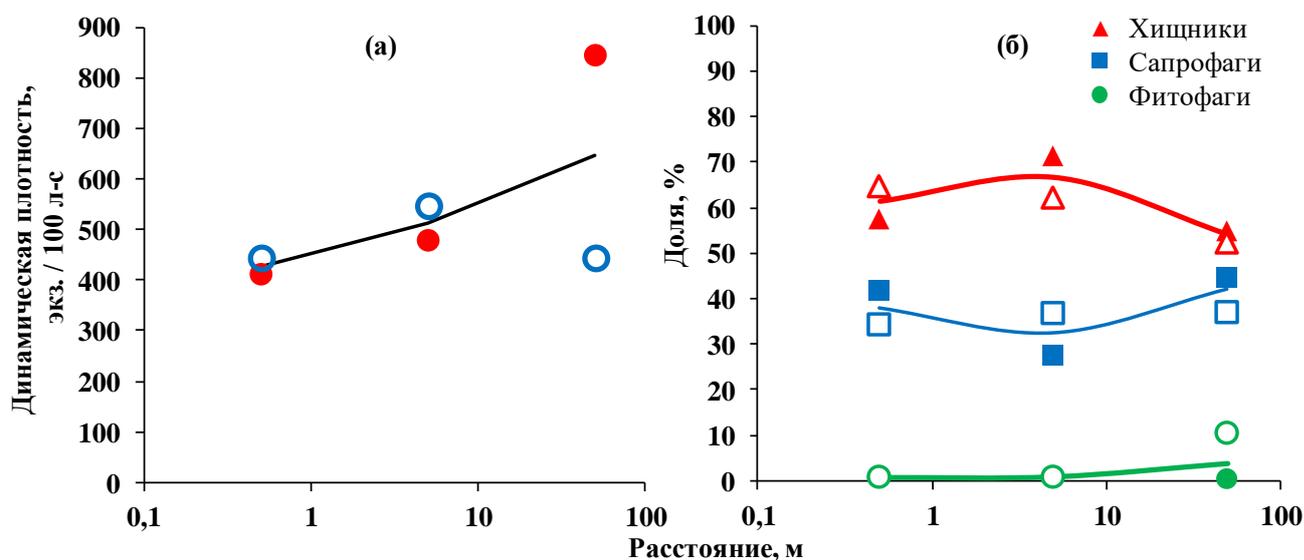


Рисунок 4.51. Суммарная динамическая плотность (экз./100 л-с) (а) и соотношение динамической плотности основных трофических групп макрофауны (б) в градиенте удаления от озера Глубокое. Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

В пределах трансект от озера Глубокое ловушками было поймано 23 вида **пауков**, наибольшее количество (8 видов) относилось к семейству пауки-волки (*Lycosidae*). Суммарная динамическая плотность пауков в градиенте удаления от озера (рис. 4.52) варьировала от 93 до 201 экз./100 л-с. По трансекте I наибольшие значения были отмечены в пределах наиболее удаленной от озера площадки, а по II – у уреза воды. Наибольшая уловистость была характерна для влаголюбивого *Pirata hygrophilus* – этот вид составлял до 66% от суммарной уловистости пауков в пределах всех пробных площадок (>14 экз./100 л-с), у уреза воды также многочисленны были пауки рода *Dolomedes* (*D. fimbriatus* и *D. plantatus*) – до 14 экз./100 л-с.

Среди жесткокрылых наибольшая уловистость была характерна для **жужелиц** (рис.4.52б, табл. 10 Приложение). Всего с помощью ловушек были отловлены представители 9 видов данного семейства, из которых наибольшая уловистость была характерна для *Carabus granulatus* (38-56% от суммарной), а также *Platynus assimilis* (20-40%). Максимальное количество видов было отмечено в 5 м от уреза воды, на двух других площадках выявлено по 6 видов. Динамическая плотность жужелиц варьировала от 104 до 219 экз./100 л-с причем оба значения были отмечены на площадках в 50 м от озера.

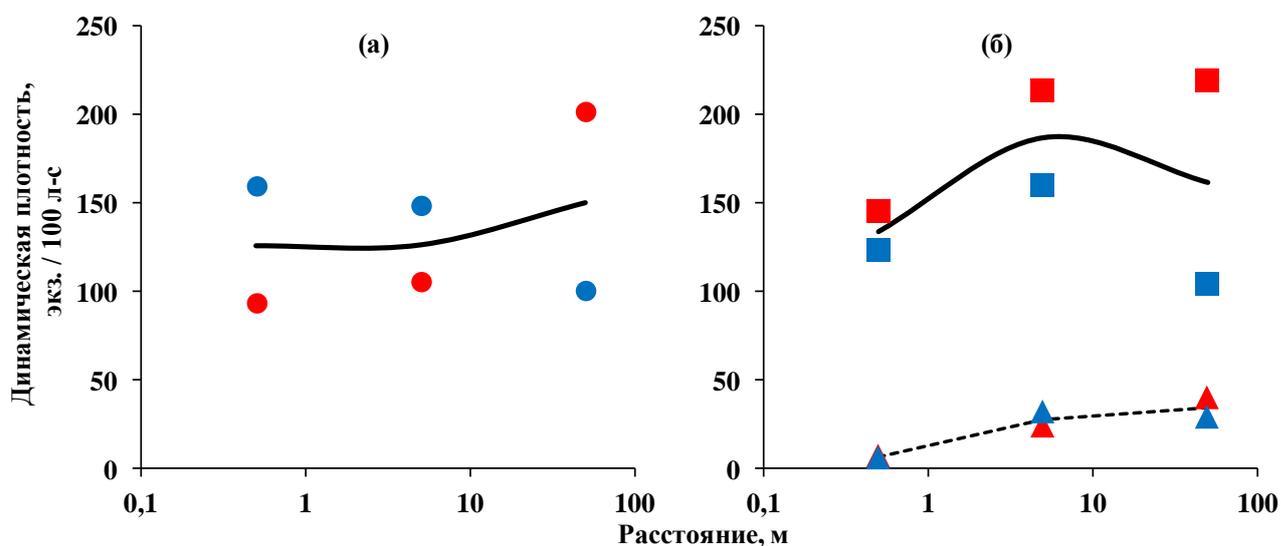


Рисунок 4.52. Динамическая плотность (экз./100 л-с) (а) пауков; (б) жужелиц (квадратные символы, сплошная линия) и стафилинид (треугольные символы, прерывистая линия) в градиенте удаления от озера Глубокое. Красным цветом отмечены значения по трансекте I, синим – по трансекте II, линиями – средняя для двух трансект.

Стафилиниды были представлены на территории 17 видами, среди которых наибольшая динамическая плотность была характерная для *Staphylinus erythropterus* и составляла до 30 экз./100 л-с (29-83% от динамической плотности стафилинид). Наибольшее количество видов по трансекте I было зарегистрировано в 50 м от озера Глубокое (9 видов), а по трансекте II – в 5 м от водоема (6 видов). В целом уловистость стафилинид была значительно ниже, чем жужелиц (рис. 4.52 б), минимальные значения были отмечены у уреза воды (6 экз./100 л-с), максимум – в 50 м от водоема (40 экз./100 л-с).

Среди макросaproфагов максимальная динамическая плотность принадлежала **мокрицам** – они составляли от 75 до 99% уловистости этой трофической группы (97-369 экз./100 л-с). С помощью ловушек было поймано 2 вида мокриц (*L. hypnorum* и *T. rathkii*), среди которых на всех площадках абсолютно преобладал *L. hypnorum* (>88% уловистости мокриц).

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

Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) растительного опада (рис. 4.53) трех пробных площадок статистически значимо не отличался друг от друга (ANOVA: $F=0,23$, $p=0,8$) и составлял в среднем $-29,7\pm 0,1\%$, также не было выявлено значимых отличий по значениям $\delta^{15}\text{N}$ ($F=1,2$, $p=0,26$). Величины $\delta^{13}\text{C}$ водной растительности и донного детрита ($-27,8\pm 0,3\%$ и $-28,3\pm 0,6\%$ соответственно) были выше относительно наземного опада и значимо отличались от

него ($F=4,08$, $p=0,049$). Однако ткани водных и наземных беспозвоночных по изотопному составу углерода статистически значимо не различались ($F=1,09$, $p=0,3$).

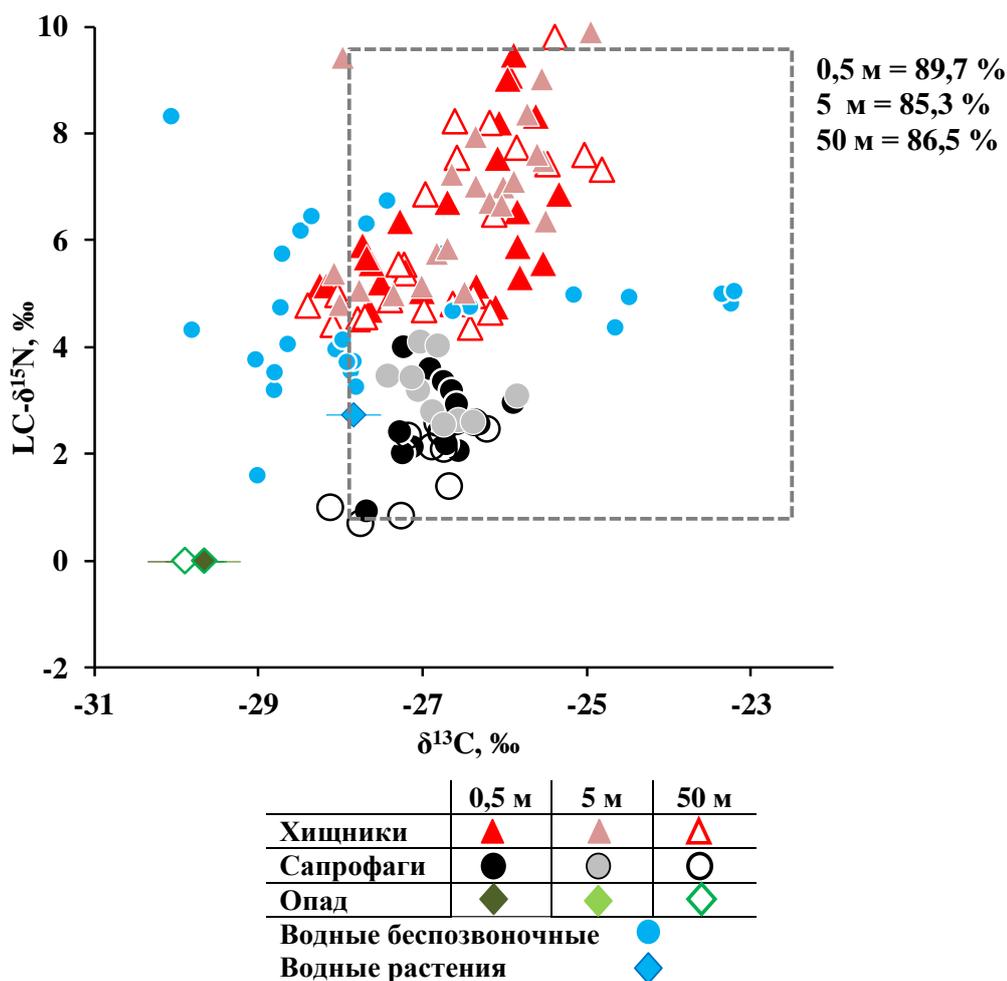


Рисунок 4.53. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от озера Глубокого. Пунктиром обозначена область, охватывающая 95% типичных значений изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей макробеспозвоночных лесов умеренного пояса. Проценты отражают совпадение изотопного состава макрофауны биотопа с диапазоном типичных величин.

Изотопный состав углерода наземных беспозвоночных варьировал в пределах от $-28,4$ до $-24,8\text{‰}$, минимальные величины отмечены в тканях жужелиц ($-27,6\pm 0,1\text{‰}$), максимум – у пауков ($-26,0\pm 0,2\text{‰}$). Содержание ^{15}N в тканях животных увеличивалось с трофическим уровнем: наивысшие значения отмечены у хищников – пауков *R. arundineti* ($7,4\pm 0,4\text{‰}$), наименьшие – у дождевых червей ($0,5\pm 0,2\text{‰}$), промежуточные величины принадлежали косянкам *Lithobius curtipes* и жужелицам *Pterostichus diligens* ($4,9\pm 0,1\text{‰}$ и $4,1\pm 0,1\text{‰}$).

В градиенте удаления от озера Глубокого статистически значимых изменений в изотопном составе углерода тканей сапрофагов и хищников выявлено не было ($p>0,05$), также значимых отличий не было выявлено в изотопном составе азота этих трофических групп

($p > 0,05$). Изотопные подписи отдельных видов почвенной макрофауны статистически значимо не отличались между площадками (тест Тьюке, рис. 4.54), за исключением величин $\delta^{15}\text{N}$ костянок *L. curtipes* ($F=9,8$, $p=0,01$), однако даже в данном случае площадки у уреза воды и в 50 м достоверно не отличались ($F=1,6$, $p=0,22$).

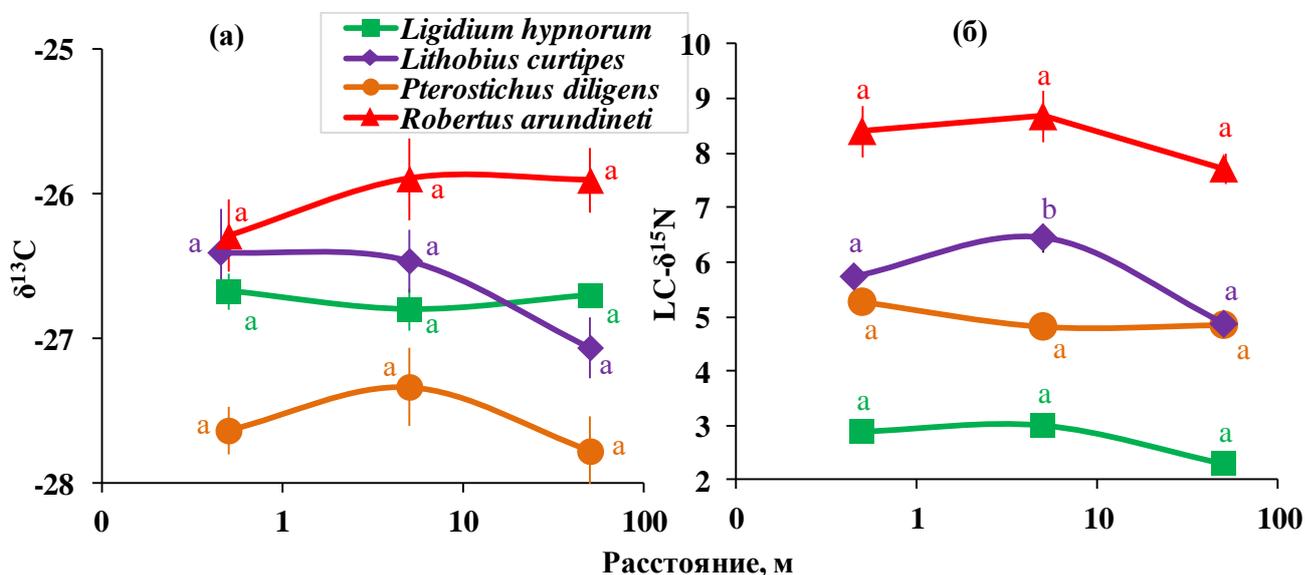


Рисунок 4.54. Изотопный состав углерода (а) и азота (б) почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от озера Глубокого. Значения, обозначенные одинаковыми буквами, статистически значимо друг от друга не отличались (тест Тьюки, $p < 0,05$), сравнения производились для отдельных видов, но не между видами.

4.2.3. Содержание в тканях наземных беспозвоночных водного углерода

Статистически значимых отличий между величинами $\delta^{13}\text{C}$ наземных и водных беспозвоночных выявлено не было (ANOVA: $F=1,09$, $p=0,3$), таким образом рассчитать **долю водного углерода** в тканях наземных животных при помощи изотопного анализа не представлялось возможным.

4.3. Обсуждение результатов главы 4.

В пределах катены в **Окском заповеднике** обилие и таксономическое разнообразие макрофауны увеличивались от приводораздельных (элювиальных) к прибрежным (аккумулятивным супераквальным) участкам, что в целом согласуется с результатами предыдущих исследований долин рек (Добровольский и Гельцер 1958, Бастраков и Рыбалов 2011, Полежаева 2011 и другие). Подобное распределение обилия макрофауны по катене можно было бы связать с общим увеличением влажности почв, возрастанием интенсивности аккумуляции органического вещества (подзолистые – дерново-аллювиальные почвы), большим разнообразием микробиотопов в пойме (например, увлажненные понижения и кочки), преобладанием листовенных пород в древостое, формирующих основную часть опада и др. В то же время в трофической структуре сообществ беспозвоночных в аккумулятивной части ландшафта, как правило, наибольшая доля принадлежит сапрофагам (дождевым червям, личинкам комаров-долгоножек, моллюскам и др.), доминирующим по показателям обилия среди макрофауны (Максимов 1974, Рыбалов и Камаев 2011). Однако структура населения почвенных беспозвоночных исследуемых экосистем Мещеры отлична от указанной выше. Доминирующей группой в трофической структуре сообщества беспозвоночных у уреза воды, как на основании численности ($87\pm 6\%$ от суммарной численности макрофауны, рис. 4.2б) и биомассы ($83\pm 10\%$ от суммарной, рис. 4.9), так и по данным динамической плотности ($97\pm 1\%$ от суммарной, рис. 4.15), являются хищники. Наибольшая доля макросапрофагов и фитофагов в сообществе была, наоборот, отмечена по всем показателям обилия в наиболее удаленной от водоема точке – приводораздельном сосновом лесу.

Несмотря на то, что в сумме относительные показатели обилия макросапрофагов и фитофагов в пределах приводораздельной площадки не превышали 50% (рис. 4.2, 4.8, 4.15), полученные данные вполне согласуются с проведенными ранее исследованиями почвенных беспозвоночных на песчаных подзолах в условиях зандровых ландшафтов (Грабеклис и Стриганова 1999, Безкоровайная 2009, Бастраков и др. 2014). Формирование структуры почвенных беспозвоночных происходит без участия аллохтонного поступления органического вещества, о чем говорит высокая доля совпадения ($85,4\%$) изотопного состава тканей беспозвоночных сосняка с типичными значениями изотопного состава почвенной макрофауны (см. раздел 4.1.2.2., также Главу 3), что позволяет использовать данную площадку в качестве контрольного биотопа. Основными лимитирующими обилие почвенных беспозвоночных факторами в данном биотопе являются, видимо, бедность элементами питания и значительная сухость песчаных подзолистых почв (Бастраков и др. 2014).

Формирование структуры населения почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем Окского заповедника, по-видимому, происходит за счет влияния нескольких взаимосвязанных факторов – абиотических (эдафические условия и интенсивность пойменно-русловых процессов) и биотических или трофических, в той или иной степени связанных или определяющих поступление субсидии из водных экосистем.

В экосистемах Окского заповедника хорошо выражены градиенты абиотических факторов. Почвы бедны органическим веществом, развиваются на песчаных отложениях и, как следствие, с расстоянием от водоема вверх по катене увеличивается их дренированность (Заповедники... 1989), что может являться причиной отсутствия такой группы как мокрицы, и, в целом, лимитировать обилие других групп сапрофагов (например, диплопод и дождевых червей) и хищников (Криволицкий и Рубцова 1987, Конакова и Колесникова 2011). Например, большинство стафилинид предпочитают 100% влажность воздуха, хотя существуют виды, способные переносить дефицит влаги (Гусева и др. 2010). При равномерном увлажнении биотопа стафилиниды равномерно распределяются по площади, при иссушении биотопа жуки сосредотачиваются на наиболее увлажнённых участках (Тихомирова 1973; Воинков 2007 цит. по Конакова 2012). В Окском заповеднике наибольшее обилие и видовое разнообразие стафилинид было отмечено в пределах наиболее влажных биотопов (0,5 м от старицы и заболоченный березняк), а при удалении от старицы и одновременном уменьшении влажности почвы, обилие представителей данного семейства снижалось. Так, доля имаго стафилинид в структуре населения почвенных беспозвоночных, рассчитанной по данным численности, достигала в пределах площадок у уреза воды $23 \pm 1\%$ ($n=2$), а в приводораздельной части – не более 2%.

В целом, с расстоянием от водоема в структуре почвенного населения закономерно наблюдалось снижение доли влаголюбивых видов, что подтверждают данные многомерного шкалирования и дисперсионного анализа, рассчитанные на основании численности и биомассы, а также динамической плотности почвенных беспозвоночных (рис. 4.7, 4.14, 4.18 соответственно). Так, в пределах околородных площадок доля влаголюбивых видов в сообществе пауков (например, *Porrhomma rugmaeum* или виды рода *Pirata*), рассчитанная на основании численности, составляла $84 \pm 5\%$ ($n=2$), в пределах приводораздельной части катены – $5 \pm 1\%$, здесь в структуре сообщества преобладали (>70%) ксерофильные виды и виды, приуроченные к моховому покрову, хорошо развитому в сосновом лесу (например, *Neon reticulatus* и *Semljicola faustus*, а также неполовозрелые особи сем. Linyphiidae) (Wiehle 1960, Heimer and Nentwig 1991, Roberts 1993). А, например, в сообществе жужелиц уже к 30 м от берега относительная динамическая плотность таких гигрофильных видов как *B. unipustulatus*,

O. helopioides и *P. assimilis* в сумме не превышала 2% (n=2, 2012 год учета), составляя у уреза воды около 62%.

Известно, что длительное затопление и, как следствие, застойный водный режим почв, оказывают негативное влияние на сообщества дождевых червей (Беклемишев и Четыркина 1935), что может обуславливать их отсутствие (затопленный березняк, не обнаружено), либо низкие показатели обилия (0,5 м; $1 \pm 0,4\%$ от суммарной численности и $8 \pm 8\%$ суммарной биомассы макрофауны) в наиболее влажных участках трансект. В пределах затопленного березняка избыточное увлажнение, видимо, является фактором, ограничивающим обитание видов, неспособных переносить длительное затопление (например, косянок *Lithobius curtipes*), что выражается в абсолютном преобладании влаголюбивых видов в сообществах большинства таксономических групп беспозвоночных (например, в сообществе пауков по данным численности доля влаголюбивых видов составляла более 70%, по данным динамической плотности – более 50%) и наиболее низких показателях видового разнообразия (рис. 4.1) и обилия (рис. 4.2, 4.9, 4.15).

В градиенте удаления от водоема наблюдалось изменение изотопного состава азота – значения $\delta^{15}\text{N}$ макрофауны увеличивались при движении от приводораздельных к прибрежным участкам. Это может быть опосредованно связано с различными темпами процессов гумификации, в которых участие принимают животные-сапрофаги и детритофаги. Для подзолистых почв соснового леса характерно аккумулятивное слабо трансформированного органического вещества, обедненного ^{15}N , по сравнению с почвами с более высокой биологической активностью (Mariotti et al. 1980, Макаров 2009), в данном случае пойменными аллювиально-дерновыми. Также с увеличением влажности вниз по склону (особенно при обилии осадков, застойном увлажнении и недостатке кислорода) в почве происходят активные процессы нитрификации и денитрификации, приводящие к обогащению почв ^{15}N в нижних частях катены по сравнению с приводораздельными хорошо дренированными участками (Schelsinger and Bernhardt 2013, Mayor et al. 2014).

Одним из важнейших факторов, определяющих структуру сообществ почвенных беспозвоночных долинных ландшафтов, является интенсивность пойменно-русловых процессов (Максимов 1974). В Окском заповеднике во время паводков реки затапливают значительные территории (Тихомиров и др. 1987). При снижении уровня воды на побережье, особенно в наиболее низких участках и непосредственно у кромки воды, остаются влажные органические остатки в виде ила, планктона, растительного детрита и смытой почвы. Так, по данным элементного анализа органоминерального горизонта почвы (рис. 4.55) в образцах, отобранных в пределах площадок 0,5 и 5 м от старицы, а также из затопленного березняка, содержание углерода было аномально высоко (36 ± 6 , $34 \pm 7\%$ и $26 \pm 6\%$ соответственно) и значительно отличалось

(ANOVA: $F=5,8$, $p=0,03$) от образцов, отобранных в пределах площадок в слабой степени подверженных (30 м от уреза, $5\pm 2\%$) или не подверженных (2000 м, $12\pm 2\%$) затоплению. При этом состав растительности в пределах площадок, расположенных в 0,5, 5 и 30 м от уреза воды старицы реки Пры, был схожим, за исключением увеличения обилия травяного яруса с расстоянием (см. раздел 2.2.1). Таким образом, в околководной части, во многом за счет поступления аллохтонных ресурсов, создаются условия, благоприятные для развития сапротрофных микроорганизмов (бактерии, водорослевые налеты, грибы), которые составляют основную часть пищи многих наземных беспозвоночных (Стебаева 1966, Hopkin 1997, Bastow et al. 2002, Кузнецова 2005). В частности, у уреза воды старицы в тканях коллембол и макроспрофагов содержалось в среднем $40\pm 3\%$ и $41\pm 7\%$ водного углерода соответственно (рис. 4.32). В свою очередь эти животные составляют основную часть рациона большинства наземных хищников, тем самым являясь важным звеном в передаче энергии (в виде детрита) из водных экосистем в наземные.

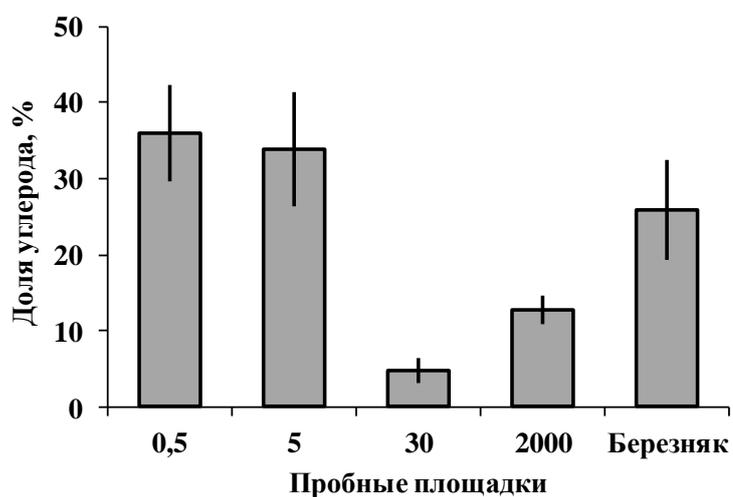


Рисунок 4.55. Содержание углерода в гумусовом горизонте почвы ($\% \pm SE$, $n=3$) в пределах пробных площадок, расположенных на разном расстоянии от старицы.

Значительное содержание водного углерода в тканях наземных почвенных беспозвоночных (рис. 4.32, подраздел 4.1.3) говорит о том, что поступающие аллохтонные ресурсы активно используются и вовлекаются в наземные трофические цепи и, следовательно, могут принимать непосредственное участие в формировании структуры почвенного населения прибрежных экосистем. Беспозвоночных пойменных биотопов изучаемого участка Мещерской низменности можно условно разделить на две группы по использованию водной субсидии (по Ballinger and Lake 2006): (1) *специалисты* – животные, специализирующиеся на потреблении органического вещества водного происхождения; (2) *генералисты* – животные, потребляющие как автохтонные ресурсы, так и водную субсидию в случае ее доступности.

Специализированные фитофаги, потребляющие корни растений, могут составлять существенную долю почвенного населения (Гиляров 1939; Гончаров и Тиунов 2013). В экосистемах Окского заповедника почвенные фитофаги, связанные с корнями растений, были представлены неполовозрелыми особями, среди которых преобладали личинки долгоносиков (Curculionidae). Данные об особенностях экологии и питания этой группы весьма скудны (Hunter 2001), что не позволяет выявить виды, специализирующиеся на поедании корней прибрежно-водной или наземной растительности. В целом, низкая доля почвенных фитофагов в прибрежных сообществах почвенных беспозвоночных (рис. 4.2, 4.9, 4.15), может быть связана как с отсутствием хорошо развитого напочвенного покрова, так и с давлением со стороны хищников.

Поскольку для фитофагов характерна специализация к биохимическим особенностям видов или групп кормовых растений, существуют виды, специализирующиеся на питании макрофитами (например, листоеды *Galerucella nymphaeae*), и тем самым могут служить звеном передачи «водного» углерода на сушу (Cronin et al. 1999; Коробушкин и др. 2011). Однако этот вопрос требует дальнейшего исследования.

В отличие от фитофагов, среди сапрофагов широко распространена полифагия и лабильность пищевого поведения (Стриганова 1980), поэтому выделить виды, специализирующиеся на питании исключительно ресурсами водного происхождения не представляется возможным. Таким образом, всех представителей данной трофической группы (как макросапрофагов, так и коллембол) по потреблению водной субсидии мы относим к генералистам.

Поступление аллохтонного органического вещества вкупе с высокой влажностью прибрежных биотопов должны способствовать высоким показателям обилия сапрофагов на побережье по сравнению с экосистемами приводораздельной части катены (Стебаева 1966, Максимов 1974, Бастраков и др. 2014). Действительно, в околородных биотопах (площадки 0,5, 5 м от уреза) Окского заповедника водный углерод был отмечен в тканях всех видов макро- и микросапрофагов (см. раздел 4.1.3); наиболее высокое обилие коллембол также было отмечено на побережье ($n=2$; $93,8 \pm 26,7$ тыс. экз./м² в пределах площадки 0,5 м против $31,9 \pm 15,1$ тыс. экз./м² из приводораздельного сосняка; рис. 4.8). Но для структуры сообществ ногохвосток прибрежных биотопов А.Ю. Короткевич (неопубликованные данные) были отмечены неспецифичные черты: среди коллембол доминировали виды-обитатели почвенного яруса (*Isotomiella minor*, *Falsomia fimetarioides*), несмотря на то, что обыкновенно на весну и лето приходится пик численности поверхностно-обитающих ногохвосток (Кузнецова 2005). В свою очередь обилие макросапрофагов было крайне низким (по данным численности и

биомассы – не более 16% и 15% соответственно, динамической плотности – не более 1% от суммарных значений макрофауны).

Основной причиной, влияющей на формирования нетипичной для пойменных экосистем структуры сообществ беспозвоночных, может являться значительное давление хищников (Henschel et al. 2001, Murakami and Nakano 2002, Power et al. 2004), преобладание в сообществе которых напрямую связано с обилием легкодоступной пищи. В ходе спада воды вместе с органическими остатками на побережье остаются и их обитатели (например, личинки двукрылых, ракообразные, олигохеты, икра и личинки земноводных), в тоже время из водоема в весенне-летний период происходит массовый выплод амфибиотических насекомых (Демина и др. 2013). Суммарная биомасса эти животных в совокупности с наземными сапрофагами и фитофагами, по-видимому, является достаточной для поддержания высокого обилия хищных беспозвоночных, что подтверждает исследование рациона представителей этой трофической группы – доля водного углерода в тканях хищников в пределах площадки 0,5 м от старицы составляла от 2 до 80% (в среднем $37\pm 2\%$), в 5 м – от 0 до 72% (в среднем $25\pm 2\%$), в 30 м – от 0 до 47% (в среднем $19\pm 2\%$). С другой стороны, обилие хищников становится причиной, лимитирующей долю крупных наземных сапрофагов и фитофагов в околководных сообществах.

Большинство проанализированных в данной работе хищных беспозвоночных можно отнести по спектру питания к хищникам-генералистам (Wardle 1995). Однако по экологическим и пищевым предпочтениям можно выделить функциональную группу видов-специалистов, способных целенаправленно охотиться на добычу водного происхождения, что подтверждают данные изотопного анализа. В прибрежных сообществах почвенных беспозвоночных такие виды были выявлены среди пауков и журилиц. Среди журилиц наибольшее содержание водного углерода ($79\pm 9\%$, 0,5 м от старицы) было отмечено в тканях *Oodes helopioides*, который приспособлен к поиску пищи непосредственно в водной среде (Thorp... 2015). Рацион пауков-волков *P. hygrophilus* на побережье старицы в среднем состоял на 65% из пищи водного происхождения. Известно, что этот вид способен перемещаться по водной поверхности и в толще воды, где обитают их объекты питания – гидробионтные или амфибионтные животные (Nentwig et al. 2015). Схожие величины содержания водного углерода были также отмечены в тканях пауков *D. fimbriatus*, охотящегося непосредственно на водной поверхности. Жертвами данного вида становятся не только беспозвоночные животные, но и позвоночные – головастики и даже небольшая рыба (Nentwig et al. 2015). Несмотря на то, что вышеуказанные виды пауков обыкновенно активно передвигаются (Тыщенко 1971), распространение данной группы в экосистемах Окского заповедника ограничивается весьма узкой полосой. Если в 0,5 м от водоема динамическая плотность вышеуказанных видов пауков составляла за оба года исследований около 10 экз./100 л-с (или около 6% суммарной динамической плотности пауков;

n=4), а жужелиц – около 8 экз./100 л-с около (или 7% суммарной динамической плотности жужелиц; n=4), то уже в 5 м от старицы значения обеих таксономических групп не превышали 1 экз./100 л-с (<0,5%).

Другой группой, активно осваивающей водную субсидию в виде имаго амфибиотических насекомых, выступают тенетные пауки, использующие для охоты ловчие сети. В тканях *Singa nitidula*, пойманных в заболоченном березняке, доля водного углерода составляла в среднем $40\pm 6\%$, в тканях *Dictinidae* sp.1 – $38\pm 1\%$. Из-за малой выборки, а также ввиду того, что большинство представителей этой функциональной группы являются хорто- и дендробионтами, в полной мере оценить влияние водной субсидии в рамках поставленных задач для данной модельной территории не предоставлялось возможным (но см. главу 5).

Наиболее многочисленной группой почвенных беспозвоночных в прибрежных экосистемах Мещеры были хищники-генералисты, которых можно разделить на экологические категории по отношению к влажности почв – на гигрофилов и мезо-ксерофилов, по стратификации обитания в почвенном профиле – на напочвенных (герпетобионтных), подстилочных и почвенных, по миграционной способности на мобильных и немобильных.

Абиотические условия и характер почвенного покрова у кромки воды, по-видимому, способствуют преобладанию комплекса небольших гигрофильных видов, приуроченных к подстилке. Среди жужелиц доминирующие позиции занимали *Platynus assimilis* и *Pterostichus minor*, относительная динамическая плотность которых у уреза воды в сумме составляла почти 60% динамической плотности жужелиц или около 20% всех беспозвоночных (2012 год учета). Менее многочисленные виды, такие как *Agonum fuliginosum* и *Badister unipustulatus* за оба года исследования были встречены исключительно у уреза воды. В тоже время, в тканях *P. assimilis* и *Pt. minor* в 0,5 м от старицы доля водного углерода составляла $51\pm 10\%$ и $48\pm 10\%$, а рацион *A. fuliginosum* и *B. unipustulatus* состоял на $70\pm 9\%$ и $75\pm 11\%$ из «водной» пищи. Поскольку вышеуказанные виды обитают в подстилке и ведут скрытный образ жизни (Шарова 1981), можно предположить, что основу их питания у уреза воды составляют личинки амфибиотических двукрылых (например, хирономиды), а также почвообитающие коллемболы. Таким образом, водная субсидия является основным пищевым ресурсом для большинства почвенно-подстилочных гигрофильных видов жужелиц, определяя их высокое обилие и долю в сообществе беспозвоночных, в то время как суммарная доля этих видов уже в 5 м от старицы не превышала в сумме 2%, что говорит о локальности обитания этой экологической группы.

Сравнение структуры сообщества пауков побережья, рассчитанной на основании численности и динамической плотности, позволяет также отметить строгую приуроченность к прибрежной полосе большинства гигрофильных видов, несмотря на высокую подвижность таксона в целом. Как по данным численности небольших подстилочных гигрофильных пауков

(например, *Porrhomma rugmaeum*), так и по данным динамической плотности напочвенных пауков (например, *Trochosa terricola*, *Drassyllus lutetianus*), доля этой экологической группы в сообществе почвенных беспозвоночных резко снижалась уже к 5 м от старицы (с $84 \pm 5\%$ до $8 \pm 2\%$, $n=2$ по данным численности и с $17,2 \pm 1,5\%$ до $2,7 \pm 0,7\%$, $n=4$, соответственно). Большинство влаголюбивых видов пауков, отобранных в Окском заповеднике, относятся к экологической группе бродячих пауков (Тыщенко, 1971), основную пищу которых составляют напочвенные животные. В связи с этим, можно предположить, что основу рациона этой группы составляли атмобионтные коллемболы, доля водного углерода которых в среднем равнялась $43 \pm 4\%$. Это может объяснять и более низкую долю водного углерода у гигрофильных видов пауков по сравнению с жужелицами – максимум (не считая *P. hygrophilus*) был отмечен в тканях *Pardosa prativaga* и составлял $51 \pm 3\%$. Также пауки игнорируют мертвую пищу (Nyffeler et al. 1994), что исключает поедание трупов амфибиотических и водных животных.

С удалением от водоема показатели обилия почвенных хищников снижались, однако в сообществе беспозвоночных доля этой группы превалировала. В структуре населения почвенных беспозвоночных возрастала доля мезофильных и мезо-ксерофильных животных, среди которых по данным динамической плотности наиболее обильной была группа активных герпетобиотных хищников. Так, суммарная относительная динамическая плотность лишь двух видов – пауков *P. lugubris* и жужелиц *C. arvensis* в 5 м от старицы составляла около 55%, в 30 м – 56% (2012 г., $n=2$). В тканях представителей этой экологической группы также была обнаружена водная метка, однако ее доля была ниже, чем у гигрофильных видов. К примеру, доля водного углерода в тканях жужелиц *C. granulatus*, предпочитающих влажные местообитания, была статистически значимо выше ($n=69$, ANOVA: $F=2,8$, $p=0,04$), чем ксерофильного *C. arvensis* в пределах всех пробных площадок (рис. 4.34). Доля водного углерода в тканях гигрофильных видов пауков (например, *Pardosa prativaga*, *Trochosa spinipalpis*) также была статистически значимо выше ($n=12$ видов, $F=8,8$, $p=0,01$), чем у видов, предпочитающих более дренированные участки катены (например, *Robertus lividus*, *Xysticus luctator*). Снижение доли водного углерода в тканях подвижных беспозвоночных хищников может быть связано с питанием в пределах нескольких биотопов, в том числе и удаленных от водоема (Гончаров и Тиунов 2013).

Подтверждением данной гипотезы служит исследование изотопного состава азота и углерода различных функциональных групп почвенных беспозвоночных в зависимости от пробной площадки (рис. 4.56). В силу действия ряда экологических факторов, рассмотренных выше, изотопный состав азота гумусового горизонта почвы и растительного опада значимо различался между пробными площадками (см. раздел 4.1.2.2.). Изотопный состав углерода почвы и растений значимо не менялся, однако, за счет потребления водной субсидии у уреза

воды старицы, а также в пределах заболоченной низины, величины $\delta^{13}\text{C}$ почвенных беспозвоночных были обеднены ^{13}C по сравнению с животными из более удаленных биотопов. Это позволило оценить трофическую связь мобильных (герпетобионтные пауки и жужелицы) и немобильных (дождевых червей, коллембол) групп почвенных беспозвоночных с базовыми пищевыми ресурсами. У сапрофагов наблюдался довольно большой разброс изотопных значений между пробными площадками, как по величинам $\delta^{13}\text{C}$, так и по $\delta^{15}\text{N}$, однако в пределах одной пробной площадки величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ животных близко соответствовали (с учетом трофического фракционирования) изотопному составу субстрата. Например, у дождевых червей *D. octaedra* разница величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между пробными площадками составляла 3,4‰ и 7,3‰ соответственно. Полученный результат согласуется с положением о том, что макросапрофаги и коллемболы осваивают преимущественно локальные ресурсы в пределах небольшой территории (Гончаров и Тиунов 2013). Это объясняет, например, резкое снижение содержания водного углерода в тканях почвенных сапрофагов уже в 5 м от старицы (рис. 4.36), поскольку большая часть мертвой органики, поступающей из водоемов, локализуется непосредственно вдоль уреза воды и в низинах (Кузнецов 1960, Maron et al. 2006, Hamman and Zimmer 2014).

Наоборот, разброс значений изотопного состава мобильных герпетобионтных хищников между пробными площадками был значительно меньше, чем у их жертв (рис. 4.56). Так, разницы величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между пробными площадками у пауков *P. lugubris* составила 1,5‰ и 2,6‰, у жужелиц *C. granulatus* – 0,4 и 2,3‰, соответственно. В связи с этим, рассчитанная на основании $\delta^{13}\text{C}$ доля водного углерода, статистически значимо не отличалась в зависимости от пробной площадки (0,5 м, 5 м и 30 м) как у подвижных гигрофильных видов (например, *C. granulatus*, n=22, ANOVA: F=0,9, p=0,4), так и у видов, предпочитающих сухие и умеренно влажные биотопы (*P. lugubris*: n=45, F=3,1, p=0,055; *G. bicolor*: n=18, F=3,1, p=0,07; *C. arvensis*: n=27, F=2,2, p=0,12). Таким образом, благодаря высокой мобильности многих хищников, углерод водного происхождения может попадать в детритные пищевые сети на значительном расстоянии от водоема. С другой стороны, наши данные показывают, что поступление водной субсидии (*sensu lato*) на побережье водоема создает условия, способные поддерживать не только высокое обилие хищников, приуроченных к прибрежным биотопам, но и подвижных хищников-мигрантов, для которых данный биотоп не всегда является жилым (Matalin and Makarov 2011).

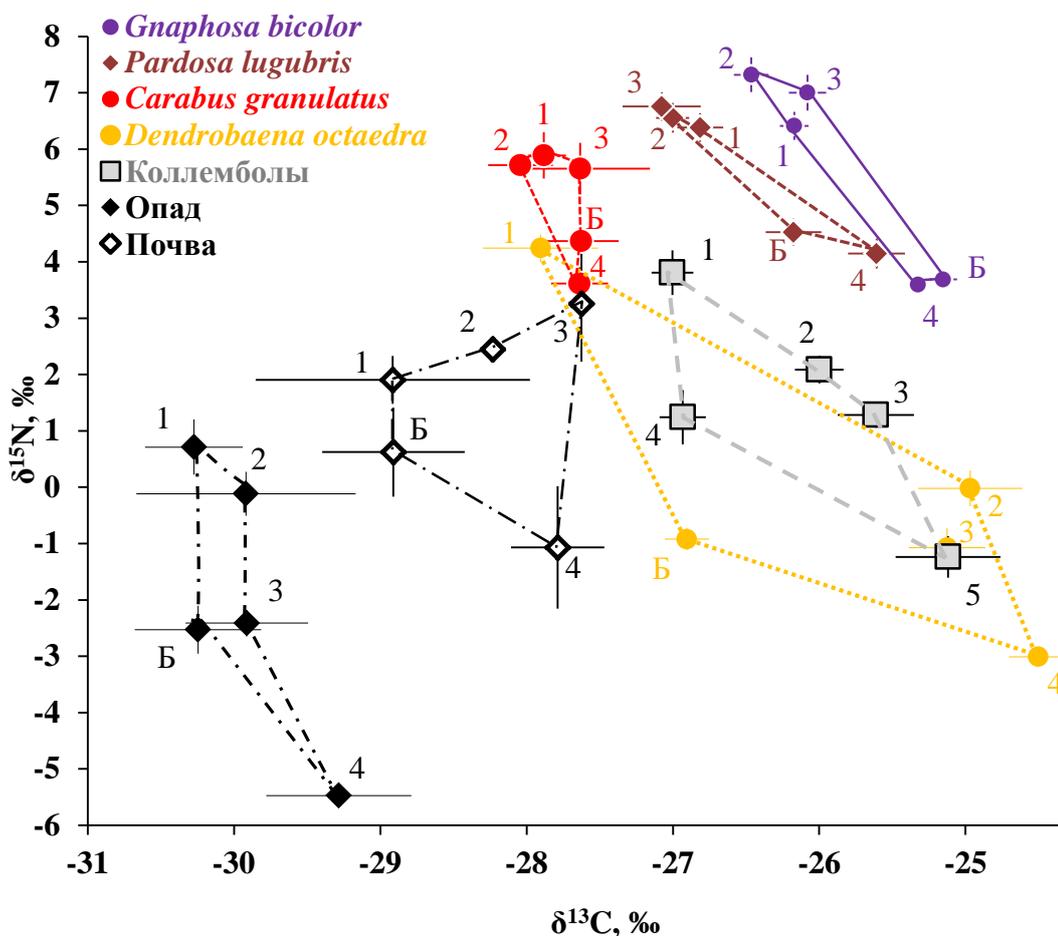


Рисунок 4.56. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, среднее \pm SE, размер выборки см. табл. 7 Приложение) пауков, макросaproфагов (дождевых червей *D. octaedra*), коллембол, опада и почвы. Цифры обозначают номера пробных площадок: 1 – 0,5 м, 2 – 5 м, 3 – 30 м, 4 – 2000 м от старицы, Б – заболоченный березняк. Линиями соединены образцы одной систематической или экологической группы.

Доля водного углерода может отличаться в пределах одного биотопа у видов со схожими экологическими требованиями к местообитанию. Например, два поверхностно активных вида пауков *G. bicolor* и *P. lugubris* не различались между собой по значениям $\delta^{15}\text{N}$ ($F=0,11$, $p=0,74$) в пределах площадок 0,5-30 м от старицы, что говорит о схожей трофической позиции. Однако эти виды значительно отличались (ANOVA: $F=17,7$, $p<0,001$, рис.4.56) по содержанию водного углерода в тканях: у *P. lugubris* доля водного углерода составляла от $29\pm 2\%$ до $40\pm 3\%$, а у *G. bicolor* – от $15\pm 3\%$ до $23\pm 3\%$. Разница в количестве потребляемой пищи водного происхождения могла быть связана с различиями в образе жизни и, отчасти, в размерах двух видов. *P. lugubris* – активный хищник, в массе встречающийся в дневные часы, перемещающийся по поверхности подстилки, что дает возможность поимки упавших амфибиотических насекомых, а также беспозвоночных, населяющих околородный субстрат. Напротив, *G. bicolor* ведет менее активный, ночной, образ жизни, укрывается в подстилке и под

валежом (Nantwig et al. 2015). По-видимому, диету *G. bicolor* во многом составляют обитатели валежин, пищей которым могут служить древоразрушающие базидиомицеты, относительно обогащенные ^{13}C (Гончаров 2014), а также почвообитающие и подстилочные сапрофаги (коллемболы, диплоподы) и небольшие хищники (например, косянки), для которых также характерны высокие величины $\delta^{13}\text{C}$.

В нашем исследовании наиболее низкое содержание водного углерода было обнаружено в тканях беспозвоночных, обитающих в нижнем ярусе подстилки и минеральном горизонте почвы. Так, среди ногохвосток высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ и, соответственно, наименьшая доля водного углерода были отмечены у почвообитающих и нижнеподстильных коллембол (рис. 4.32). Это может объясняться питанием мицелием сапротрофных грибов, обыкновенно обогащенных ^{13}C (Hopkin 1997, Семенина 2010, Henn and Chapela 2001, Mayor et al. 2009, Potapov et al. 2013).

Среди хищников-стратобионтов наиболее обильными в исследованных экосистемах Мещеры были косянки *L. curtipes*. Этот вид обитает главным образом в верхнем почвенном слое 0-10 см (Залесская 1978), а основу его питания составляют коллемболы, реже личинки мух и дождевые черви (Eitzinger 2013). Высокая доля водного углерода в тканях *L. curtipes* была отмечена только у уреза воды ($25\pm 4\%$), что может объясняться наличием водного углерода в тканях всех почвенных сапрофагов в пределах данной площадке, а также непосредственным потреблением в пищу личинок амфибиотических двукрылых. Однако уже в 5 м от водоема доля водного углерода составляла около 11%. В тоже время для *L. curtipes* были характерны низкие значения $\delta^{15}\text{N}$, что подтверждает питание коллемболами, многие виды которых имеют низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ (Семенина 2010, Semenina and Tiunov 2011). В целом, можно заключить, что углерод водного происхождения не играет существенной роли в энергетике животных-стратобионтов.

Поступление водной субсидии в наземные экосистемы не сказалось и на показателях обилия косянок, наоборот, минимум приходился на площадку у уреза воды ($n=2$; $6,4\pm 4,8$ экз./м² или $<2\%$ суммарной численности макрофауны), а максимум – в приводораздельных биотопах ($70,4\pm 4,6$ экз./м² или $20\pm 3\%$ суммарной численности макрофауны). Несмотря на эврибионтность вида (Залесская 1978, Фарзалиева и Есюнин 2010, 2014), важным фактором, определяющим его распределение, является кислотность подстилки близкая к нейтральной (Залесская и Титова 1980). Это, видимо, соответствует показателям приводораздельного леса. Степень увлажнения лесных подстилок на уровень численности *L. curtipes* влияет незначительно, однако этот вид не переносит затопления и погибает в пределах биотопов, расположенных в ландшафтных понижениях, затапливаемых талыми и

дождевыми водами (Фарзалиева и Есюнин 2010, 2014), что лимитирует обитания *L. curtipes* в прибрежных биотопах.

Одной из доминирующих всеядных групп (особенно по значениям биомассы) почвенных беспозвоночных в экосистемах Окского заповедника были проволочники. В пределах разных участков катены менялось соотношение доли видов проволочников в структуре сообществ почвенных беспозвоночных. У уреза воды, а также в заболоченном березняке численно (около 8% и 28% суммарной численности макрофауны соответственно) и по значениям биомассы (около 16% и 30% суммарной биомассы макрофауны соответственно) преобладали *Athous niger* и *Ampedus balteatus*, в свою очередь в 30 м от старицы и в сосновом лесу – *Selatosomus aeneus* и *Dalopius marginatus*, в сумме составляя около 15 и 30% общей численности и 40 и 30% общей биомассы макрофауны. Согласно В.Г. Долину (1964), *A. niger* и *A. balteatus* относятся к трофической группе всеядных видов с преобладанием хищничества, а *S. aeneus* и *D. marginatus* – к группе всеядных с сильно выраженной фитофагией. Однако высокая доля водного углерода была отмечена как в тканях *A. niger* (0,5 м, 45±8%) и *A. balteatus* (0,5 м, 55±8%), так и *D. marginatus* (5 м, 34±4%). В свою очередь, по данным изотопного состава азота все эти виды могут быть отнесены к хищникам первого порядка (см. 4.1.2). Таким образом, в околородных экосистемах в питании проволочников преобладает преимущественно пища животного происхождения. С другой стороны, поступление водной субсидии, по-видимому, способствует преобладанию наиболее хищной трофической группы личинок шелкунов в прибрежных экосистемах.

Отдельным пунктом для обсуждения является вопрос о существовании разницы в потребляемой доле водной субсидии взрослыми и неполовозрелыми видами беспозвоночных. В рамках данного исследования был изучен изотопный состав пар половозрелых и ювенильных пауков трех семейств (рис.4.57), отобранных в пределах одной пробной площадки: *P. hygrophilus* и *Pirata* sp. 1. cf. *hygrophilus* (Lycosidae), *P. pygmaeum* и *Porrhomma* sp. 1. cf. *pygmaeum* (Linyphiidae), *H. soerenseni*, *H. umbratilis* и *Haplodrassus* sp. 1 (Gnaphosidae). Доля водного углерода между взрослыми и ювенильными особями отличалась значимо только у пауков волков (ANOVA: F=9,7, p=0,045), но не отличалась у пауков-пигмеев (F=1,2, p=0,3) и гнафозид (F=1,1, p=0,36). Величина $\delta^{13}\text{C}$ у пауков не зависит от возраста и стадии развития особи, и определяется только составом пищи (Oelbermann and Scheu 2002). Таким образом, пониженное содержание водного углерода в тканях неполовозрелых пауков отражает меньшую связь с добычей водного происхождения. Мы полагаем, что крупные половозрелые пауки имеют больше возможностей для поимки крупных жертв, в том числе других хищников и даже позвоночных животных (например, личинок земноводных).

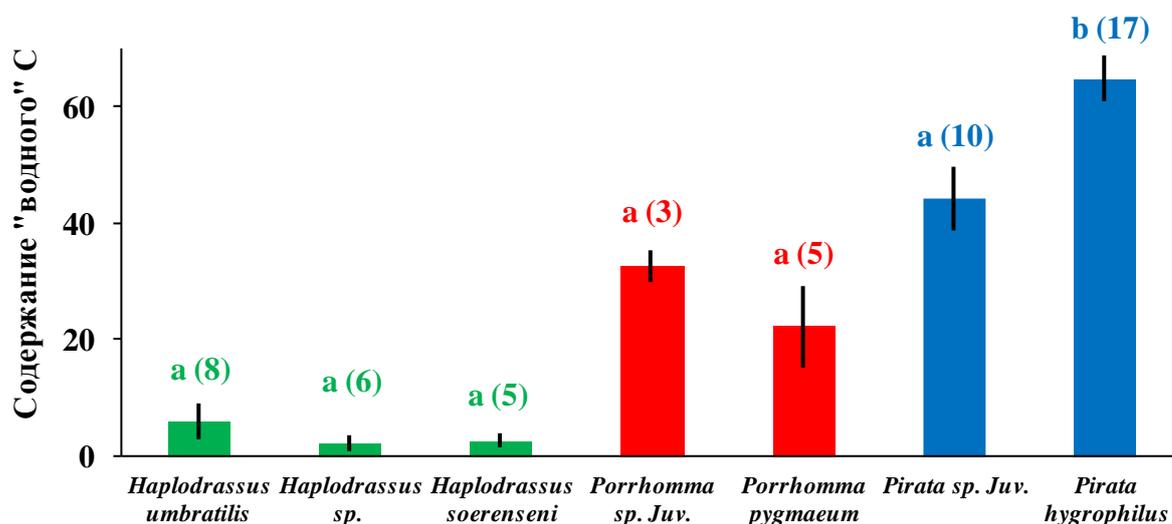


Рисунок 4.57. Доля водного углерода (% , среднее \pm SE) в тканях половозрелых и неполовозрелых пауков семейств Gnaphosidae (зеленые столбцы, площадка 30 м), Linyphiidae (красные столбцы, площадка 0,5 м) и Lycosidae (синие столбцы, площадка 0,5 м). В скобках приведен размер выборки. Значения, обозначенные разными буквами, статистически значимо отличались друг от друга (тест Тьюки, $p < 0,05$), представители разных семейств не сравниваются между собой.

В прибрежных экосистемах **Глубокого озера** мы не смогли использовать изотопный состав углерода для оценки водной субсидии, так как величины $\delta^{13}\text{C}$ наземных и водных беспозвоночных статистически значимо не различались между собой. Ограничением в применении анализа стабильных изотопов углерода в этих целях является изменчивость изотопной подписи первичных продуцентов в водных экосистемах (Keeley and Sandquist 1992). В отличие от $\delta^{13}\text{C}$ наземных растений, изотопный состав углерода водных растений может варьировать в весьма широких границах: разброс величин $\delta^{13}\text{C}$ макрофитов составляет от -50,7‰ до -10,8‰ (Osmond et al. 1981), величины $\delta^{13}\text{C}$ фитопланктона колеблются от -32,6‰ до -15,8‰ (Keough et al 1996, Gu et al. 2006), фитобентоса – от -44‰ до -12,9‰ (Finlay 2004, Piola et al. 2008 цит. по Gladishev 2009). Изотопный состав углерода растений зависит от глубины и типа произрастания (полностью погружённые в воду; с плавающими листьями; возвышающиеся над поверхностью воды), например, некоторые погруженные растения могут в дополнение к CO_2 ассимилировать HCO_3^- (Bain and Proctor 1980). В случае перекрытия величин $\delta^{13}\text{C}$ наземных и водных растений (Keeley and Sandquist 1992), произвести расчет поступающей водной субсидии в наземные экосистемы становится невозможным, либо полученные данные не будут отличаться достоверностью (Doucett et al. 1996 цит. по Ballinger and Lake 2006).

В экосистемах оз. Глубокого наземные и водные растения статистически значимо отличались по $\delta^{13}\text{C}$, но разница величин была минимальна. Значительный разброс величин $\delta^{13}\text{C}$

водных беспозвоночных, перекрывающий $\delta^{13}\text{C}$ наземных беспозвоночных, говорит о большом разнообразии величин $\delta^{13}\text{C}$ основных пищевых ресурсов (Osmond et al. 1981, Gladishev 2009, Котов и др. неопубликованные данные).

С увеличением трофности озера возрастает зависимость зоопланктона от продукции фитопланктона и уменьшается важность аллохтонных источников органического углерода в озерах (Grey et al. 2000). Для взвешенных твердых частиц органического вещества эвтрофных водоемов характерны низкие величины и относительно узкий диапазон вариации величин $\delta^{13}\text{C}$ (Gu et al. 2006). С преобладанием эвтрофирования водоемов наблюдается уменьшение разнообразия фауны, упрощение трофических связей (Даценко 2007), что также может являться причиной небольшого разброса значений $\delta^{13}\text{C}$ водных беспозвоночных в гиперэвтрофной старице реки Пры (Панкова 2012), в отличие от мезотрофного озера Глубокого (Сапелко 2013).

Тем не менее, мы попробовали без использования изотопного состава углерода оценить влияние водной субсидии на наземные сообщества макрофауны – путем сравнения структуры населения почвенных беспозвоночных на разном расстоянии от озера (по данным численности, биомассы и динамической плотности). В структуре населения почвенных беспозвоночных прибрежных биотопов Глубокого озера, рассчитанной на основании биомассы, доминировали сапрофаги (дождевые черви, мокрицы и диплоподы) (рис.4.7а), относительная биомасса которых в пределах пробных площадок, заложенных на разном расстоянии от озера, даже без учета дождевых червей составляла от 57 до 64% (рис. 4.45а). По данным численности доля сапрофагов и фитофагов в сообществе также превышала долю хищников, составляя в сумме от 54% до 56%, и значимо не меняясь с расстоянием (рис. 4.37 б). Даже по данным динамической плотности доля сапрофагов составляла от 38 до 42% (преимущественно за счет мокриц). Таким образом, для структуры почвенного населения характерна однородность по всей длине трансект, чему способствует единство почвенно-растительных, микроклиматических и гидрологических факторов. В тоже время благоприятные экологические условия (например, для почв всех биотопов характерна хорошая увлажненность, наблюдается мощный слой листового опада, интенсивны процессы аккумуляции органического вещества) указывают на отсутствие недостатка в пище *in situ* для превалирующей на всех пробных площадках функциональной группы сапрофагов.

Важным фактором, ограничивающим поступление органического вещества из водных экосистем в наземные, является отсутствие значительных колебаний уровня воды в Глубоком озере (Сапелко 2013), а также резкая граница береговой линии. Это в первую очередь препятствует поступлению органических остатков водного происхождения на побережье – пищи для почвенных сапрофагов. Таким образом, за счет гидрологического режима озера потребление водной субсидии, по всей видимости, ограничено консументами высших

порядков. Однако доминирование сапрофагов в сообществе почвенных беспозвоночных указывает на возможность поддержания высокого обилия хищников и без притока аллохтонных ресурсов. Полученный результат подтверждает предположение о минимальном влиянии субсидии органического вещества из водных экосистем на наземные в случае высокой продуктивности последних, во всяком случае, ее влияние не сказывается на структуре сообществ беспозвоночных в прибрежных биотопах (Marczak et al. 2007; Paetzold et al. 2008). В тоже время, развитая гидрологическая сеть прибрежных экосистем озера Глубокого (наличие небольших водоемов – луж, канав, каналов и т.д.) способствует повсеместному выплоду амфибиотических насекомых (например, комаров), тем самым обеспечивая постоянное поступление этого вида водной субсидии в пределах всей приозерной экосистемы.

Сравнение структуры населения почвенных беспозвоночных побережья Глубокого озера и заболоченных участков Окского заповедника также предполагает отсутствие значимого влияния водной субсидии на сообщества почвенной макрофауны прибрежных экосистем Глубокого озера. Для заболоченного березняка в Окском заповеднике также характерно наличие небольших водоемов и застойный водный режим почв. Однако в отличие от прибрежных экосистем Глубокого озера, в структуре сообществ почвенной макрофауны, рассчитанной по данным численности, биомассы и динамической плотности, абсолютно преобладали хищники, составляя $93\pm 7\%$ ($n=2$), $98\pm 2\%$ и $93\pm 1\%$ соответственно. Рацион некоторых хищников, включая всех пауков-тенетников, состоял более чем на 40% из добычи, трофически связанной с водной средой (например, *A. dorsalis*, *O. helopioides*, *D. fimbriatus*, *S. nitidula*). Формирование структуры почвенного населения в пределах заболоченного березняка происходит под влиянием двух взаимосвязанных абиотических факторов: водной субсидии – в низине аккумулируется поступающее во время половодья аллохтонное вещество, и ежегодное затопление, которое обуславливает доминирование влаголюбивых видов (например, в сообществе пауков $84\pm 5\%$ составляли влаголюбивые виды) и лимитирует обитание видов, не переносящих длительное затопление. Несмотря на перманентное переувлажнение почвы, оба фактора отсутствуют, или очень слабо выражены в прибрежных биотопах Глубокого озера.

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

- Специфика экологических условий. В исследованных экосистемах Окского заповедника высокая кислотность, бедность почвенного покрова органическим веществом, длительность затопление прибрежных и низинных участков, дренированность транзитных и автоморфных

участков катены, лимитируют обилие некоторых групп беспозвоночных, обыкновенно весьма распространенных в лесах умеренного климата (например, мокриц, дождевых червей). В составе населения очень велика доля хищников, пищевой базой которых, по-видимому, служат преимущественно представители мезофауны (энхитреиды, микроартроподы). Совершенно иной характер имеет структура населения в богатых органическим веществом и хорошо увлажненных почвах на берегах Глубокого озера, где макросапрофаги резко доминируют как по численности, так и по биомассе.

- Интенсивность пойменных процессов и характер границы между смежными экосистемами. В Окском заповеднике сезонные колебания береговой линии и поступление аллохтонного органического вещества из водоемов во время половодья способствует некоторому повышению обилия сапротрофных беспозвоночных (мезо– и макрофауна) в прибрежных биотопах. Эти животные, а также вылетающие из водоемов имаго амфибиотических насекомых, формируют легкодоступный пищевой ресурс для хищников. За счет этого ресурса общее обилие хищников и их вклад в общую биомассу почвенных макробеспозвоночных в прибрежных биотопах достоверно повышается. Таким образом, водная субсидия поступает в наземные пищевые сети не только за счет потребления хищниками амфибиотических и водных беспозвоночных, но и за счет разложения мертвой органики, поступающей из водоемов, сапрофагами, которые, в свою очередь, являются пищевым ресурсом для хищных животных. Резкая граница между смежными наземными и водными системами и отсутствие существенного поступления органического детрита из воды на сушу в прибрежных экосистемах Глубокого озера определяют в целом слабое влияние водной субсидии на структуру сообщества почвенных беспозвоночных. Можно полагать, что и в данной ситуации происходит поступление водного углерода в наземные детритные пищевые сети посредством амфибиотических насекомых. Однако мы не смогли оценить мощность этого потока в силу сходства изотопного состава основных продуцентов в водной и наземной экосистемах.

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

водная субсидия может стать важным ресурсом для наземных почвенных беспозвоночных в прибрежных биотопах.

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

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

5.1. Прибрежные экосистемы Белого моря

5.1.1. Изотопный состав беспозвоночных прибрежных экосистем Белого моря

Изотопная подпись $\delta^{13}\text{C}$ древесного опада достоверно ($F=0,4$; $p=0,7$) не отличалась в градиенте удаления от Белого моря, однако с расстоянием наблюдалось снижение ^{15}N . В свою очередь изотопный состав углерода и азота прибрежных злаков резко отличались от древесного опада и составлял $27,2\pm 1\%$ и $2,54\pm 0,5\%$, соответственно. Водоросли *Fucus vesiculosus* имели наивысшие значения как по $\delta^{13}\text{C}$, так и по $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 5.1 а, б) ($-16,3\pm 1,5$ и $4,2\pm 0,7\%$, соответственно) и статистически значимо отличались от наземного опада ($F=111,4$; $p<0,0001$; $F=18,5$; $p=0,001$, соответственно).

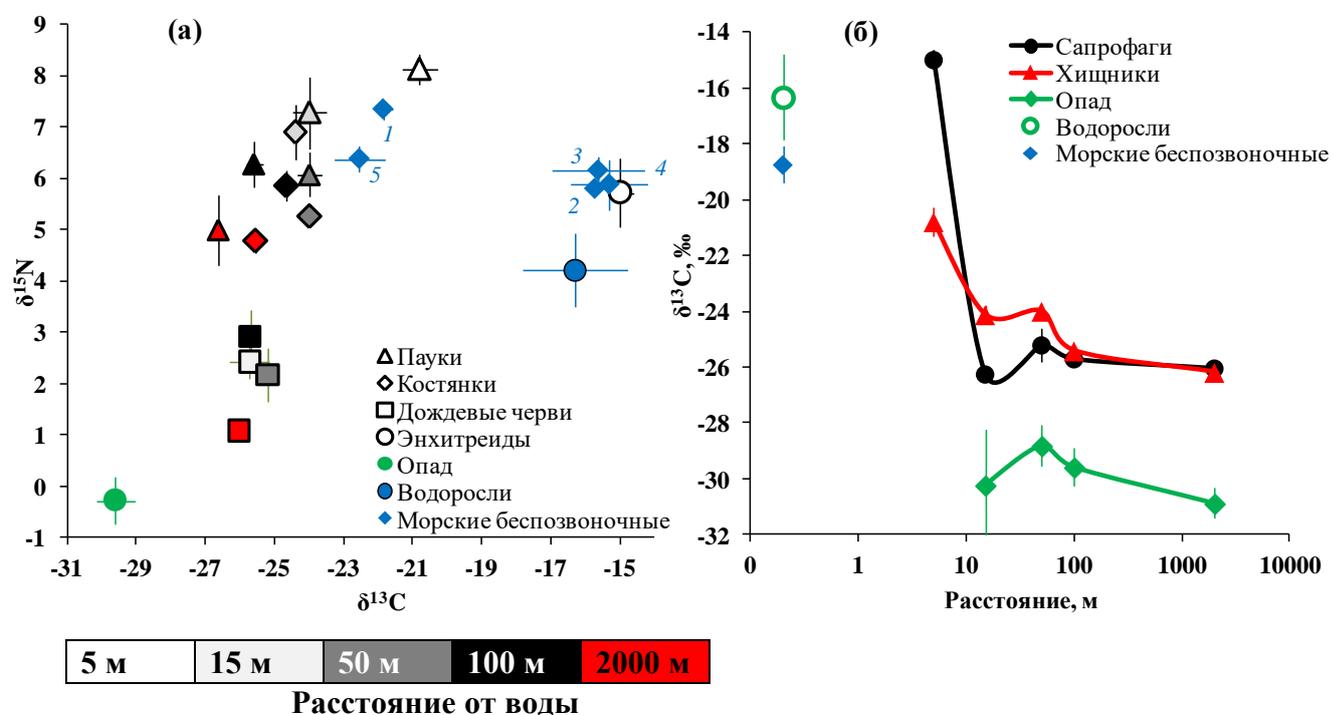


Рисунок 5.1. (а) изотопный состав азота и углерода (величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) беспозвоночных растительных остатков в пределах пробных площадок, расположенных на разном расстоянии от Белого моря. Цифрами отмечены: 1 – *Balanus sp.*, 2 – *Gammarus sp.*, 3 – *Littorina littorea*, 4 – *Littorina obtusata*, 5 – *Mytilus edulis*. Цвет символов отражает разное расстояние от уреза воды; непосредственно на супралиторали (5 м) из почвенных животных зафиксированы только пауки и энхитреиды. (б) – изотопный состав углерода основных трофических групп почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от Белого моря.

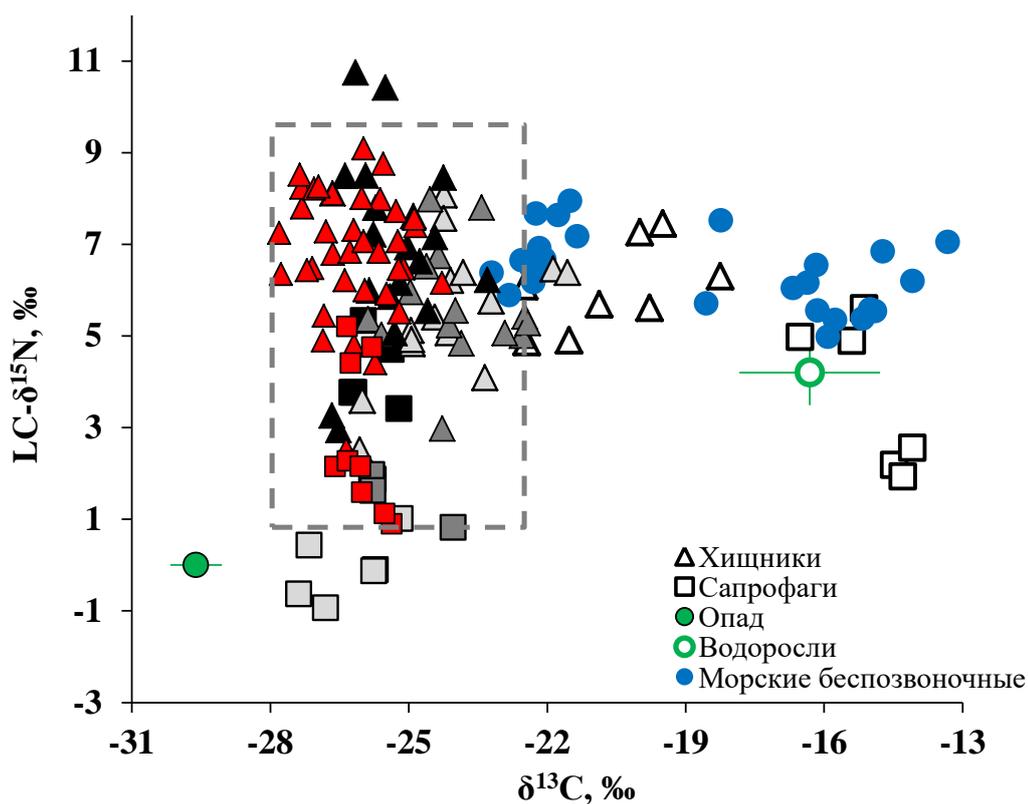
Морские беспозвоночные животные статистически значимо ($F=58,3$; $p<0,0001$) отличались от наземных по изотопному составу углерода (рис. 5.1) и были обогащены ^{13}C относительно наземных. Величины $\delta^{13}\text{C}$ наземных беспозвоночных варьировали в пределах от -

25,7±0,2‰ до -20,8±0,5‰, за исключением энхитреид *Cognettia sphagnetorum* – у них отмечены наиболее высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ (-15,0±0,4‰). Величины $\delta^{13}\text{C}$ морских беспозвоночных колебались в пределах от -22,5±6,4‰ до -15,3±1,1‰.

Изотопный состав углерода дождевых червей (рис. 5.1 б), отобранных на расстоянии 15 м от литорали (-25,7±0,2‰) и в наиболее удаленных биотопах (-25,7±0,2‰) статистически значимо не отличался ($F=2,2$; $p=0,2$), по значениям $\delta^{15}\text{N}$ также достоверной разницы обнаружено не было ($F=0,4$; $p=0,7$). Пауки, отобранные на расстоянии 5 м от моря, имели более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ (-20,8±0,5‰), чем отобранные в 100 м от литорали (-25,6±0,2‰), таким образом, при удалении от моря наблюдалось уменьшение ^{13}C в тканях пауков ($F=24,9$, $p<0,0001$). Наиболее обогащены ^{13}C были представители линифид *Erigone longipalpis* (-19,0±0,8‰) и *Oedothorax apicatus* (19,5±0,0‰), а также пауки-волки *Pirata piraticus* (-20,8±0,4‰). $\delta^{13}\text{C}$ тканей костянок *Lithobius curtipes* статистически значимо в градиенте удаления от моря не отличались ($F=3,4$; $p=0,07$).

Изотопный состав азота тканей хищных беспозвоночных статистически значимо отличался ($F=89,5$; $p<0,0001$) от сапротрофных. Так, величина $\delta^{15}\text{N}$ пауков в 15 м от моря в среднем была равна 7,3±0,7‰, а дождевых червей *Dendrobaena octaedra* 2,4±0,7‰. Трофическое обогащение на один уровень в наземных экосистемах составляло для сапрофагов (исключая энхитреид) относительно древесного растительного опада в среднем 3,1‰, а хищников относительно сапрофагов 3,6‰.

В целом, с расстоянием по трансекте уменьшался процент совпадения изотопных значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ макробеспозвоночных с областью типичных для животных из лесов умеренных широт величин (рис. 5.2). Изотопная подпись 97,8% макробеспозвоночных, отобранных в наиболее удаленной от Белого моря точке (2000 м), попала в данную область, в 50 м от моря процент совпадения составлял немногим менее 89%. В непосредственной близости от уреза воды ни одно животное не попало в эту область.



5 м	15 м	50 м	100 м	2000 м
0%	69,6%	88,9%	91,7%	97,8%

Расстояние от воды

Рисунок 5.2. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от Белого моря. Пунктиром обозначена область, охватывающая 95% значений изотопного состава тканей макробеспозвоночных лесов умеренного пояса. Для хищников и сапрофагов цвет символов отражает расстояние до берега. Проценты (%) в легенде отражают совпадение изотопного состава макрофауны биотопа с диапазоном типичных для наземных биотопов величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ (см. главу 3).

5.1.2. Углерод морского происхождения в рационе наземных беспозвоночных на разном расстоянии от Белого моря

Доля углерода «морского» происхождения в тканях пауков (рис. 5.3), отобранных в 5 м от Белого моря составляла от 53% (*Allomengea scopigera*) до 97% (*Erigone longipalpis*), в 15 м – от 25% (*A. scopigera*) до 50% (*Pardosa agrestis*). Примечательно, что максимальное содержание «морского» углерода отмечено в тканях пауков-тенетников (*Agyrphantes expunctus*, *E. longipalpis*, *Oedothorax apicatus*, *Nerienne clathrata* и др.). В 100 м от моря в рационе пауков пища морского происхождения составляла максимум 19% (*N. clathrata*), причем у герпетобионтных видов доля морского углерода в тканях варьировала от 0% до 18%. В тканях косянок *L. curtipes* доля морского углерода была значительно ниже, чем у пауков и не превышала 23%

(рис. 5.3), однако в пределах литорали ни одной костянки в ходе исследований выявлено не было.

В тканях дождевых червей *Dendrobaena octaedra* доля «морского» углерода в 15 м от уреза воды составляла в среднем $2 \pm 2\%$ (т.е. не отличалась значимо от нуля), у *Lumbricus rubellus* и вовсе «морской метки» обнаружено не было. Среди исследованных шести особей слизней *Arion subfuscus* лишь у одной обнаружено около 5% морского углерода.

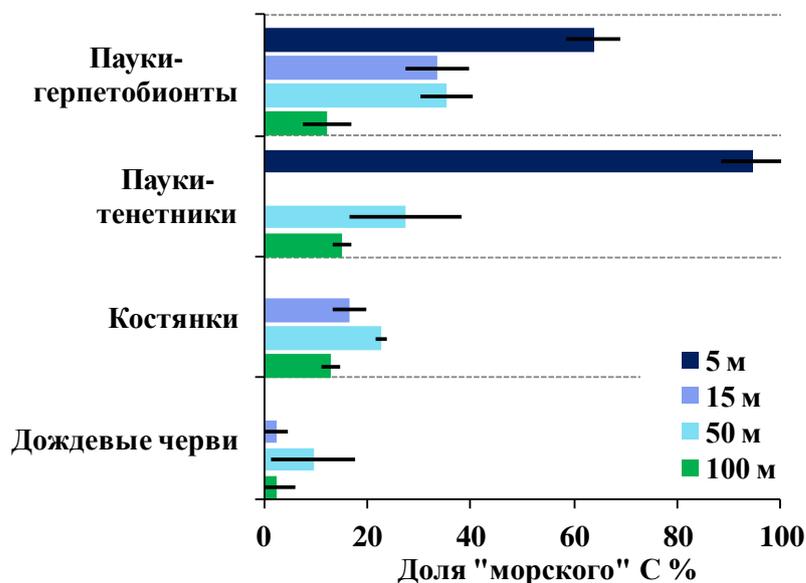


Рисунок 5.3. Содержание в тканях наземных хищных и сапротрофных беспозвоночных «морского» углерода в градиенте удаления от Белого моря.

5.2. Прибрежные экосистемы Черного моря

5.2.1. Изотопный состав прибрежных экосистем Черного моря

Изотопные значения морских водорослей и наземных растений резко различались как по $\delta^{13}\text{C}$ (в среднем $-20,2 \pm 1,6\%$ и $-28,1 \pm 0,4\%$ соответственно), так и по $\delta^{15}\text{N}$ ($8,4 \pm 1,7\%$ и $3,5 \pm 1,5\%$) (рис. 5.4 а, б). Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) наземного растительного опада из биотопов, расположенных на разном расстоянии от моря, достоверных различий не имел ($F=1,7$; $p=0,227$). Однако, изотопный состав азота довольно сильно различался у разных видов наземных растений. Особенно высоки значения $\delta^{15}\text{N}$ были у кустарников *Vitex agnus-castus* и прибрежных злаков *Bromus sterilis*.

Наземные и морские животные достоверно ($F=44,9$; $p<0,0001$) различались по изотопному составу углерода (см. рис. 5.4). Величины $\delta^{13}\text{C}$ наземных хищников и сапрофагов колебались от $-25,4$ до $-20,6\%$, за исключением мокриц (*Chaetophiloscia hastata*), отобранных на побережье ($-18,8 \pm 0,2\%$) и личинок комаров-звонцов ($-16,5\% \pm 0,1\%$). В изотопных значениях $\delta^{13}\text{C}$ морских животных был отмечен довольно большой разброс (от $-12,5$ до $-$

18,9‰), но в целом морские обитатели были значительно обогащены ^{13}C по сравнению с наземными.

При приближении к Черному морю наблюдалось увеличение содержания ^{13}C в тканях сапрофагов и хищников (рис. 5.4 б). В пробах, отобранных на расстоянии 5 м от моря, средняя величина $\delta^{13}\text{C}$ у пауков составила $-20,4 \pm 0,7\text{‰}$, а в пределах удаленных от моря площадок (50 и 100 м) эта величина была значительно ниже ($-24,6 \pm 0,3\text{‰}$ и $-24,3 \pm 0,2\text{‰}$ соответственно).

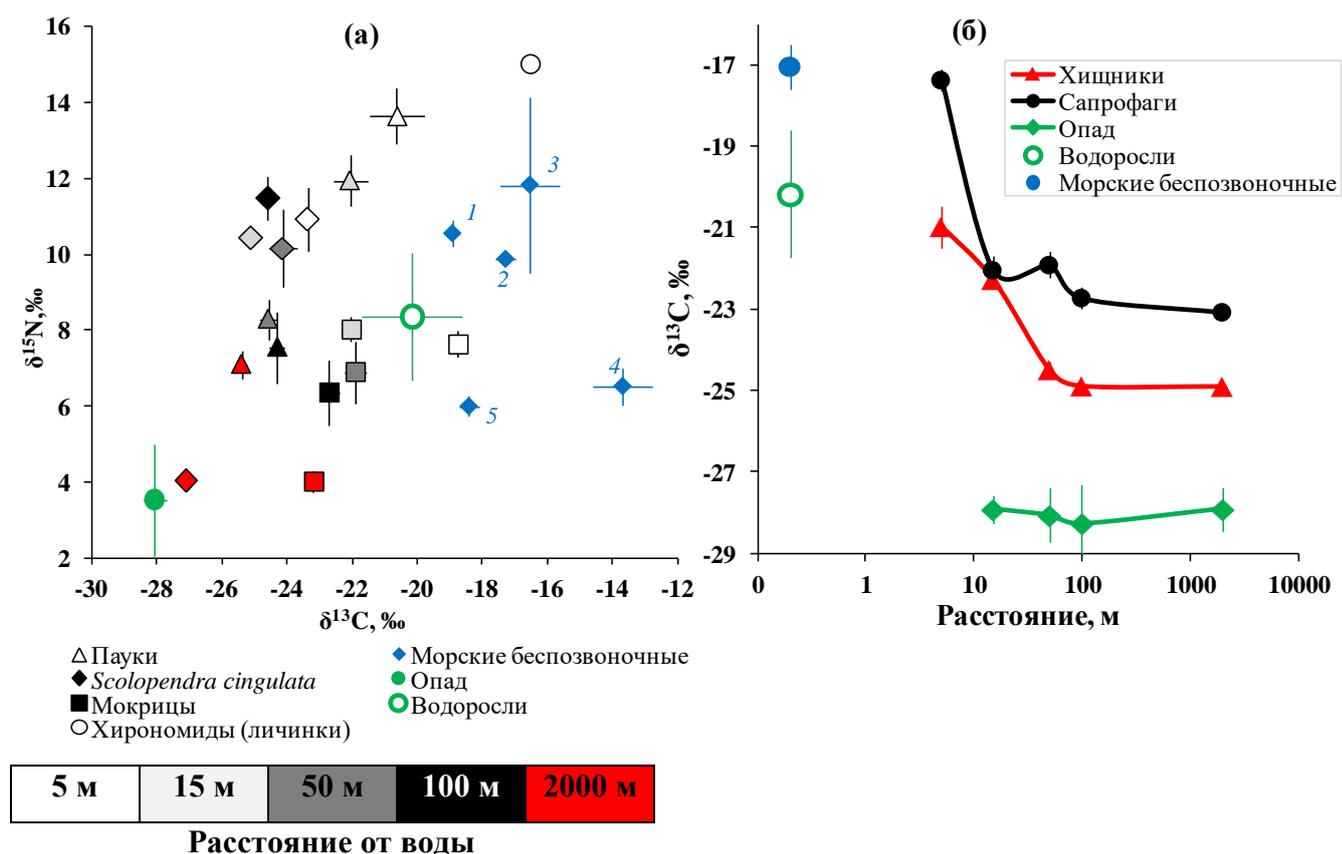


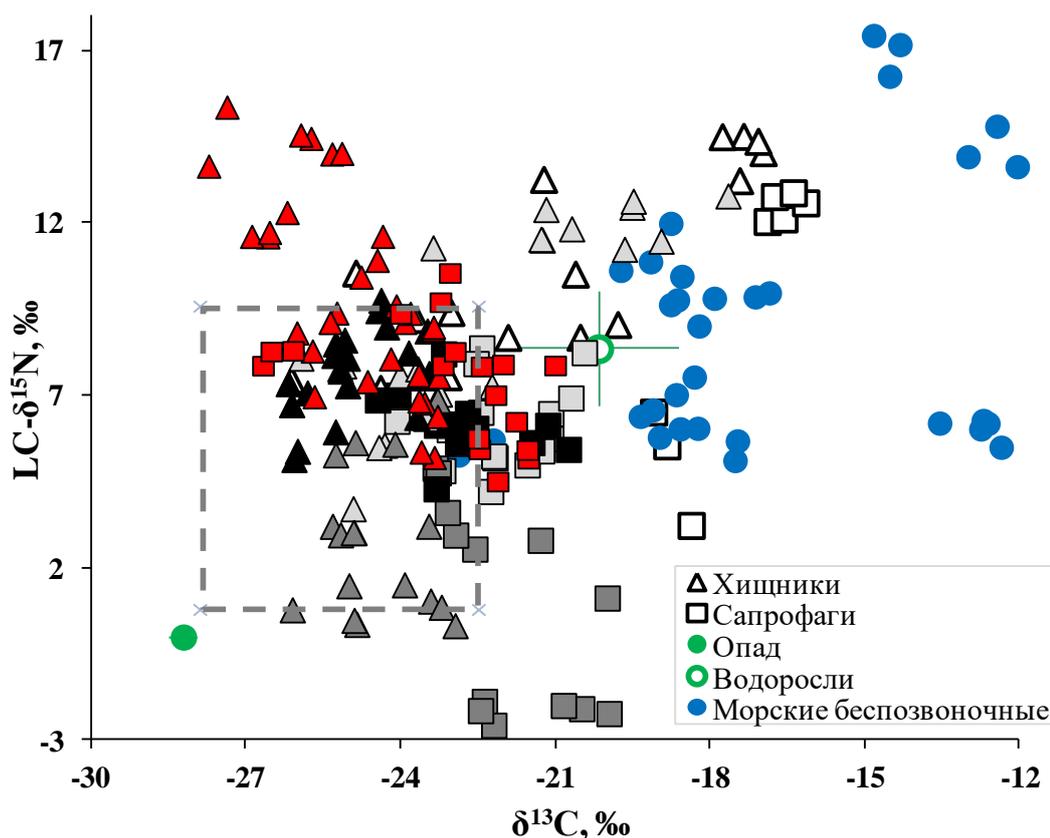
Рисунок 5.4. (а) изотопный состав азота и углерода (величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) беспозвоночных и растительных остатков в пределах пробных площадок, расположенных на разном расстоянии от Черного моря. Цифрами отмечены на рисунке: 1 – *Actinia equina*, 2 – *Athanas nitescens*, 3 – *Gammarus sp.*, 4 – *Pachygrapsus marmoratus*, 5 – *Steromphala divaricata*. Цвет символов отражает разное расстояние от уреза воды. (б) – изотопный состав $\delta^{13}\text{C}$ основных трофических групп почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от Черного моря.

Изотопный состав азота тканей наземных беспозвоночных отражал их трофический уровень (см. рис. 5.4, а). Значения $\delta^{15}\text{N}$ хищных беспозвоночных были достоверно ($F=35,6$; $p<0,0001$) выше, чем у сапрофагов: например, величина $\delta^{15}\text{N}$ у мокриц (*Armadillo officinalis*, *C. hastata* и др.), отобранных в 50 м от берега, составила в среднем $6,9 \pm 0,8\text{‰}$; у пауков (*Hogna radiata*, *Thanatus vulgaris*, *Amaurobius pallidus* и пр.) $8,3 \pm 0,5\text{‰}$, а у сколопендр (*Scolopendra*

cingulata) $10,2 \pm 0,9\%$. Сходная разница $\delta^{15}\text{N}$ в зависимости от трофического уровня животных отмечена во всех биотопах.

Сравнение величин $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$ макрофауны из биотопов, расположенных на разном расстоянии от Черного моря, с областью типичных значений почвенных беспозвоночных умеренных широт показало, что у уреза воды лишь 20,8% (рис. 5.5) изотопных значений педобионтов попадает в «типичную» область, причем с расстоянием процент совпадений увеличивался и в 100 м составлял 87,9%. Полученные данные подтверждают значительный вклад аллохтонных ресурсов в рацион наземных беспозвоночных в непосредственной близости от уреза воды.

В пределах контрольной точки, расположенной на значительном расстоянии от побережья (около 2000 м), только 54% значений $\delta^{13}\text{C}$ и LC- $\delta^{15}\text{N}$ почвенной макрофауны попало в обозначенную область. Это произошло преимущественно вследствие аномально высокого содержания ^{15}N в тканях многих хищников. Этот феномен может отражать целый ряд явлений, в том числе особенности физиологии животных в условиях жаркого и относительно сухого климата, малое участие обедненных ^{15}N коллембол в трофических цепях, общее увеличение длины трофических цепей (разница $\delta^{15}\text{N}$ между опадом и хищными беспозвоночными превышала в некоторых случаях 15%) за счет расширения спектра занимаемых почвенными животными трофических ниш (De Deyn and Van der Putten 2005, Meyer and Yeung 2011, Семенюк и Тиунов 2011). Конечно, необходимо отметить, что представленная на рис. 5.5 область «типичных» величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ макрофауны была рассчитана для лесов умеренного климатического пояса (см. главу 3), а не субтропического, как в данном случае.



5 м	15 м	50 м	100 м	2000 м
20,8%	37,1%	60,0%	87,9%	54,0%

Расстояние от воды

Рисунок 5.5. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$) тканей почвенных беспозвоночных в градиенте удаления от Черного моря. Пунктиром обозначена область, охватывающая 95% значений изотопного состава тканей макробеспозвоночных лесов умеренного пояса. Для хищников и сапрофагов цвет символов отражает расстояние до берега. Проценты (%) в легенде отражают совпадение изотопного состава макрофауны биотопа с диапазоном типичных для наземных биотопов величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\text{LC-}\delta^{15}\text{N}$ (см. главу 3).

5.2.2. Углерод морского происхождения в рационе наземных беспозвоночных на разном расстоянии от Черного моря

Доля «морского» углерода (рис. 5.6) в тканях пауков, отобранных в 5 м от Черного моря, составляла от 42% до 97% и была достоверно ($F=13,2$; $p=0,001$) выше, чем у пауков из более удаленных местообитаний. Наибольшая доля морского углерода была отмечена у *Neoscona adianta*, *Gnaphosa jucunda*, *Nurisia albosignata*, исключение составляли активные пауки-скакунчики *Sitticus damini* (около 2% морского углерода). В 15 м от воды доля углерода морского происхождения в тканях пауков снижалась и в среднем составляла 27%, за исключением *N. adianta* (69%). В 50 м и 100 м от берега доля морского углерода составляла не

более 5% у пауков, ведущих наземный образ жизни, и до 22% – у пауков-тенетников. В целом у пауков-тенетников (*Amaurobius pallidus*, *N. adianta*, *N. albosignata*) в рационе отмечалась большая доля морского углерода, а *N. adianta*, по-видимому, в прибрежной полосе питается исключительно добычей, непосредственно связанной с морем. У сколопендр доля морского углерода на расстоянии 5 м от воды составляла около 37%, а в 100 м от моря не превышала 24%.

В тканях мокриц также обнаружен морской углерод, максимум был отмечен в 5 м от моря и в среднем составлял около 72%. С расстоянием доля морского углерода в тканях мокриц снижалась и в 100 м от Черного моря составляла $8\pm 5\%$. Наиболее связаны трофически с морем были мокрицы *Chaetophiloscia hastata*, отобранные непосредственно на побережье.

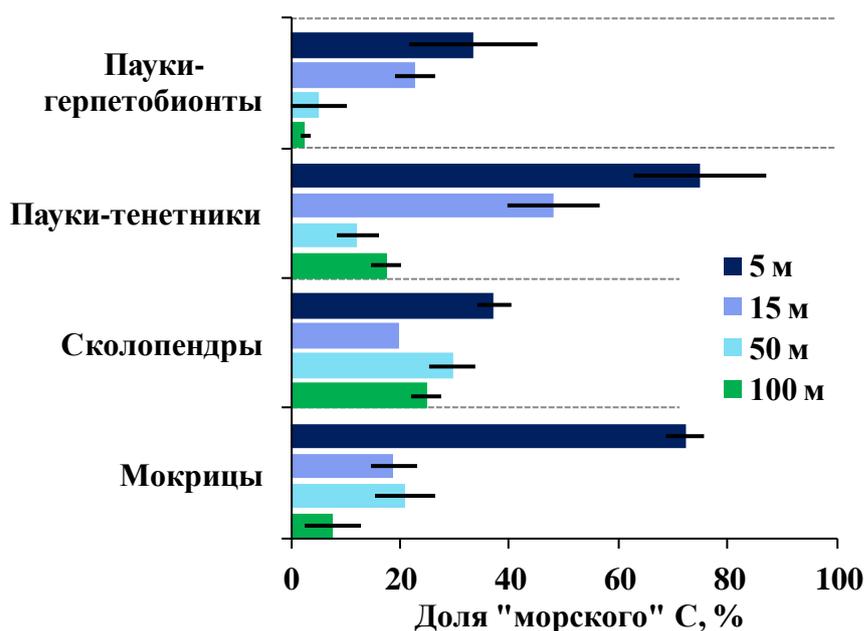


Рисунок 5.6. Содержание в тканях наземных хищных и сапротрофных беспозвоночных «морского» углерода в градиенте удаления от Черного моря.

5.3. Обсуждение результатов главы 5

В целом ресурсы морского происхождения, по-видимому, вносят довольно скромный вклад в энергетику прибрежных почвенных сообществ – зона сильного влияния ограничивается преимущественно литоралью и супралиторалью.

На Черном море это можно связать с отсутствием ярко выраженных приливов и отливов (Степанов и Андреев 1981), что ограничивает количество выносимых на берег водорослей и другого органического вещества морского происхождения – ресурсов для наземных сапрофагов, в том числе личинок летающих насекомых (например, комаров-звонцов). Однако даже количество выносимой на берег органики, по-видимому, не является решающим фактором. Так, на Белом море приливно-отливная зона гораздо шире и в пределах

супралиторали образуется обширная полоса из вынесенных на берег водорослей, однако и в этой ситуации уже в 100 м от берега моря изотопная подпись беспозвоночных зачастую не несет в себе явных следов морского углерода (в тканях герпетобионтов в среднем не превышает 14%).

Наибольшее влияние латерального переноса ощущают на себе сапрофаги, питающиеся непосредственно морскими выбросами (например, личинки хирономид (100% водного углерода), мокрицы *Ch. hastata* (72±4%)), и хищники-генералисты, поедающие их (например, пауки *Pardosa agrestis* (55±1%, Белое море) или *Hogna radiata* (42±0%, Черное море)). Среди герпетобионтных пауков встречаются виды, в летний период специализирующиеся на охоте в приливной зоне (Paetzold et al 2008, Morse 1997). Такая специализация объясняет содержание 74±6% морского углерода в тканях обитающего на литорали *Pirata piraticus*, , причем известно, что данный вид может охотиться непосредственно на пленке воды, а при опасности даже нырять (Ludwig 2003).

Особенно значимое влияние водная субсидия оказывает на хищных беспозвоночных, специализирующиеся на летающих насекомых (рис. 5.2.), таких как тенетные пауки и пауки-плеваки. Значительную долю рациона этих животных составляют двукрылые, личинки которых развиваются в скоплениях водорослей: в беломорских экосистемах – это, например, *Erigone longipalpis* (до 94±6%), *Oedothorax apicatus* (до 90±1%), в причерноморских – *Neoscona adianta* (до 97±2%), *Nurscia albosignata* (до 53±18%), *Scytodes thoracica* (25±0% в 50 м от моря).

У представителей других исследованных групп почвенного населения выявлена весьма небольшая зависимость от ресурсов морского происхождения, даже в прибрежной зоне. Например, изотопный состав мокриц причерноморских экосистем практически не различался на расстоянии 15 м и 100 м от моря (за исключением вышеупомянутых *Ch. hastata*), а в тканях дождевых червей экосистем Белого моря морская метка фактически отсутствовала и черви, отобранные в 15 м от Белого моря, статистически значимо ($F=0,2$, $p=0,6$) не отличались от отобранных на контрольной площадке. Также водный углерод не был зафиксирован у слизней *Arion subfuscus*, отобранных в непосредственной близости от Белого моря, несмотря на то, что в спектр питания этого сапрофага-генералиста могут входить водоросли, живые растения, экскременты, личинки и мертвые животные (Beyer and Saari 1978; Pearse et al. 1987; Стойко и Булавкина 2010). Одним из факторов, ограничивающих освоение наземными сапрофагами ресурсов (органических остатков) морского происхождения может быть высокое содержание солей. Как слизи, так и дождевые черви (Edwards 2004) избегают субстратов с высоким содержанием свободных ионов Na и K.

Таким образом, проведенные нами на морских побережьях исследования в основном подтверждают ранее обнаруженные закономерности (см. главу 4). В данном случае мы не

исследовали структуру почвенного населения, но устойчивая разница изотопного состава углерода и азота между морскими и наземными системами дала возможность оценить значимость водной субсидии в энергетике доминирующих групп почвенных беспозвоночных, а также оценить зону распространения влияния водоема. Как и в случае с пресными водоемами, зона влияния водной субсидии была невелика, хотя условия на побережье морей, казалось бы, должны способствовать более активному распространению «водного» углерода вглубь материка (приливы, штормовые выбросы, сильные ветра). Тем не менее, значимая доля водного углерода в составе тканей почвенных беспозвоночных отмечается только в непосредственной близости от побережья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные указывают на возможность тесной зависимости сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах от аллохтонного органического вещества, поступающего из водных экосистем. Основными акцепторами водной субсидии являются хищные беспозвоночные, специализирующиеся на потреблении вылетающих из воды насекомых и развивающихся в прибрежных выбросах беспозвоночных. Однако значимость этого источника энергии ограничивается весьма узкими границами (рис 4.32). Роль водной субсидии сильно зависит от интенсивности пойменных процессов, устойчивости границ между смежными экосистемами, обеспеченности наземных экосистем автохтонными ресурсами. Влияние водной субсидии в модельных экосистемах Окского заповедника, для которых характерно поступление водной органики в наземные биотопы во время половодья, а почвы бедны органическим веществом, весьма существенно: энергетический баланс представителей всех функциональных групп почвенных беспозвоночных на побережье в значительной степени основан на аллохтонном веществе. Схожая ситуация характерна для галечниковых побережий Черного моря. В подобных условиях водная субсидия является важным фактором, способным поддерживать высокое обилие и видовое разнообразие почвенной макрофауны. С другой стороны, в экосистемах с обилием автохтонных ресурсов, как в случае с побережьем оз. Глубокого, роль водной субсидии, по-видимому, незначительна. Во всяком случае, ее влияние не сказывается на структуре сообществ беспозвоночных в прибрежных биотопах.

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

мобильных почвенных хищников на расстоянии до 30 – 50 м от водоема. Таким образом, водная субсидия может влиять на структуру сообщества почвенных беспозвоночных не только путем увеличения общей ресурсной базы, но и путем увеличения пресса хищников на сообщества почвенных сапрофагов и микробофагов. Оценка экосистемных последствий этого явления выходит за пределы задач данной работы.

ВЫВОДЫ

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

Благодарности

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

На разных этапах работа была поддержана РФФИ (проекты №11-04-00948, 11-04-00245 и 14-04-01824), Министерством образования и науки РФ в рамках ФЦП «Разработка масс-спектрометрических методов оценки функционального разнообразия почвенных животных и его роли в поддержании устойчивости экосистем» (ГК №16.515.12.5006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авдонин В.В., Петрова-Никитина А.Д. Таксономический состав, пространственное распределение и трофические отношения клещей (Acariformes, Parasitiformes) на каменистой супралиторали Черного моря // Пробл. почв. зоол.: Биоразнообразие и жизнь почв. системы: Матер. 2-го (12-го) Всерос. совещ. по почв. зоол. (Москва, 1999). М. 1999, с. 11-12.
2. Алисов Б. П. Умеренно теплая погода летом в Подмоскowie // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 1968. №3. С. 56-68.
3. Алисов Б.П. Климаты СССР. М.: МГУ, 1956. 128 с.
4. Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В. Р., Мамай И. И., Низовцев В.А., Хрусталёва М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: Издательство СГУ, 1997. 299 с.
5. Арнольди К.Б., Гиляров М.С. Почвенная фауна средиземноморских местообитаний Северо-Западного Кавказа и ее значение для их характеристики // Зоологический журнал. 1958. Том 37. Вып. 6. С. 801-819.
6. Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б., Воробьева И. Г. Почвенная мезофауна долины среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл) // Поволжский экологический журнал. 2014. №4. С.452-462.
7. Бастраков А.И., Рыбалов Л.Б. Распределение массовых видов жужелиц по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 307-311.
8. Безкорвайная И.И. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем Енисейского меридиана. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Красноярск, 2009. 41 с.
9. Беклемишев В.Н., Четыркина И.А. К биологии половодья. О судьбе дождевых червей во время весеннего половодья / Вопросы экологии и биоценологии. Т. 2. Л., 1935. С.120-135.
10. Бианки В.В. Природа Кольско-Беломорского региона (краткое физико-географическое и биологическое описание) / Флора и растительность Белого и Баренцева морей. Мурманск, 1996. С. 4-57.
11. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
12. Биологический энциклопедический словарь [ред. М. С. Гиляров]. М.: Советская энциклопедия, 1986. 649 с.
13. Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г. Залесская Н.Т., Захаров А.А., Петрова А.Д., Суворов А.А., Воробьева Е.Г. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. 312 с.

14. Валькова С.А. Комплексы беспозвоночных-сапрофагов в лесных экосистемах Кольского Севера. Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 30 с.
15. Вернадский В. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 360 с.
16. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
17. Воинков А.А. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Селенгинского среднегорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2007. 23 с.
18. Галимов Э. М. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука, 1981. 247 с.
19. Гельцер Ю.Г. О почвенной фауне в пойме среднего течения р. Клязьмы / Пойменные почвы Русской равнины. М.: МГУ, 1963. С. 123-140.
20. Герасимов И. П. Коричневые почвы – главный генетический тип почв средиземноморских (аридных субтропических областей) / Очерки по физической географии зарубежных стран. М.: АН СССР, 1959. С.127-139.
21. Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. № 4. С. 48-77.
22. Гиляров М.С. Почвенная фауна и жизнь почвы // Почвоведение. 1939. № 6. С. 3-15.
23. Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. 1951. Т. 31, вып. 2. С. 161-169.
24. Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) / Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975а. С.12-29.
25. Гиляров М.С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод / Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975б. С. 30-16.
26. Гиляров М.С., 1939. Почвенная фауна и жизнь почвы // Почвоведение. № 6. С. 3-15.
27. Гладышев М.И., Харитонов А.Ю., Попова О.Н., Сущик Н.Н., Махутова О.Н., Калачёва Г.С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // Доклады Академии наук. 2011. Т. 438. № 5. С. 708-710.
28. Глазов Д.М., Лямин О.И. Мониторинг выброшенных на берег останков черноморских дельфинов на побережье полуострова Абрау / Природа полуострова Абрау (ландшафты, растительность и животное население) [ред. О.А. Леонтьева]. М.: МГУ, 2000. С. 100-116.
29. Глинка Н.Л. Общая химия. 24-е изд. Л.: Химия, 1985. 702 с.
30. Гонгальский К.Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17, № 4. С. 95-103.

31. Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А. Почвенная мезофауна субсредиземноморских экосистем полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 7. С. 813-819.
32. Гончаров А.А., Кузнецов А.И., Дьяков Л.М, Тиунов А.В. Трофические связи почвенных членистоногих с водными экосистемами в Окском заповеднике (по данным изотопного анализа) // Известия ПГПУ им. В.Г.Белинского. 2011. №25. С. 337-344.
33. Гончаров А.А., Тиунов А.В. Трофические цепи в почве // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74. № 6. С. 450-462.
34. Государственный доклад «О состоянии и использовании водных ресурсов Российской Федерации в 2009 году». М.: НИИ-Природа, 2010. 288 с.
35. Грабеклис А.Р., Стриганова Б.Р. Особенности распределения почвенной мезофауны в зандровом ландшафте Центральной России (Южная Мещера) / Пробл. почв. зоол.: Биоразнообразие и жизнь почв. системы: Матер. 2-го (12-го) Всерос. совещ. по почв. зоол. М. КМК, 1999. С. 37-38.
36. Гусева О.Г. Напочвенные хищные жесткокрылые и пауки в агроландшафтах Северо-Запада России // Дис. ... док. биол. наук. Санкт-Петербург, 2014. 342 с.
37. Гусева О.Г., Жарина Н.Л., Жаворонкова Т.Н. Видовой состав и структура доминирования жуужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в садах Северо-Запада России // Вестник защиты растений. 2010. №4. С. 23-31.
38. Даценко Ю.С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. Москва: ГЕОС, 2007. С. 252.
39. Демина И.В. Роль куликоморфных насекомых (Diptera, Nematocera) в формировании потоков вещества и энергии через границу «вода – воздух» пойменных озёр р. Волга (Саратовская область). Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2013. 220 с.
40. Демина И.В., Ермохин М.В., Полуконова Н.В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу «вода-воздух» пойменных озер р. Волга. // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13. № 3. С. 85-94.
41. Добровольский В.В. Геохимическое земледование : учеб. пособие для студентов вузов, обучающихся по специальности «География» / В.В. Добровольский. М. : Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2008. 207 с.
42. Добровольский Г.В., Гельцер Ю.Г. Почвенно-фаунистические наблюдения в пойме р. Клязьмы // Встн. Моск. Ун-та. Сер. биол, почв., геол., геогр. 1958. №4. С. 81-91.

43. Долгин М.М., Колесникова А.А., Конакова Т.Н. Почвенная мезофауна среднетаежных лесов республики Коми // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Естественные науки. 2012. №3. С. 73-83.
44. Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) Европейской части СССР. Киев: Урожай. 1964. 206 с.
45. Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978. 124 с.
46. Жизнь растений. В 6-ти Т. М.: Просвещение, 1974-1982.
47. Залесская Н.Т. Определитель многоножек-костянок СССР. М.: Наука, 1978. 212 с.
48. Залесская Н.Т., Рыбалов Л.Б. Фауна мокриц (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) Москвы и Московской области / Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 170-178.
49. Залесская Н.Т., Титова Л.П., Головач С.И. Фауна многоножек (Myriapoda) Подмосковья. / Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 179-200.
50. Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. [ред. В.Е.Соколов]. М.: Мысль, 1989. 287 с.
51. Зенкова И.В., Пожарская В.В., Похилько А.А. Высотное распределение почвенной фауны Хибин // Почвоведение. 2011. № 9. С. 1083-1093.
52. Иванов А.Н., Бочкарев Ю.Н., Козлов Д.Н., Хауг А.А. Основные черты природы полуострова Абрау / Природа полуострова Абрау. М.: МГУ, 2000. С.3-15.
53. Ивлев А.М. Биогеохимия. М.: Высш. шк., 1986. 127 с.
54. Карпович В.Н. Кандалакшский заповедник. Мурманск, 1984. 160 с.
55. Карта России. Московская область. М-б. 1:50 000. Генеральный штаб. 1962-1991.
56. Карта России. Мурманская область. Лувеньга. М-б. 1:50 000. Генеральный штаб. 1994.
57. Карта РСФСР Краснодарский край и Адыгейский АО Краснодарского края, УССР Крымская область. Генеральный штаб, 1979.
58. Карта СССР. РСФСР Рязанская область. Лубяники. Генеральный штаб. 1981.
59. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: КМК. 2008. 384 с.
60. Качур А.Н. Некоторые данные о химическом составе атмосферных осадков приморской части Среднего Сихотэ-Алиня // Природа и человек. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 149-152.
61. Клочкова Н. Г., Березовская В. А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток; Петропавловск-Камчатский: Даль-наука, 1997. 155 с.

62. Комплексные исследования водохранилищ. Вып. 3. Можайское водохранилище [ред. В.Д. Быков, К. К. Эдельштейн]. М: Изд-во Моск. Ун-та, 1979. 467 с.
63. Конакова Т.Н. Разнообразие и экология герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в лесах подзоны средней тайги республики Коми. Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 193 с.
64. Конакова Т.Н., Колесникова А.А. Формирование и распределение группировок Carabidae и Staphylinidae по градиенту влажности в еловых лесах Республики Коми // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. №25. С. 346-352.
65. Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Введение в биогеоценологию: Учебн. Пособие. М.: МГУ, 1990. 105 с.
66. Криволицкий Д.А., Рубцова Э.И. Зависимость формирования почвенной мезофауны сосняков и лиственничников от гидротермического режима почвы // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Влияние гидротермического режима на структуру и функционирование биогеоценозов». Сыктывкар, 1987. С. 130-131.
67. Кривошеина М.Г. Роль водной среды в становлении отряда двукрылых (Insecta: Diptera) // Русский энтомологический журнал. 2005. Т. 14. № 1. С. 29-40.
68. Крыжановский О.Л., 1983. Жесткокрылые СССР // Л.: "Наука". 341с.
69. Крышталь О.П. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра // Зоол. журн. 1955. Вып. 1. Т. 34. С. 120-139.
70. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1960. 323 с.
71. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО "Прометей" МПГУ, 2005. 244 с.
72. Лавренко Е.М., Исаченко Т.И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение Европейской части СССР / Е.М. Лавренко. Избранные труды. СПб: Изд-во СПбГУ, 2000. С. 527-542.
73. Левицкий С.С. Список высших растений Окского государственного заповедника // Труды Окского государственного заповедника. Вологда. 1960. Вып. 3. С. 201-245.
74. Леонтьева О.В., Кривопалова С.А. Комплексы жуков (Coleoptera, Carabidae) склоновых местообитаний северо-востока самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. 1999. Т. 1. № 2. С. 193-200.
75. Лопатин И.К. Эколого-географический анализ энтомофауны интразональных биотопов степной зоны УССР // Сборник биол. Факультета Одес. Ун-та. 1953. №6.

76. Лушникова Т.Ю., Гонгальский К.Б. Почвенная мезофауна // Государственный природный заповедник «Утриш». Атлас. Научные труды. [ред. Г.Н. Огуреева]. Анапа, 2013. Т 2. С. 38-39.
77. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009. №12. С. 1432-1445
78. Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука, 1974. 257 с.
79. Максимова В.Ф., Кузнецова Е.И. Рельеф и экологические особенности размещения лесной растительности прибрежной зоны полуострова Абрау // Вестник Московского ун-та. 1995. Сер. 5, география. №6. С 48-53.
80. Мартыненко А.Б., Омелько М.М., Остапенко К.А., Ли Х.С. Первые данные по биотопическому распределению насекомых и паукообразных на морском побережье российского дальнего востока // Вестник СамГУ. 2006. № 6-1. С. 246-264.
81. Мензбир М. А. Птицы. Библиотека Естествознания [ред. П. И. Броунов, В. А. Фаусек]. «Брокгауз-Ефрон», 1904-1909г. 1231 с.
82. Михайлов В. Н., Добровольский А. Д., Добролюбов С. А. Гидрология: Учебник. М.: Высшая школа, 2005. 464 с.
83. Нагуманова Н.Г. Почвенные беспозвоночные в гидрологическом ряду бузулукского бора // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 5. С. 96-103
84. Нечаев В.А., Мартыненко А.Б., Бочарников В.Н. Животные в экосистемах морского побережья на юге российского дальнего востока. Ч. I. таксономический обзор // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2005. № S11. С. 109-116.
85. Огуреева Г.Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М.: МГУ, 1991. 80 с.
86. Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сулова Е.П., Швергунова Л.В. Карта растительности Московской области. (1: 200 000). М.: Экор. 1996.
87. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т.1. 325 с.; Т. 2. 373 с.
88. Ожинский И.С. Конгломерат Турьего мыса // Известия АН СССР. Серия геологическая. № 1. 1938. С. 95-105.
89. Окский заповедник: история, люди, природа [ред. В.П. Иванчев]. Рязань, 2005. 499 с.
90. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Том 2. Жесткокрылые и веерокрылые. [ред. Г.Я. Бей-Биенко]. М.-Л. «Наука», 1965. 668 с.
91. Панкова Н.Л. Типология водоемов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: «Голос губернии», 2012. Вып. 27. С. 285-314.

92. Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
93. Перовщиков А.А. Морфологические и гидродинамические особенности днищ долин малых рек и их роль в процессах пойменной аккумуляции // Вестник Удмуртского Университета. 2006. Т. 11. С. 119-126.
94. Перельман А.И., Касимов Н.С. Геохимия ландшафта. М.: Астрей-2000, 1999. 763 с
95. Полежаева А.Ю. Особенности фауны почвенных жесткокрылых (Coleoptera) в условиях неоднородной структуры рельефа речной поймы // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 403-405.
96. Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). М.-Л., 1953. С. 120
97. Попова О.Н., Харитонов А.Ю. Оценка выноса вещества стрекозами из водоёмов на сушу в лесостепи Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2012. №.1. С.49-56.
98. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника [ред. М.С. Гиляров]. М.: Наука, 1986. 312 с.
99. Пржиборо А.А., Щадрин Н.В. Массовая встречаемость мух рода Ephydra (Diptera, Ephydriidae) в прибрежной зоне гиперсоленых лагун в восточном Крыму // Морской экологический журнал. 2012. Т.11, №1. 24 с.
100. Приклонский С.Г., Тихомиров В.Н. Окский заповедник. М.: Мысль, 1989. С. 52-75
101. Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов Северного Вьетнама // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 1. С. 117-132.
102. Разумовский Л.В., Гололобова М.А. Реконструкция температурного режима и сопряженных гидрологических параметров по диатомовым комплексам из озера Глубокого // Вод. ресурсы. 2008. Т. 35. № 4. С.490-504.
103. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 1938.
104. Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям: три публ. лекции, читанные ординарным профессором К. Рулье в 1851 г. М.: Моск. ун-т, 1852. 121 с.
105. Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. Структурно-функциональная организация населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов северо-западной Карелии // Почвоведение. 2011. №11. С. 1344-1354.
106. Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Экология прибрежно-водной растительности. М.: НИИ-Природа, РЭФИА, 2004. 220 с.
107. Сазонова О.Н., 1970. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор // Средообразующая деятельность животных (Материалы к совещанию 17–18 декабря 1970 г.). М.: Изд-во МГУ. С. 65-71.

108. Сапелко Т.В., Смирнов Н.Н., Щерочиньска К., Хасанов Б.Ф., Баянов Н.Г., Кузнецов Д.Д., Антипушина Ж.А. История озера Глубокое (Московская область) по результатам анализа донных отложений // Доклады Академии наук. 2013. Т. 450. № 3. С. 344.
109. Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Микляева И.М., Огуреева Г.Н., Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных государств, масштаб 1:8000000. Карта; пояснительный текст и легенда к карте. М.: МГУ, 1999. 64 с.
110. Семенина Е.Э. Изотопный анализ трофической дифференциации почвообитающих коллембол. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2010. 138 с.
111. Семенюк И.И. Трофическая и топическая специализация диплопод (Diplopoda, Mugiapoda) как механизм поддержания видового разнообразия таксоцено. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2012. 161 с.
112. Семенюк И.И., Тиунов А.В. Трофическая дифференциация видов в сообществе диплопод (Diplopoda, Mugiapoda) по данным изотопного анализа / Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: КМК, 2011. С. 254-273.
113. Сергеева Т.К., Бызова Ю.Б., Уваров А.В. Беспозвоночные животные – обитатели скоплений отмерших водорослей на островах Кандалакшского залива / Почвенная фауна Северной Европы. М.: Наука, 1987. С. 69-74.
114. Серегин А. П., Сулова Е. Г. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Малый Утриш / Ландшафтное и биологическое разнообразие Северо-Западного Кавказа. М.: МГУ, 2007. С. 104-174.
115. Скворцов В.Э. Стрекозы Восточной Сибири и Кавказа: Атлас-определитель. М.: КМК, 2010. 623 с.
116. Стебаева С.К. 1966. Экологическая характеристика ногохвосток (Collembola), населяющих почвы Северной Барабы // Зоол. ж. Т. 45. Вып. 8. С. 1144-1159.
117. Степанов В. Н., Андреев В. Н. Черное море (Ресурсы и проблемы). Л.: Гидрометеиздат, 1981, 160 с.
118. Стойко Т.Г., Булавкина О.В. Определитель наземных моллюсков лесостепи правобережного Поволжья. М.: КМК, 2010. 96 с.
119. Стриганова Б. Р. Изменения структуры и биоразнообразия животного населения почвы на лесостепной катене в Центральной России // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 2. с. 191-208.
120. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
121. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: КМК, 2005. 234 с.

122. Сукачев В. Н. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» / Основы лесной биогеоценологии [ред. В. Н. Сукачев, Н.В. Дылис]. М.: Наука, 1964. С. 5-49.
123. Танасевич А.В., Камаев И.О. Пауки Кольского полуострова (Arachnida: Aranei) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2011. №1. С. 7-32.
124. Тиунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. 2007. №4. С. 475-489.
125. Тихомиров В.Н., Самарина Б.Ф., Волоснова Л.Ф. Флора сосудистых растений Окского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1987.
126. Тихомирова А.Л. Морфологические особенности и филогенез стафилинид. М., 1973. 190 с.
127. Тыщенко В.П. Определитель пауков европейской части СССР. М: Наука, 1971. 280 с.
128. Утробина Н.М. К фауне щелкунов поймы р. Кама в Татарской АССР // Изв. Казан. филиала АН СССР. Сер. биол. наук. 1958. №6. С. 165-171.
129. Фарзалиева Г.Ш., Есюнин С.Л. Структура населения многоножек-костянок (Chilopoda, Lithobiomorpha) на ландшафтном профиле лесостепного Зауралья. Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 9. С. 1070-1075.
130. Фарзалиева Г.Ш., Есюнин С.Л. Структура и сезонная динамика населения многоножек (Chilopoda, Diplopoda) в южной тайге пермского Предуралья // Зоологический журнал. 2014. Том 93. № 1. с. 65-80.
131. Ферронский В.И., Поляков В.А. Изотопия гидросферы Земли. М.: Научный мир, 2009. 632 с.
132. Хёфс Й. Геохимия стабильных изотопов. Перевод с англ. М.: Мир. 1983. 200 с.
133. Холл Д., Рао К. Фотосинтез. М.: Мир, 1983. 134 с.
134. 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 (Coleoptera, Carabidae) и его изменения в онтогенезе // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. №, С. 336-344.
135. Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. М: Просвещение. 2004. 416 с.
136. Чертопруд М. В. Гидробиологические экскурсии в Подмосковье. М.: МГУ, 2003. 48 с.
137. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
138. Шилейко А.А. Наземные моллюски (Mollusca, Gastropoda) Московской области / Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 144-169.
139. Шляхов С.А. Почвы российского побережья Японского моря, их классификация и свойства. Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1996. 18 с.

140. Национальный атлас почв Российской Федерации [ред. Г.В. Добровольский, С.А. Шоба]. Москва: АСТ, 2011. 632 с.
141. Щербаков А.П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М.: Наука, 1967. 380 с.
142. Abd El-Wakeil K.F. Trophic structure of macro- and mesoinvertebrates in Japanese coniferous forest: Carbon and nitrogen stable isotopes analyses // *Biochem. Syst. Ecol.* 2009. V. 37. P. 317-324.
143. Afonin A.N., S.L. Greene N.I. Dzyubenko, Frolov A.N. Interactive agricultural ecological atlas of Russia and neighboring countries. Economic plants and their diseases, pests and weeds. Saint Petersburg, 2009. <http://www.agroatlas.ru>
144. Akamatsu F., Toda H., Okino T. Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios // *Ecol. Res.* 2004. V. 19(6). P. 655-662.
145. Altabet M. Isotopic tracers of the marine nitrogen cycle: Present and past / *Marine organic matter: biomarkers, isotopes and DNA* [eds. J.K.Volkman]. Berlin: Springer-Verlag, 2006. P. 251-293.
146. 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.
147. Andersson G., Meidell B.A., Scheller U., Winqvist J-Å, Osterkamp Madsen M., Djursvoll P., Budd G., Gärdenfors U. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Mångfotingar Myriapoda. Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. 351 p.
148. Arndt W., Gaedicke L., Hollens H., Kloster N., Krech P., Wertebach T.-M., Wunsch Y. Ökologie von Webspinnengemeinschaften in Moorgebieten. Studienprojekt, AG Biozöologie, 2007. 65 s.
149. Bain J.T., Proctor M.C.F. The requirement of aquatic bryophytes for free CO₂ as an inorganic carbon source: some experimental evidence // *New Phytol.* 1980. V. 86. P. 393-400.
150. Ballinger A., Lake P.S Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // *Marine and Freshwater Research.* 2006. V. 57. P. 15-28.
151. Barber A.D. Key to the identification of British centipedes. Shrewsbury: Field Studies Council, 2008. 99 p.
152. Barker R.D., Vestjens W.J.M. The Food of Australian Birds. II. Passerines. Melbourne: CSIRO Publishing, 1940.
153. Bastow J.L., Sabo J.L., Finlay J.C. & Power M.E. A basal aquatic–terrestrial trophic link in rivers: algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers // *Oecologia.* 2002. V. 131. P. 261-268.
154. Batzer D. P., Wissinger S. A. Ecology of insect communities in non-tidal wetlands // *Annu. Rev. Entomol.* 1996. Vol. 41. P. 75-100.
155. Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // *Freshw Biol.* 2005. V. 50. P. 201-220.

156. Ben-David M., Flaherty E.A. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide // J. Mamal. 2012. V. 93. P. 312-328.
157. Beyer W., Saari D. Activity and ecological distribution of the slug, *Arion subfuscus* (Draparnaud) (Stylommotophora, Arionidae) // Amer. Midl. Natur. 1978. Vol. 100. P. 359-367.
158. Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., James A.C. On the use of stable isotopes in trophic ecology // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2011. V. 42. P. 411-440.
159. Buchmann N., Kao W., Ehleringer J.R. Influence of stand structure on carbon-13 of vegetation, soils, and canopy air within deciduous and evergreen forests of Utah (USA) // Oecologia. 1997. V. 110. P. 109-119.
160. Catenazzi A., Donnelly M.A. The Ulva connection: marine algae subsidize terrestrial predators in coastal Peru // Oikos. 2007. V. 116. P. 75-86.
161. Cole J.J., Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Pace M.L. Pathways of organic C utilization in small lakes: results from a whole-lake ¹³C addition and coupled model // Limnology and Oceanography. 2002. V. 47. P. 1664-1675.
162. Cole J.J., Carpenter S.R., Pace M.L., Van de Bogart M.C., Kitchell J.L. & Hodgson J.R. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon // Ecology Letters. 2006. V. 9. P. 558-568.
163. Collier K.J., Bury S., Gibbs M. A stable isotope study of linkages between stream and terrestrial food webs through spider predation // Freshwater Biology. 2002. V. 47. P. 1651-1659.
164. Colombini I., Brilli M., Fallaci M., Gagnarli E., Chelazzi, L. Habitat partitioning and trophic levels of terrestrial macroinvertebrates of a Tyrrhenian coastal ecosystem (Grosseto, Italy) // V International Symposium on Sandy Beaches - Sandy beaches and coastal zone management. Rabat, Marocco. 2011. V. 6. P. 25-35.
165. Colombini I., Chelazzi L. Influence of marine allochthonous input of sandy beach communities // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 2003. V. 41. P.115-159.
166. Corbet P.S. Temporal patterns of emergence in aquatic insects // Canadian Entomologist. 1964. V. 96. P. 264-279.
167. Craig H. The geochemistry of the stable carbon isotopes // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1953. V. 3. P. 53-92.
168. Craine J.M., Elmore A.J., Aida M.P.M., Bustamante M., Dawson T.E., Hobbie E.A., Kahmen A., Mack M.C., McLaughlan K.K., Michelsen A., Nardoto G.B., Pardo L.H., Penuelas J., Reich P.B., Schuur E.A.G., Stock W.D., Templer P.H., Virginia R.A., Welker J.M., Wright I.J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability // New Phytol. 2009. V. 183. P. 980-992.

169. Cronin G, Schlacher T, Lodge DM, Siska EL (1999) Intraspecific variation in feeding preference and performance of *Galerucella nymphaeae* (Chrysomelidae: Coleoptera) on aquatic macrophytes // *J N Am Benthol. Soc.* V. 18. P. 391-405.
170. Darling A.F., Bayne E.M. The potential of stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses for measuring foraging behavior of animals in disturbed boreal forest // *Ecoscience.* 2010. V. 17. P. 73-82.
171. Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck A.H., Templer P.H., Tu K.P. Stable isotopes in plant ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 507-559.
172. De Deyn G.B., van der Putten W.H. Linking aboveground and belowground diversity // *Trends in Ecology and Evolution.* 2005. V. 20. P. 625-633.
173. Del Vecchio S., Marbà N., Acosta A., Vignolo C., Traveset A. Effects of *Posidonia Oceanica* Beach-Cast on Germination, Growth and Nutrient Uptake of Coastal Dune Plants // *PLoS ONE.* 2013. V. 8 (7). P. 1-8.
174. DeNiro M.J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochim Cosmochim Acta.* 1978. V. 42. P. 495-506.
175. Denno R.F. Mitter M.S. Langellotto G.A., Gratton C., Finke D.L. Interactions between a hunting spider and a web-builder: consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression // *Ecol. Entomol.* 2004. V. 29(5). P. 566-577.
176. Doucett R.R., Barton D.R., Guiguer K.R.A., Power G., Drimmie R.J. Comment: critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 1996. V. 53. P. 1913-1915.
177. Dreyer J., Hoekman D., Gratton C. Lake-derived midges increase abundance of shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways // *Oikos.* 2012. V. 121. P. 252-258.
178. Edwards C.A. Earthworm ecology. Boca Raton: CRC Press, 2004. 456 p.
179. Eitzinger B. Molecular Analysis of Centipede Predation. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen. Göttingen, 2013. 145 p.
180. Fantle M.S., Dittel A.I., Schwalm S.M., Epifanio C.E., Fogel M.L. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids // *Oecologia.* 1999. V. 120. P. 416-426.
181. Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T., Falkowski P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components // *Science.* 1998. V. 281. P. 237-240.
182. Finlay J. C. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs // *Ecology.* 2001. V. 84. P. 1052-1064.
183. Finlay J.C. Patterns and controls of lotic algal stable carbon isotope ratios // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 850-861.

184. Finlay J.C., Kendall C. Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems / Stable isotopes in ecology and environmental science [eds.R.H. Michener, K. Lajtha]. Oxford: Blackwell Scientific, 2007. P. 283-333.
185. Flaherty E.A., Ben-David M. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches // OIKOS. 2010. V. 119. P. 1409-1416.
186. Flaherty E.A., Ben-David M., Smith W.P. Diet and food availability: implications for foraging and dispersal of Prince of Wales northern flying squirrels across managed landscapes // Journal of Mammalogy. 2010. V. 91. P. 79-91.
187. Foelix R.F. Biology of spiders, 3rd ed. Oxford University Press, 2011. 419 p.
188. France R. L. Absence or masking of metabolic fractionations of ^{13}C in a freshwater benthic food web // Freshwat. Biol. 1996. V. 36. P. 1-6.
189. France R.L. Relationships between DOC concentration and epilithon stable isotopes in boreal lakes // Freshwater Biology. 1999. V. 41. P. 101-105.
190. France R.L., Schlaepfer M.A. ^{13}C and ^{15}N depletion in components of a foodweb from an ephemeral boreal wetland compared to boreal lakes: putative evidence for microbial processes // Hydrobiologia. 2000. V. 439. P. 1-6.
191. Fry B. Stable isotope ecology. New York: Springer-Verlag. 2006. 370 p.
192. Gladyshev M.I. Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecology (a review) // Journal of Siberian Federal University. 2009. V. 4. P. 381-402.
193. Gould, J. Liability of dragonflies to attacks of birds // Transactions of the Royal Entomological Society of London XLVII. 1871.
194. Gratton C., Donaldson J., Vander Zanden M. J. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in Northeast Iceland // Ecosystems. 2008. V. 11. P. 764-774.
195. Gray L.J. Emergence, production and export of aquatic insects from a tall grass prairie stream // The Southwestern Naturalist. 1989. V. 34. P. 313-318.
196. Grey J., Jones R.I., Sleep D. Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state // Oecologia. 2000. V. 123. P. 232-240.
197. Gu B., Chapman A.D., Schelske C.L. Factors controlling seasonal variations in stable isotope composition of particulate organic matter in a soft water eutrophic lake // Limnol. Oceanogr. 2006. V. 51. P. 2837-2848.
198. Hagar J.C., Li J., Sobota J., Jenkins S. Arthropod prey for riparian associated birds in headwater forests of the Oregon Coast Range // Forest Ecology and Management. 2012. V. 28. P. 213-226.

199. 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. P. 109-118.
200. Hamilton S. K., Lewis W.M., Sippel S.J. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes // *Oecologia*. 1992. V. 89. P. 324-330.
201. Hammann S., Zimmer M. Wind-Driven Dynamics of Beach-Cast Wrack in a Tide-Free System // *Open Journal of Marine Science*. 2014. V. 4. P. 68-79.
202. Heimer S., Nentwig W. *Spinnen Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch*. Berlin & Hamburg: Verlag Paul Parey, 1991. 543 p.
203. Henn M.R., Chapela I.H. Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide // *Oecologia*. 2001. 128. P. 480-487.
204. Henschel J.R. Subsidized predation along river shores affects terrestrial herbivore and plant success / *Food Webs at the Landscape Level* [eds. G.A. Polis, M.E. Power, G.R. Huxel]. Chicago: The University of Chicago Press, 2004. P. 189-199.
205. Henschel J.R., Mahsberg D. , Stumpf H. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs // *Oikos*. 2001. V. 93. P. 429-438.
206. Hering D., Plachter H. Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains // *Oecologia*. 1997. V. 111 (2). P. 261-270.
207. Hobbie E.A., Ouimette A.P. Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry*. 2009. V. 95. P. 355-371.
208. Hoekman D., Bartrons M., Gratton C. // Ecosystem linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs. *Oecologia*. 2012. V. 71. P.832-845.
209. Högborg P., Plamboeck A.H., Taylor A.F.S., Fransson P.M.A. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host- origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999. V. 96. P. 8534-8539.
210. Hopkin S. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford: Oxford University Press, 1997. 330 p.
211. 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.
212. Hynes H.B.N. The stream and its valley // *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen*. 1975. V. 19. P. 1-15.
213. Illig J., Langel R., Norton R.A., Scheu S., Maraun M. Where are the decomposers? Uncovering the soil food web of a tropical montane rain forest in southern Ecuador using stable isotopes (^{15}N) // *J. Trop. Ecol*. 2005. V. 21. P. 589-593.

214. Ince R., Hyndes G.A., Lavery P.S., Vanderklift M.A. 2007. Marine macrophytes directly enhance abundances of sandy beach fauna through provision of food and habitat // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2007. V. 74. P. 77-86.
215. Iwata T., Nakano S., Murakami M. Stream meanders increase insectivorous bird abundance in riparian deciduous forests // *Ecography*. 2003. V. 26. P. 325-337.
216. Jackson J.K., Fisher S.G. Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sonoran desert stream // *Ecology*. 1986. V. 67. P. 629-638.
217. Jackson J.K., Resh V.H. Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern Californian stream // *Environmental Entomology*. 1989. V. 18. P. 278-283.
218. Jonsson M., Wardle D.A. The influence of freshwater lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation // *Acta Oecol*. 2009. V. 35. P. 698-704.
219. Judd W.W. A study of the population of insects emerging as adults from Medway Creek at Arva, Ontario // *The American Midland Naturalist*. 1962. V. 68. P. 463-473.
220. Kato C., Iwata T., Nakano S., Kishi D. Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders // *OIKOS*. 2003. V. 103. P. 113-120.
221. Keeley J.E., Sandquist D.R. Carbon: freshwater plants // *Plant, Cell and Environment*. 1992. V. 15. P. 1021-1035.
222. Kennedy, C. H. The relation of American dragonfly-eating birds to their prey // *Ecological Monographs*. 1950. V. 20. P. 103-142.
223. Keough J.R., Sierszen M.E., Hagley C.A. Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques // *Limnol. Oceanogr*. 1996. V. 41. P. 136-146.
224. Koch K. Käfer Mitteleuropas. Oekologie. Bd E1. Carabidae – Micropeplidae. Krefeld: Goecke & Evers, 1989. 440 p.
225. Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Tiunov A.V. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 2014. № 28. P. 1303-1311.
226. Lavelle P., Gilot C. Priming effects of macroorganisms on microflora: A key process of soil function? / *Beyond the Biomass* [eds. K. Ritz, J. Dighton, K.E. Giller]. John Wiley & Sons, 1994. P. 173-180.
227. Layman C.A., Araújo M.S., Boucek R., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Hammerschlag-Peyer C.M., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D.M., Bearhop S. Applying stable isotopes to examine food web structure: an overview of analytical tools // *Biol. Rev*. 2012. V. 87. P. 545-562.
228. Lemke M., Merches E., Hänggi A. Neue Arbeitsgruppe der Arachnologischen Gesellschaft (AraGes) mit Erweiterung der Webpräsenz // *Arachnologische Mitteilungen*. 2014. V. 48. S. 8-9.

229. Lenoir L., Pihlgren A. Effects of grazing and ant/beetle interaction on seed production in the legume *Vicia sepium* in a seminatural grassland // *Ecological Entomology*. 2006. V. 3. P. 601-607.
230. Lieth H. Primary productivity in ecosystems: comparative analysis of global patterns / *Patterns of primary production in the biosphere* [eds. H. Lieth]. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ros., 1978. P. 300-321.
231. Likens G.E. Some perspectives on long-term biogeochemical research from the Hubbard Brook ecosystem study // *Ecology*. 2004. V. 85, P. 2355-2362.
232. Likens G.E., Bormann F.H. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems // *BioScience*. 1974. V. 24. P. 447- 456.
233. Lindroth C.H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark, Part 1. Copenhagen: Scandinavian Science, 1985. 225 p.
234. Lindroth C.H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark, Part 2. Copenhagen: Scandinavian Science, 1986. 499 p.
235. Ludwig H.W. Tiere und Pflanzen unserer Gewässer. München/Wien/Zürich, 2003. 287 s.
236. Lynch R.J., Bunn S.E., Catterall C.P. Adult aquatic insects: potential contributors to riparian food webs in Australia's wet-dry tropics // *Austral Ecology*. 2002. V. 27. P. 515-526.
237. Maraun M., Erdmann G., Fischer B.M., Pollierer M.M., Norton R.A., Schneider K., Scheu S. Stable isotopes revisited: Their use and limits for oribatid mite trophic ecology // *Soil Biology and Biochemistry*. 2011. V. 43. P. 877-882.
238. Marczak L.B., Richardson J.S. Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a coastal temperate rainforest // *Journal of Animal Ecology*. 2007. V.76. P. 687-694.
239. Marczak L.B., Thompson R.M., Richardson J.S. Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies // *Ecology*. 2007. V. 88, 140-148.
240. Mariotti A., Pierre D., Vedy J.C., Bruckert S. The abundance of natural nitrogen 15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient // *Catena*. 1980. V. 7. P. 293-300.
241. Maron J., Estes J., Croll D., Danner E., Elmendorff S., Buckelew S. An introduced predator alters Aleutian Island plant communities by thwarting nutrient subsidies // *Ecological Monographs*. 2006. V. 76 (1). P. 3-24.
242. Martinez del Rio C., Wolf N., Carleton S.A., Gannes L.Z. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol. Rev.* 2009. V. 84. P. 91-111.
243. Matalin A.V., Makarov K.V. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // *Zookeys*. V. 100. P. 223-254.
244. Mayor J.D., Schuur E.A.G., Henkel T.W. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes // *Ecol. Letters*. 2009. V. 12. P. 171-183.

245. Mayor J.R., Wright S.J., Schuur E.A.G., Brooks M.E., Turner B.L. Stable nitrogen isotope patterns of trees and soils altered by long-term nitrogen and phosphorus addition to a lowland tropical rainforest // *Biogeochemistry*. 2014. V. 119. P. 293-306.
246. McAtee W. L. Notes on drift, vegetable balls, and aquatic insects as a food product of inland waters // *Ecology*. 1925. V. 6. P. 288-302.
247. Mellbrand K, Hambäck P.A. Coastal niches for terrestrial predators: a stable isotope study // *Can. J. Zool*. 2010. V. 88. P. 1077-1085.
248. Mellbrand K, Östman Ö, Hambäck PA. Effects of subsidized spiders on coastal food webs in the Baltic Sea area // *Basic. Appl. Ecol*. 2010. V. 11. P. 450-458.
249. Mellbrand K., Lavery P.S., Hyndes G., Hambäck P.A. Linking land and sea: different pathways for marine subsidies // *Ecosystems*. 2011. V. 14. P. 732-744.
250. Meyer W.M., Yeung N.W. Trophic relationships among terrestrial molluscs in a Hawaiian rain forest: analysis of carbon and nitrogen isotopes // *Journal of Tropical Ecology*. 2011. V. 27 (4). P. 441-445.
251. Michener RH, Kaufman L. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update / *Stable isotopes in ecology and environmental science* [eds.R.H. Michener, K. Lajtha]. Oxford: Blackwell Scientific, 2007. P. 238-282.
252. Montoya J.P. Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems. update / *Stable isotopes in ecology and environmental science* [eds.R.H. Michener, K. Lajtha]. Oxford: Blackwell Scientific, 2007. P. 176-201.
253. Murakami M., Nakano S. Indirect effects of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through predation by birds // *Ecology Letters*. 2002. V.5. P. 333-337.
254. Murdock J.N., Dodds W.K. Linking benthic algal biomass to stream substratum topography // *Journal of Phycology*. 2007. V. 43. P. 449-460.
255. Nakano S., Miyasaka H., Kuhara N. Terrestrial–aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web // *Ecology*. 1999. V. 80. P.2435-2441.
256. Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic foodwebs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. V. 98. P. 166-170.
257. Neilson R., Boag B., Smith M. Earthworm $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses suggest that putative functional classifications of earthworms are site-specific and may also indicate habitat diversity. *Soil Biology and Biochemistry*. 2000. P. 32. V. 1053-1061.
258. Nentwig W, Blick T, Gloor D, Hänggi A, Kropf C. Spiders of Europe. Vers. 09.2015. www.araneae.unibe.ch.

259. Nyffeler M., Sterling W.L., Dean D.A. How spiders make a living // *Environ Entomol.* 1994. V. 23. P. 1357-1367.
260. Odum E.P., Finn J.T., Franz E.H. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient // *Bioscience.* 1979. V. 29 P. 349-352.
261. Oelbermann K., Scheu S. Stable isotope enrichment ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality // *Oecologia.* 2002. V. 130. P.337-344.
262. Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T. Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis // *Ecol. Res.* 2009. V. 24. P. 1351-1359.
263. Orr M., Zimmer M., Jelinski D.E., Mews M. Wrack deposition on different beach types: spatial and temporal variation in the pattern of subsidy // *Ecology.* 2005. V. 86. P. 1496-1507.
264. Osmond C.B., Valaane N., Haslam S.M., Uotila P., Roksandic Z. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ Values in Leaves of Aquatic Macrophytes from Different Habitats in Britain and Finland; some Implications for Photosynthetic Processes in Aquatic Plants // *Oecologia.* 1981. V.50. P. 117-124.
265. Paetzold A., Bernet J.F., Tockner K. Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage // *Freshwater Biol.* 2006. V. 51. P. 1103-1115.
266. Paetzold A., Lee M., Post D.M. Marine resource flows to terrestrial arthropod predators on a temperate island: the role of subsidies between systems of similar productivity // *Oecologia.* 2008. Vol. 157. P. 653-659.
267. Paetzold A., Schubert C.J. & Tockner K. Aquatic-terrestrial linkages along a braided river: riparian arthropods feeding on aquatic insects // *Ecosystems.* 2005. V. 8. P. 748-759.
268. Pearse V., Pearse J., Buschbaum M., Buschbaum R. Living invertebrates. California: Blackwell Scientific Publications and The Boxwood Press. 1987. 848 p.
269. Petersen I., Winterbottom J.H., Orton S., Friberg N., Hildrew A.G., Spiers D.C., Gurney W.S.C. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. // *Freshwater Biology.* 1999. V. 42. P. 401-416.
270. Peterson B.J., Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1987. V. 18, P. 293-320.
271. Phillips D.L. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models // *Journal of Mammalogy.* 2012. V. 93. P. 342-352.
272. Pieczyńska E. Ecological interactions between land and the littoral zones of lakes (Masurian Lakeland, Poland) / *Coupling of Land and Water Systems* [eds. A.D. Hasler]. New York: Springer-Verlag, 1975. P. 263-276.
273. Piola R.F., Suthers I.M., Rissik D. Carbon and nitrogen stable isotope analysis indicates freshwater shrimp *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (Atyidae) assimilate cyanobacterial accumulations // *Hydrobiologia.* 2008. V. 608. P. 121-132.

274. Polis G.A., Anderson W.B., Holt R.D. Toward an integration of landscape ecology and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1997. V. 28. P. 289-316.
275. Polis G.A., Hurd S.D. Extraordinary high spider densities on islands flow of energy from marine to terrestrial food webs and the absence of predation // *Proceedings of the National Academy of Science of USA.* 1995. V. 92. P. 4382-4386.
276. Polis GA, Hurd SD. Allochthonous input across habitats, subsidized consumers, and apparent trophic cascades: examples from the ocean-land interface / *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics* [eds. G.A. Polis, K.O. Winemiller]. Chapman and Hall: NewYork, 1996a. P. 275-285.
277. Polis GA, Hurd SD. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities // *Am. Nat.* 1996b. V. 147. P. 396-423.
278. Polis G.A., Holt R.D., Menge B.A., Winemiller K.O. Time, space and life history: influences on food webs / *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics* [eds. G.A. Polis, K.O. Winemiller]. Chapman and Hall: NewYork, 1996. P. 435-460.
279. Polis G.A., Power M.E., Huxel G.R. *Food webs at the landscape level.* Chicago: University of Chicago Press, 2004. 548 p.
280. Pollierer M.M., Langel R., Scheu S., Maraun M. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // *Soil Biology and Biochemistry.* 2009. V. 41. P. 1221-1226.
281. Ponsard S., Arditi R. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? // *Ecology.* 2000. V. 81. P. 852-864.
282. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology.* 2002. V. 83, no. 3. P. 703-718.
283. 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.
284. Power M.E. & Rainey W.E. Food webs and resource sheds: towards spatially delimiting trophic interactions / *Ecological Consequences of Habitat Heterogeneity* [eds. M.J. Hutchings, E.A. John, A.J.A. Stewart]. Oxford: Blackwell Scientific, 2000. P. 291-314.
285. Power M.E., Rainey W.E., Parker M.S., Sabo J.L., Smyth A., Khandwala S., Finlay J.C., McNeely F.C., Marsee K., Anderson C. River to watershed subsidies in an old-growth conifer forest / *Food Webs at the Landscape Level* [eds. G.A. Polis, M.E. Power, G.R. Huxel]. Chicago: The University of Chicago Press, 2004. P. 217-240.

286. Raspi A., Canovai R., Loni A., Santini L. *Leptoconops (Holoconops) kerteszi* Kieffer (Diptera, Ceratopogonidae) in the coastal area of Grosseto: eco-ethological aspects // Bull. Insecto. 2007. V. 160. P. 1-6.
287. Roberts M.J. The spiders of Great Britain and Ireland, Volume 2: Linyphiidae and check list. Colchester: Harley Books, 1993. 204 p.
288. Rose M.D., Polis G.A. The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea // Ecology. 1998. V. 79. P. 998-1007.
289. Rybalov L.B., Rossolimo T.E. Asian ecological transect: evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia // Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World wilderness Congress proceedings on research, management and allocation. 1998. V. 1. P. 49-54.
290. Ryther J.H. The measurement of primary production // Limnol. Oceanog. 1956. V.1. P. 72-84.
291. Sabo J.L., Power M.E. Numerical response of lizards to aquatic insects and short-term consequences for terrestrial prey // Ecology. 2002a. V. 83. P. 3023-3036.
292. Sabo J.L., Power M.E. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey // Ecology. 2002b. V. 83. P.1860-1869.
293. Sanzone D.M., Meyer J.L., Marti E., Gardiner E.P., Tank J.L. & Grimm N.B. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. // Oecologia. 2003. V. 134. P. 238-250.
294. Schaefer M. Beitrag zur Spinnenfauna Schleswig-Holsteins (Araneae: Linyphiidae und Micryphandidae) // Schr. Naturw. Ver. Schlesw. 1972. Band 42. S. 94-103.
295. Schelsinger W.H., Bernhardt E.S. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, 3rd edn. New York: Academic Press, 2013. P. 203-210.
296. Scheu S., Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analyses of a macro- and mesofauna-dominated community // Oecologia. 2000. V. 123. P. 285-296.
297. Schmitt J., Schneider R., Elsig J., Leuenberger D., Lourdantou A., Chappellaz J., Köhler P., Joos F., Stocker T.F., Leuenberger M., Fischer H. Carbon Isotope Constraints on the Deglacial CO₂ Rise from Ice Cores // Science. 2012. V. 336 (6082). P. 711-714.
298. Schoeninger M.J., DeNiro M.J. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1984. V. 48. P. 625-639.
299. Seifert L.I., Scheu S. Linking aquatic and terrestrial food webs – Odonata in boreal systems // Freshwater Biology. 2012. V. 57. P. 1449-1457.
300. Semenina E.E., Tiunov A.V. 2011. Trophic fractionation ($\delta^{15}\text{N}$) in Collembola depends on nutritional status: A laboratory experiment and mini-review. Pedobiologia. V. 54. P. 101-109.

301. 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. P. 147-152.
302. Sigman D. M., Karsh K. L., Casciotti K. L. Ocean process tracers: nitrogen isotopes in the ocean // *Encyclopedia of ocean science*. 2009. P. 4138-4153.
303. Speir J.A., Anderson N.H. Use of emergence data for estimating annual production of aquatic insects // *Limnology and Oceanography*. 1974. V. 19. P. 154-156.
304. Spiller D., Piovia-Scott J., Wright A., Yang L., Takimoto G., Schoener T., Iwata T. Marine subsidies have multiple effects on coastal food webs // *Ecology*. 2010. V. 91. P. 1424-1434.
305. Summerhayes V.S., Elton C.S. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island // *Journal of Ecology*. 1923. V. 11. P. 214-286.
306. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in ecology 5*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979. 372 p.
307. Syväranta J., Tirola M., Jones R.I. Seasonality in lake pelagic $\delta^{15}\text{N}$ values: patterns, possible explanations, and implications for food web baselines // *Fundamental and Applied Limnology*. 2008. V. 172. P. 255-262.
308. Tank J.L., Meyer J.L., Sanzone D.M., Mulholland P.J., Webster J.R., Peterson B.J. Analysis of nitrogen cycling in a forest stream during autumn using a ^{15}N -tracer addition // *Limnol Oceanogr*. 2000. V. 45. P. 1013-1029.
309. Tansley A.G. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms // *Ecology*. 1935. Vol. 16. No. 3. P. 284-307.
310. Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates, Fourth Edition: Ecology and General Biology* [eds. J.H. Thorp, D.C. Rogers]. London: Academic Press, 2015. 1148 p.
311. Tiunov A.V., Scheu S. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi // *Oecologia*. 2005. V. 142. P. 636-642.
312. Tiunov A.V., Scheu S. Microfungal communities in soil, litter and casts of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae): a laboratory experiment // *Appl Soil Ecol*. 2000. V. 14. P. 17-26.
313. 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.
314. Vanderklift M. A., Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis // *Oecologia*. 2003. V. 136. P. 169-182.
315. Ventura M., Catalan J. Incorporating life histories and diet quality in stable isotope interpretations of crustacean zooplankton // *Freshwater Biology*. 2008. V. 53. P. 1453-1469.
316. Wardle D.A. *Communities and ecosystems: linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2002. 400 p.

317. 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.
318. Wardle D.A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity // *Ecology Letters*. 2006. V. 9. P. 870-886.
319. Wiehle H. Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). 28. Familie Linyphiidae-Baldachinspinnen. *Tierwelt Deutschlands*. 1965. 337 s.
320. Wissinger S. A. Ecology of wetland invertebrates: synthesis and applications from conservation and management // *Invertebrates in freshwater wetlands of North America* / eds. D. P. Batzer, R. B. Rader, S. A. Wissinger. N.Y.: John Wiley and Sons, 1999. P. 1043-1086.
321. Worden A.Z., Follows M.J., Giovannoni S.J., Wilken S., Zimmerman A.E., Keeling P.J. Rethinking the marine carbon cycle: Factoring in the multifarious lifestyles of microbes // *Science*. 2015. V.347. P. 735-744.
322. Wynn J.G. Carbon isotope fractionation during decomposition of organic matter in soils and paleosols: Implications for paleoecological interpretations of paleosols // *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 2007. V. 251. P. 437-448.
323. Yang W., Magid J., Christensen S., Rønn R., Ambus P., Ekelund F. Biological ^{12}C - ^{13}C fractionation increases with increasing community-complexity in soil microcosms // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 69. P. 197.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Численность почвенных беспозвоночных (экз/м²) в Окском заповеднике по данным почвенных учетов

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Araneae	Araneidae	<i>Cercidia prominens</i>					0,8	0,8				
Araneae	Araneidae	<i>Singa nitidula</i>									4,8	1,6
Araneae	Clubionidae	<i>Agroecina striata</i>	0,8	0,8								
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona</i> sp.	0,8	0,8								
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus festivus</i>	0,8	0,8	0,8	0,8			3,2	3,2		
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus</i> sp..			0,8	0,8						
Araneae	Dictinidae	<i>Dictinidae</i> gen. sp.									1,6	1,6
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassylus lutetianus</i>	0,8	0,8								
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassylus</i> sp.			0,8	0,8						
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa</i> sp.							3,2	3,2		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosidae</i> gen. sp.							4,8	4,8		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.			1,6	1,6	9,6	8,0	8,0	1,6	1,6	1,6
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>					0,8	0,8				
Araneae	Gnaphosidae	<i>Zelotes subterraneus</i>	0,8	0,8	0,8	0,8						
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia nava</i>					0,8	0,8				
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia ononidum</i>							1,6	1,6		
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp..							12,8	6,4		
Araneae	Leocranidae	<i>Leocranidae</i> gen. sp.			0,8	0,8						
Araneae	Linyphiidae	<i>Centromerus aequalis</i>							1,6	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus dentatus</i>	0,8	0,8								
Araneae	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> gen. sp.	2,4	2,4	12,8	8,0			14,4	11,2		
Araneae	Linyphiidae	<i>Maro sublestus</i>							1,6	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Minyriolus pusillus</i>							1,6	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene clathrata</i>	0,8	0,8								
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene radiata</i>							1,6	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Palliduphantes pallidus</i>					0,8	0,8	1,6	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Panamomops mengei</i>							4,8	1,6		
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma campbelli</i>					0,8	0,8				

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma montanum</i>			1,6	0,0						
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	15,2	0,8			1,6	0,0				
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma</i> sp.1.	5,6	4,0	0,8	0,8	0,8	0,8				
Araneae	Linyphiidae	<i>Semljicola faustus</i>	0,8	0,8							1,6	1,6
Araneae	Linyphiidae	<i>Silometopus elegans</i>	0,8	0,8								
Araneae	Linyphiidae	<i>Tapinocyba biscissa</i>					0,8	0,8				
Araneae	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>							4,8	4,8		
Araneae	Lycosidae	<i>Lycosidae</i> gen. sp..							1,6	1,6		
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa</i> sp..			0,8	0,8			1,6	1,6		
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata</i> sp..	38,4	24,0								
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa</i> sp.	0,8	0,8			1,6					
Araneae	Philodromidae	<i>Philodromidae</i> gen. sp.					0,8	0,8	3,2	3,2		
Araneae	Philodromidae	<i>Philodromus</i> sp.			0,8	0,8						
Araneae	Salticidae	<i>Neon reticulatus</i>					0,8	0,8				
Araneae	Salticidae	<i>Neon</i> sp.							1,6	1,6		
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachignatha</i> sp..			0,8	0,8						
Araneae	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha pinicola</i>							1,6	1,6		
Araneae	Theridiidae	<i>Crustulina guttata</i>			0,8	0,8	1,6	1,6				
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	2,4	2,4	1,6							
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus scoticus</i>	0,8	0,8								
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus</i> sp.	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8				
Araneae	Theridiidae	<i>Steatoda bipunctata</i>	0,8	0,8								
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp..			0,8	0,8	0,8	0,8	1,6	1,6		
Araneae	Zoridae	<i>Zora spinimana</i>	0,8	0,8								
Chilopoda	Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	1,6		19,2	9,6	3,2	1,6	6,4	6,4		
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius crassipes</i>			4,0	4,0	1,6	1,6	3,2	3,2		
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	4,8	3,2	38,4	4,8	32,0		49,6	4,8	1,6	1,6
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius</i> sp.	1,6	1,6	3,2	3,2	4,0	0,8	17,6	4,8		
Coleoptera	Anticidae	<i>Anthicus hispidus</i>	0,8	0,8								
Coleoptera	Anticidae	<i>Notoxus monoceros</i>			0,8	0,8						

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березнаяк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Coleoptera	Byrrhidae	<i>Byrrhidae</i> (larvae)							1,6	1,6		
Coleoptera	Cantaridae	<i>Cantaridae</i>			0,8	0,8					3,2	3,2
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharidae gen. sp.</i>			0,8	0,8						
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabidae</i>	52,8	32,0	13,6	4,0	8,8	4,0	9,6	6,4	32,0	6,4
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomela vigintipunctata</i>			0,8	0,8	9,6	4,8				
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae gen. sp.</i>			2,4	2,4						
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coccinellidae</i>	0,8	0,8								
Coleoptera	Coleoptera sp.	<i>Coleoptera sp.</i>					0,8	0,8				
Coleoptera	Curculionidae	<i>Acalyptus sericeus</i>					0,8	0,8				
Coleoptera	Curculionidae	<i>Bogus sp.</i>	0,8	0,8								
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculionidae</i>			1,6	1,6	3,2	1,6	41,6	12,8	4,8	4,8
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculionidae gen. sp.</i>							1,6	1,6		
Coleoptera	Curculionidae	<i>Phyllobius pomaceus</i>			0,8	0,8						
Coleoptera	Curculionidae	<i>Strophosoma capitatum</i>					0,8	0,8	12,8	6,4		
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae</i>	0,8	0,8								
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae gen. sp.</i>			0,8	0,8						
Coleoptera	Heteroceridae	<i>Heteroceridae gen. sp.</i>					0,8	0,8				
Coleoptera	Lagriidae	<i>Lagria hirta</i>			0,8	0,8						
Coleoptera	Pselaphidae	<i>Pselaphidae</i>	0,8	0,8								
Coleoptera	Scarabidae	<i>Popillia sp.</i>					0,8	0,8				
Coleoptera	Scirtidae	<i>Scirtidae</i>	2,4	2,4								
Coleoptera	Silphidae	<i>Silphidae gen. sp.</i>					0,8	0,8				
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i>					2,4	0,8	1,6	1,6		
Coleoptera	Throscidae	<i>Throscidae</i>	0,8	0,8	6,4	6,4	4,8	4,8				
Copeoptera	Carabidae	<i>Amara brunnea</i>							4,8	1,6		
Copeoptera	Carabidae	<i>Amara fulva</i>					0,8	0,8				
Copeoptera	Carabidae	<i>Badister dorsiger</i>	4,0	2,4								
Copeoptera	Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	4,8	1,6								
Copeoptera	Carabidae	<i>Bimbidion sp.</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>					0,8	0,8				

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Copeoptera	Carabidae	<i>Clivina fossor</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Carabidae	<i>Dyschiriodes globosus</i>	1,6	1,6								
Copeoptera	Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	0,8	0,8	3,2	3,2						
Copeoptera	Carabidae	<i>Philorhizus sigma</i>									1,6	1,6
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus anthracinus</i>	3,2	0,0	0,8	0,8						
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus diligens</i>									3,2	3,2
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	2,0	13,6							1,6	1,6
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Carabidae	<i>Stomis pumicatus</i>	3,2									
Copeoptera	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i> (larvae)	8,8	4,0	8,0	1,6	4,0	2,4	1,6	1,6	8,0	1,6
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous haemorheidalis</i> (larvae)					0,8	0,8				
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous niger</i> (larvae)	16,8	0,8	3,2	3,2	1,6	1,6			3,4	17,6
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous sp.</i> (larvae)	0,8	0,8	0,8	0,8						
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	0,8	0,8	0,8	0,8			19,2	6,4		
Copeoptera	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	0,8	0,8	8,0	3,2	5,6	4,0	6,4	3,2		
Copeoptera	Elateridae	<i>Elateridae gen. sp.</i> (larvae)	1,6		0,8	0,8						
Copeoptera	Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (larvae)			7,2	5,6	4,0	4,0	6,4	6,4		
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i> (larvae)	4,0	0,8	8,8	2,4	19,2	1,6	12,8	12,8	6,4	3,2
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus impressus</i> (larvae)	3,2		0,8	0,8	0,8	0,8	1,6	1,6	6,4	
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus nigricornis</i> (larvae)	2,4	0,8	0,8	0,8			1,6	1,6	8,0	8,0
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Anthobium atrocephalum</i>					2,4	0,8				
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp.</i>	2,4	2,4	1,6		0,8	0,8				
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp1.</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp2.</i>	1,6	1,6			0,8	0,8			3,2	3,2
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp3.</i>	0,8	0,8								

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березнаяк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp4.</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Autalia sp.</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Bythinus</i>	0,8	0,8			0,8	0,8				
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Carphacis striatus</i>			0,8	0,8						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Drusilla canaliculata</i>									1,6	1,6
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Gabrius sp.</i>	0,8	0,8							1,6	1,6
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Geostiba circellaris</i>			3,2	3,2						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	12,0	4,0								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	32,0	11,2	0,8	0,8	0,8	0,8	1,6	1,6		
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Lathrobium scutellare</i>	2,4	2,4	0,8	0,8						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Lathrobium terminatum</i>	3,2									
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Leptusa pulchella</i>			1,6	1,6						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Liogluta sp.</i>			1,6	1,6						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Manda mandibularis</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Oligota sp.</i>	0,8	0,8	0,8	0,8						
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Othius lapidicola</i>	1,6								1,6	1,6
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Oxypoda sp1.</i>									1,6	1,6
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Oxytelus lagueatus</i>	0,8	0,8								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Philonthus micans</i>	1,6	1,6								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Philonthus puella</i>	4,8	3,2								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Sepedophilus testaceus</i>					0,8	0,8				
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Staphylinidae gen. sp.</i>			0,8	0,8	1,6				1,6	1,6
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Stenistoderus versicolor</i>	2,4	2,4								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Stenus junco</i>	1,6	1,6								
Copeoptera	Staphylinidae	<i>Tachinus corticinus</i>	0,8	0,8								
Dictyoptera	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>			0,8	0,8	0,8	0,8	1,6	1,6		
Diplopoda	Julidae	<i>Rossiulus kessleri</i>					0,8	0,8				
Diplopoda	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>			3,2	3,2						
Diptera	Asilidae	<i>Asilidae (larvae)</i>			1,6		6,4	3,2	4,8	4,8		
Diptera	Cecidomyiidae	<i>Cecidomyiidae (larvae)</i>	0,8	0,8					1,6	1,6		

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березнаяк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Diptera	Chironomidae	<i>Chironomidae</i> (larvae)			0,8	0,8	4,0	2,4				
Diptera	Diptera	<i>Diptera</i> (larvae)							3,2	3,2		
Diptera	Diptera	<i>Diptera</i> (pupa)							1,6	1,6		
Diptera	Empididae	<i>Empididae</i> (larvae)			0,8	0,8	0,8	0,8				
Diptera	Fanniidae	<i>Fanniidae</i> (larvae)			0,8	0,8						
Diptera	Limoniidae	<i>Limonia</i> sp. (larvae)	0,8	0,8								
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae</i> (larvae)	1,6	1,6					9,6	9,6		
Diptera	Tabanidae	<i>Tabanidae</i> (larvae)	0,8	0,8								
Gastropoda	Arionidae	<i>Arion subfuscus</i>	1,6	1,6			0,8	0,8				
Gastropoda	Gastrodontidae	<i>Zonitoides nitidus</i>	4,8	4,8								
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Cicadellidae</i> gen. sp.			0,8	0,8	0,8	0,8				
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Eremocoris plebejus</i>	1,6	1,6	1,6	1,6			3,2	3,2		
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeidae</i> (larvae)	3,2	1,6					4,8	4,8		
Hemiptera	Pentatonidae	<i>Pentatonidae</i> gen. sp.							11,2	1,6		
Hemiptera	Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris</i> (larvae)							8,0	4,8		
Hemiptera	Tingidae	<i>Tingidae</i> gen. sp.							3,2			
Lepidoptera	Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> (larvae)	0,8	0,8	0,8	0,8			1,6	1,6		
Lepidoptera	Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> (pupa)	1,6		4,8	4,8	3,2		4,8	4,8		
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Noctuidae</i> (larvae)							3,2	3,2		
Lepidoptera	Psychidae	<i>Psychidae</i> (larvae)			0,8	0,8						
Neuroptera	Chrysopidae	<i>Chrysopidae</i> (larvae)	0,8	0,8								
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	0,8	0,8	9,6	8,0			1,6	1,6		
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Octolasion lacteum</i>	0,8	0,8								
Opiliones	Opilionidae	<i>Opilion</i> sp. Juv			4,0	2,4	0,8	0,8			1,6	1,6
Psocoptera	Psocoptera	<i>Psocoptera</i> sp.							1,6	1,6		
Raphidioptera	Raphidiidae	<i>Raphidiidae</i> (larvae)			1,6	1,6	2,4	2,4	3,2			
Сумма			298,0	36,0	208,8	39,2	164,0	8,8	347,2	17,6	102,6	40,0

Таблица 2. Коэффициент непараметрической корреляции (R) относительной численности таксонов с ортогональными каноническими осями.

Семейство	Вид	Ось №1		Ось №2	
		R	p	R	p
Asilidae	<i>Asilidae</i> (larvae)	0,27	0,02		
Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	-0,38	<0,005	0,23	0,05
Carabidae	Carabidae (larvae)	-0,49	<0,005		
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	-0,53	<0,005		
Curculionidae	Curculionidae (larvae)	0,43	<0,005	0,59	<0,005
Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>			-0,66	<0,005
Elateridae	<i>Athous niger</i> (larvae)	-0,52	<0,005		
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	0,34	<0,005	0,42	<0,005
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	0,28	0,02		
Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (larvae)	0,29	0,01		
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	0,38	<0,005	-0,34	<0,005
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp. (Juv.)			0,31	0,01
Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp. (Juv.)	0,36	<0,005	0,36	<0,005
Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	-0,50	<0,005	0,28	0,02
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	0,68	<0,005		
Lycosidae	<i>Pirata</i> sp.1	-0,69	<0,005		
Opilionidae	<i>Opilion</i> sp.			-0,30	0,01
Pentatonidae	Pentatonidae gen. sp.	0,30	0,01	0,30	0,01
Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris apterus</i>			0,39	<0,005
Staphilinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	-0,49	<0,005		
Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	-0,67	<0,005	0,24	0,04
Staphilinidae	<i>Lathrobium terminatum</i>	-0,34	<0,005		
Staphilinidae	<i>Philonthus puella</i>	-0,33	<0,005		
Staphilinidae	Staphilinidae (larvae)	0,27	0,02		
Throscidae	Throscidae (larvae)			-0,31	0,01

Таблица 3. Биомасса почвенных беспозвоночных (мг/м²) в Окском заповеднике по данным почвенных учетов

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Araneae	Araneidae	<i>Cercidia prominens</i>					1,9	1,9				
Araneae	Araneidae	<i>Singa nitidula</i>									22,9	2,8
Araneae	Clubionidae	<i>Agroecina striata</i>	1,2	1,2								
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona</i> sp.	1,6	1,6								
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus festivus</i>	0,5	0,5	0,6	0,6			1,9	1,9		
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus</i> sp.			0,1	0,1						
Araneae	Dictinidae	<i>Dictinidae</i> gen. sp.									0,7	0,7
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassylus lutetianus</i>	3,1	3,1								
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassylus</i> sp.			2,6	2,6						
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa</i> sp.							1,7	1,7		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosidae</i> gen. sp.							2,3	2,3		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.			0,9	0,9	4,2	3,1	5,9	4,4	0,1	0,1
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>					4,4	4,4				
Araneae	Gnaphosidae	<i>Zelotes subterraneus</i>	3,5	3,5	8,9	8,9						
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia nava</i>					0,2	0,2				
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia ononidum</i>							0,3	0,3		
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp.							1,9	0,5		
Araneae	Leocranidae	<i>Leocranidae</i> gen. sp.			0,5	0,5						
Araneae	Linyphiidae	<i>Centromerus aequalis</i>							0,2	0,2		
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus dentatus</i>	0,1	0,1								
Araneae	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> gen. sp.	0,8	0,8	2,4	1,6			0,8	0,5		
Araneae	Linyphiidae	<i>Maro sublestus</i>							0,1	0,1		
Araneae	Linyphiidae	<i>Minyriolus pusillus</i>							0,1	0,1		
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene clathrata</i>	0,9	0,9								
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene radiata</i>							4,0	4,0		
Araneae	Linyphiidae	<i>Palliduphantes pallidus</i>					0,2	0,2	0,3	0,3		
Araneae	Linyphiidae	<i>Panamomops mengei</i>							0,4	0,1		
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma campbelli</i>					0,2	0,2				

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma montanum</i>	0,1	0,1								
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	2,5	1,0	0,1	0,1	0,1					
Araneae	Linyphiidae	<i>Porrhomma</i> sp.1.	0,5	0,4	0,1	0,1	0,1	0,1				
Araneae	Linyphiidae	<i>Semljicola faustus</i>	0,1	0,1							0,2	0,2
Araneae	Linyphiidae	<i>Silometopus elegance</i>	0,1	0,1								
Araneae	Linyphiidae	<i>Tapinocyba biscissa</i>										
Araneae	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>							0,4	0,4		
Araneae	Lycosidae	<i>Lycosidae</i> gen. sp.							1,0	1,0		
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa</i> sp.			0,3	0,3			1,4	1,4		
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata</i> sp.	33,7	17,9								
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa</i> sp.	2,8	2,8			10,7	8,8				
Araneae	Philodromidae	<i>Philodromidae</i> gen. sp.					0,5	0,5	1,5	1,5		
Araneae	Philodromidae	<i>Philodromus</i> sp.			1,1	1,1						
Araneae	Salticidae	<i>Neon reticulatus</i>					1,2	1,2				
Araneae	Salticidae	<i>Neon</i> sp.							0,3	0,3		
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachignatha</i> sp.			0,1	0,1						
Araneae	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha pinicola</i>							1,1	1,1		
Araneae	Theridiidae	<i>Crustulina guttata</i>			0,2	0,2	0,9	0,9				
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	3,3	3,3	1,2	0,3						
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus scoticus</i>	0,8	0,8								
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus</i> sp.	0,3	0,3	0,4	0,4	0,5	0,5				
Araneae	Theridiidae	<i>Steatoda bipunctata</i>	1,9	1,9								
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp.			0,4	0,4	0,7	0,7	1,3	1,3		
Araneae	Zoridae	<i>Zora spinimana</i>	3,3	3,3								
Chilopoda	Geophilomorpha	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	12,5	8,6	74,0	29,4	5,1	4,2	14,1	14,1		
Chilopoda	Lithobiomorpha	<i>Lithobius crassipes</i>			6,2	6,2	3,2	3,2	5,1	5,1		
Chilopoda	Lithobiomorpha	<i>Lithobius curtipes</i>	6,2	4,3	64,4	14,3	46,0	9,1	57,8	14,4	3,1	3,1
Chilopoda	Lithobiomorpha	<i>Lithobius</i> sp. Juv.	0,8	0,8	2,2	0,9	2,8	1,0	10,8	7,1		
Coleoptera	Anticidae	<i>Anthicus hispidus</i>	0,3	0,3								
Coleoptera	Anticidae	<i>Notoxus monoceros</i>			1,0	1,0						

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Coleoptera	Byrrhidae	<i>Byrrhidae</i> (larvae)							1,9	1,9		
Coleoptera	Cantaridae	<i>Cantaridae</i> (larvae)			0,3	0,3					1,5	1,5
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharidae</i> gen. sp.			0,3	0,3						
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabidae</i> (larvae)	24,8	18,6	3,4	1,2	1,6	0,6	7,3	4,5	25,9	0,5
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomela vigintipunctata</i>			5,6	5,6	93,7	37,7				
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae</i> gen. sp.			0,4	0,4						
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coccinellidae</i> (larvae)	0,9	0,9								
Coleoptera	Coleoptera sp.	<i>Coleoptera</i> sp.					0,3	0,3				
Coleoptera	Curculionidae	<i>Acalyptus sericeus</i>					0,6	0,6				
Coleoptera	Curculionidae	<i>Bogus</i> sp.	1,6	1,6								
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculionidae</i> (larvae)			1,5	1,5	6,6	3,9	83,2	29,4	7,4	7,4
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculionidae</i> gen. sp.							4,9	4,9		
Coleoptera	Curculionidae	<i>Phyllobius pomaceus</i>			6,1	6,1						
Coleoptera	Curculionidae	<i>Strophosoma capitatum</i>					1,7	1,7	37,1	19,4		
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae</i> (larvae)	9,4	9,4								
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae</i> gen. sp.			25,4	25,4						
Coleoptera	Heteroceridae	<i>Heteroceridae</i> gen. sp.					0,3	0,3				
Coleoptera	Lagriidae	<i>Lagria hirta</i>			0,9	0,9						
Coleoptera	Pselaphidae	<i>Pselaphidae</i>	0,1	0,1								
Coleoptera	Scarabidae	<i>Popillia</i> sp.					7,6	7,6				
Coleoptera	Scirtidae	<i>Scirtidae</i> (larvae)	1,1	1,1								
Coleoptera	Silphidae	<i>Silphidae</i> gen. sp.					0,8	0,8				
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> (larvae)					0,3		2,8	2,8		
Coleoptera	Throscidae	<i>Throscidae</i> (larvae)	1,4	1,4	10,2	10,2	8,4	8,4				
Copeoptera	Carabidae	<i>Amara brunnea</i>							23,2	7,5		
Copeoptera	Carabidae	<i>Amara fulva</i>					2,0	2,0				
Copeoptera	Carabidae	<i>Badister dorsiger</i>	23,8	14,3								
Copeoptera	Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	27,3	9,8								
Copeoptera	Carabidae	<i>Bimbidion</i> sp.	0,2	0,2								
Copeoptera	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>					5,5	5,5				

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Copeoptera	Carabidae	<i>Clivina fossor</i>	2,0	2,0								
Copeoptera	Carabidae	<i>Dyschiriodes globosus</i>	0,3	0,3								
Copeoptera	Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	2,0	2,0	8,8	8,8						
Copeoptera	Carabidae	<i>Philorhizus sigma</i>									0,9	0,9
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus anthracinus</i>	43,6	4,6	10,4	10,4						
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus diligens</i>									9,1	9,1
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	120,1	78,7							9,6	9,6
Copeoptera	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	11,2	11,2								
Copeoptera	Carabidae	<i>Stomis pumicatus</i>	10,2	1,1								
Copeoptera	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i> (larvae)	63,8	36,0	80,6	24,3	50,6	9,4	2,0	2,0	79,6	45,1
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous haemorheidalis</i> (larvae)					3,3	3,3				
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous niger</i> (larvae)	88,1	9,8	15,7	15,7	8,0	8,0			210,3	127,8
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous</i> sp. (larvae)	0,8	0,8	0,1	0,1						
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	1,9	1,9								
Copeoptera	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)			2,9	2,9			95,1	56,4		
Copeoptera	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	4,6	4,6	14,2	6,8	14,8	11,2	7,5	4,4		
Copeoptera	Elateridae	<i>Elateridae</i> gen. sp. (larvae)	2,8	0,3	0,1	0,1						
Copeoptera	Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (larvae)			108,1	67,8	71,8	71,8	56,8	56,8		
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i> (larvae)	40,5	15,3	122,1	89,0	365,9	83,6	336,1	336,1	64,6	44,4
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus impressus</i> (larvae)	12,8		0,4	0,4	0,6	0,6	1,6	1,6	34,2	6,0
Copeoptera	Elateridae	<i>Selatosomus nigricornis</i> (larvae)	30,5	14,0	7,2	7,2			82,6	82,6	31,6	31,6
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Anthobium atrocephalum</i>					0,3	0,2				
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Atheta</i> sp.	0,8	0,8	0,2		0,1	0,1				
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Atheta</i> sp1.	0,3	0,3								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Atheta</i> sp2.	0,3	0,3			0,2	0,2			0,9	0,9

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Atheta</i> sp3.	0,2	0,2								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Atheta</i> sp4.										
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Autalia</i> sp.	0,1	0,1								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Bythinus</i>										
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Carphacis striatus</i>			0,5	0,5						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Drusilla canaliculata</i>									1,4	1,4
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Gabrius</i> sp.	0,3	0,3							0,1	0,1
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Geostiba circellaris</i>			0,3	0,3						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	9,3	2,8								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	32,7	11,0	1,6	1,6	0,7	0,7	3,4	3,4		
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium scutellare</i>	4,9	4,9	1,4	1,4						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium terminatum</i>	6,8	0,8								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Leptusa pulchella</i>			0,4	0,4						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Liogluta</i> sp.			0,2	0,2						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Manda mandibularis</i>	0,9	0,9								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Oligota</i> sp.			0,1	0,1						
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Othius lapidicola</i>	2,1	0,2							2,3	2,3
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Oxypoda</i> sp1.									0,7	0,7
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Oxytelus lagueatus</i>	0,1	0,1								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus micans</i>	5,2	5,2								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus puella</i>	13,2	7,7								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Sepedophilus testaceus</i>					0,3	0,3				
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Staphylinidae gen. sp.</i>			0,2	0,2	0,4	0,1			0,5	0,5
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Stenistoderus versicolor</i>	3,1	3,1								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Stenus juno</i>	0,6	0,6								
Copeoptera	Staphilinidae	<i>Tachinus corticinus</i>	0,3	0,3								
Dictyoptera	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>			3,8	3,8	7,1	7,1	16,3	16,3		
Diplopoda	Julidae	<i>Rossiulus kessleri</i>					0,9	0,9				
Diplopoda	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>			5,8	5,8						
Diptera	Asilidae	<i>Asilidae</i> (larvae)			5,6	2,5	33,0	1	23,2	23,2		

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		30 м		2000 м		Березняк	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Diptera	Cecidomyiidae	<i>Cecidomyiidae</i> (larvae)	0,1	0,1					0,2	0,2		
Diptera	Chironomidae	<i>Chironomidae</i> (larvae)					0,1					
Diptera	Diptera	<i>Diptera</i> (larvae)							2,8	2,8		
Diptera	Diptera	<i>Diptera</i> (pupa)							22,8	22,8		
Diptera	Empididae	<i>Empididae</i> (larvae)			0,3	0,3	0,1	0,1				
Diptera	Fanniidae	<i>Fanniidae</i> (larvae)			0,7	0,7						
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae</i> (larvae)	1,7	1,7					14,6	14,6		
Diptera	Limoniidae	<i>Limonia</i> sp. (larvae)	3,8	3,8								
Diptera	Tabanidae	<i>Tabanidae</i> (larvae)	10,6	10,6								
Gastropoda	Arionidae	<i>Arion subfuscus</i>	33,4	33,4			21,0	21,0				
Gastropoda	Gastrodontiidae	<i>Zonitoides nitidus</i>	37,1	37,1								
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Cicadellidae</i> gen. sp.			0,5	0,5	0,2	0,2				
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Eremocoris plebejus</i>	1,6	1,6	6,0	6,0			11,7	11,7		
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeidae</i> (larvae)	3,0	1,0					1,3	1,3		
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeidae</i> (larvae)							0,2	0,2		
Hemiptera	Pentatonidae	<i>Pentatonidae</i> gen. sp.							58,3	14,6		
Hemiptera	Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris apterus</i> (larvae)							2,4	1,9		
Hemiptera	Tingidae	<i>Tingidae</i> gen. sp.							14,3	13,4		
Lepidoptera	Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> (larvae)	10,4	10,4	10,3	10,3			9,5	9,5		
Lepidoptera	Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> (pupa)	1,7	0,1	69,2	69,2	108,7	62,6	86,5	86,5		
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Noctuidae</i> (larvae)							11,6	11,6		
Lepidoptera	Psychidae	<i>Psychidae</i> (larvae)			0,8	0,8						
Neuroptera	Chrysopidae	<i>Chrysopidae</i> (larvae)	3,6	3,6								
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	1,5	1,5	115,8	86,6			13,9	13,9		
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Octolasion lacteum</i>	77,0	77,0								
Opiliones	Opilioniidae	<i>Opilion</i> sp. Juv			0,4	0,2	0,2	0,2			0,2	0,2
Psocoptera	Psocoptera	<i>Psocoptera</i> sp.							0,4	0,4		
Raphidioptera	Raphidiidae	<i>Raphidiidae</i> (larvae)			0,7	0,7	3,4	3,4	3,5	0,4		
Сумма			873,1	268,5	816,9	58,5	904,0	119,6	1153,5	398,6	507,7	163,3

Таблица 4 Коэффициент непараметрической корреляции (R) относительной биомассы таксонов с ортогональными каноническими осями.

Семейство	Вид	Ось 1		Ось 2	
		R	p	R	p
Asilidae	<i>Asilidae</i> (larvae)	-0,30	0,01		
Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>	-0,24	0,04	0,23	0,05
Carabidae	<i>Amara brunnea</i>	-0,28	0,01	0,29	0,01
Carabidae	<i>Badister dorsiger</i>	0,30	0,01		
Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	0,32	0,00	0,30	0,01
Carabidae	<i>Carabidae</i> (larvae)	0,54	0,00		
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	0,48	0,00	0,24	0,03
Curculionidae	<i>Curculionidae</i> (larvae)	-0,45	0,00	0,39	0,00
Curculionidae	<i>Strophosoma capitatum</i>	-0,40	0,00	0,24	0,04
Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i> (larvae)	0,39	0,00	-0,70	0,00
Elateridae	<i>Athous niger</i> (larvae)	0,60	0,00		
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	-0,26	0,02	0,24	0,04
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	-0,24	0,04		
Elateridae	<i>Elateridae gen. sp.</i> (larvae)	0,23	0,05		
Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (larvae)	-0,24	0,04	-0,30	0,01
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>			-0,47	0,00
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus sp.</i>	-0,41	0,00		
Hahniidae	<i>Hahnia sp.</i>	-0,32	0,00	0,25	0,03
Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> (larvae)	-0,23	0,04		
Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	0,44	0,00	0,35	0,00
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-0,66	0,00		
Lycosidae	<i>Pirata sp. 1</i>	0,63	0,00	0,27	0,02
Phalangida	<i>Opilion sp.</i> (Juv.)			-0,38	0,00
Pentatonidae	<i>Pentatonidae gen. sp.</i>	-0,27	0,02		
Pyrrhocoris	<i>Pyrrhocoris apterus</i> (larvae)	-0,24	0,03	0,24	0,04
Raphidiidae	<i>Raphidiidae</i> (larvae)	-0,23	0,05		
Staphilinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	0,47	0,00	0,24	0,04
Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	0,55	0,00	0,39	0,00
Staphilinidae	<i>Lathrobium terminatum</i>	0,30	0,01	0,23	0,05
Staphilinidae	<i>Othius lapidicola</i>	0,25	0,03		
Staphilinidae	<i>Philonthus puella</i>	0,31	0,01		
Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> (larvae)	-0,25	0,03		

Таблица 5. Динамическая плотность (экз./100 л-с) пауков, жуžелиц и стафилинид в Окском заповеднике в 2011 и 2012 гг.

Отряд	Семейство	Вид	2011					2012				
			0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк	0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк
Araneae	Araneidae	<i>Cercidia prominens</i>	0,5		1,0							
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona lutescens</i>						0,5				
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona</i> sp.						0,5				
Araneae	Clubionidae	<i>Clubionidae</i> sp.									0,5	
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus festivus</i>						0,5				
Araneae	Gnaphosidae	<i>Callilepis nocturna</i>						0,5				
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassyllus lutetianus</i>	2,0				3,5	5,0	2,0	0,5		6,0
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassyllus</i> sp.	1,0		0,5	0,5		1,0	2,0			
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassodes pubescens</i>							0,5			
Araneae	Gnaphosidae	<i>Drassodes</i> sp.									1,5	
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	3,5	5,5	2,5	30,5	9,5	5,0	4,5	2,0	9,0	
Araneae	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa</i> sp.						0,5			0,5	
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus moderatus</i>										0,5
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus signifer</i>				3,0	0,5	0,5	1,0	0,5	0,5	
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus soerenseni</i>		0,5	3,0	3,5						
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus sylvestris</i>			0,5			2,0	3,0	0,5		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>		2,0	4,0	0,5			0,5	0,5		
Araneae	Gnaphosidae	<i>Zelotes subterraneus</i>		1,5	0,5	1,0		7,0	3,0	3,5	5,0	0,5
Araneae	Gnaphosidae	<i>Zelotes</i> sp.						1,5	0,5	1,0	2,0	
Araneae	Linyphiidae	<i>Abacoproeces saltuum</i>			0,5				0,5			
Araneae	Linyphiidae	<i>Anguliphantes angulipalpis</i>								0,5		
Araneae	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> sp.						1,0				
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene furtiva</i>		0,5								
Araneae	Linyphiidae	<i>Minyriolus pusillus</i>									0,5	
Araneae	Linyphiidae	<i>Semljicola barbiger</i>							0,5			
Araneae	Liocranidae	<i>Agroeca brunnea</i>				1,5		0,5			0,5	

Отряд	Семейство	Вид	2011					2012				
			0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк	0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк
Araneae	Liocranidae	<i>Agroeca striata</i>						0,5				
Araneae	Liocranidae	<i>Agraecina striata</i>						1,5	0,5			
Araneae	Liocranidae	<i>Liocranum lutetians</i>					0,5					
Araneae	Liocranidae	<i>Liocranum rutilans</i>	0,5									
Araneae	Lycosidae	<i>Acantholycosa lignaria</i>					0,5					
Araneae	Lycosidae	<i>Alopecosa aculeata</i>	0,5	0,5	4,5	12,5	0,5					
Araneae	Lycosidae	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0,5	1,0		0,5	0,5					
Araneae	Lycosidae	<i>Alopecosa inquilina</i>									0,5	
Araneae	Lycosidae	<i>Alopecosa sp.</i>					1,0				0,5	
Araneae	Lycosidae	<i>Hydrolycosa fasciata</i>					0,5					
Araneae	Lycosidae	<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>					0,5					
Araneae	Lycosidae	<i>Lycosidae sp.</i>								0,5		
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	112,0	91,5	75,5	21,0	22,0	108,5	104,0	72,0	1	8,0
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa prativaga</i>	2,0	0,5				1,0				
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa sp.</i>		0,5	0,5			1,0	1,0	3,5	0,5	
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	8,5	1,0	0,5	2,5	20,5	10,5				
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata sp.</i>	1,0	0,5				1,0		1,0		1,0
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata piraticus</i>						0,5				0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata piscatorius</i>						7,5				0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	1,5			0,5	1,5	0,5				
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata tenuitarsis</i>										1,0
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa terricola</i>	6,0			4,5		1,5	1,0	1,0	2,0	0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa ruricola</i>	1,0	0,5				3,5	0,5			0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa sp.</i>		0,5			0,5	1,5	2,0		1,0	
Araneae	Lycosidae	<i>Xerolycosa nemoralis</i>		1,0						0,5	0,5	
Araneae	Pisauridae	<i>Dolomedes fimbriatus</i>		0,5				1,0	0,5			
Araneae	Pisauridae	<i>Dolomedes juv.</i>						0,5				
Araneae	Theridiidae	<i>Asagena phalerata</i>	0,5									
Araneae	Theridiidae	<i>Euryopsis flavomaculata</i>		0,5	0,5	0,5	0,5					
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>						2,0	1,0	0,5		

Отряд	Семейство	Вид	2011					2012				
			0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк	0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila trux</i>			0,5		0,5		0,5		2,5	0,5
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp.							0,5			
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus audax</i>				0,5						
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus bifasciatus</i>	7,0	7,0	2,0			1,5	1,0	0,5		
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus lineatus</i>				0,5						
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus luctator</i>	4,5		2,5	1,0	0,5	1,5	4,5	3,0		
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus luctuosus</i>	0,5	0,5	5,0	6,0	1,0				0,5	
Araneae	Thomisidae	<i>Xysticus</i> sp.			0,5		0,5					
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachignatha listeri</i>	0,5					1,0				1,0
Araneae	Titanoecidae	<i>Titanoeca psammophila</i>								0,5		
Araneae	Zoridae	<i>Zora spinimana</i>							0,5			
Сумма			153,5	116	104,5	90,5	66,5	171,5	135	92	38	20,5
Coleoptera	Carabidae	<i>Agonum dorsale</i>	1,5	3,5		3,0	1,5	55,0	3,5		1,0	18,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Agonum fuliginosum</i>	1,5		2,0		6,0					
Coleoptera	Carabidae	<i>Agonum vindum</i>	4,0			0,5						
Coleoptera	Carabidae	<i>Amara communis</i>	1,5				1,0	4,5		1,5		
Coleoptera	Carabidae	<i>Anisodactylus binotatus</i>		2,0			1,5					
Coleoptera	Carabidae	<i>Badistor unipustulatus</i>	0,5									
Coleoptera	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>	0,5					6,5				
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	4,0		3,0	3,5	0,5	5,5	3,5	0,5	0,5	
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	3,0	9,5	16,5	74,5	20,0	1,5	6,5	17,5	44,5	2,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Cychrus caraboides</i>	13,0	6,5	1,5	3,0	12,5	11,0	1,0	1,5		5,5
Coleoptera	Carabidae	<i>Harpalus atratus</i>	0,5									
Coleoptera	Carabidae	<i>Leistus ferrugineus</i>			0,5	1,0						
Coleoptera	Carabidae	<i>Leistus rufescens</i>	0,5	0,5				0,5			1,0	
Coleoptera	Carabidae	<i>Loricera pilicornis</i>	0,5									
Coleoptera	Carabidae	<i>Notophilus</i> sp.	0,5									
Coleoptera	Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>						1,5	1,0			
Coleoptera	Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	3,5	0,5		1,5	4,5	13,0		0,5	1,0	2,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>						3,5	2,5			3,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Poecilus curpens</i>						1,5		1,5	0,5	1,0

Отряд	Семейство	Вид	2011					2012				
			0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк	0,5 м	5 м	30 м	2000 м	Березняк
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus anthracinus</i>						1,0	0,5			0,5
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	1,0		1,0	0,5	1,5	13,0	1,0	0,5	0,5	1,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	3,5	1,5		6,5	2,0	2,5	1,5		4,5	2,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	6,0			0,5	17,5			1,0	0,5	
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	1,0	0,5	2,5	3,5	1,5				1,0	
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus strenuus</i>	1,0			0,5	3,5					1,0
Сумма			47,5	24,5	27,0	98,5	73,5	120,5	21,0	24,5	55,0	36,0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Atheta sp.</i>	-	-	-	-	-	0	0,5	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Drusilla canaliculata</i>	-	-	-	-	-	0	1	0,5	0	0,5
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Gyrophaena boleti</i>	-	-	-	-	-	0,5	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Manda mandibularis</i>	-	-	-	-	-	0	0,5	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Oxytelus laqueatus</i>	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0,5
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Lathrobium scutellare</i>	-	-	-	-	-	0,5	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Paederus riparius</i>	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0,5
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Othius lapidicola</i>	-	-	-	-	-	2	1,5	1	1	1,5
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Philonthus puella</i>	-	-	-	-	-	0	0	0,5	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Philonthus rotundicollis</i>	-	-	-	-	-	0	0	0	1,5	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Quedius fuliginosus</i>	-	-	-	-	-	0	0,5	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	<i>Staphylinus erythropterus</i>	-	-	-	-	-	1,5	1	0,5	11	0,5
Сумма								4,5	5,0	2,5	13,5	3,5

Таблица 6. Коэффициент непараметрической корреляции (R) относительной динамической плотности таксонов с ортогональными каноническими осями

Семейство	Вид	Ось 1		Ось 2	
		R	p	R	p
Carabidae	<i>Anchomenus dorsalis</i>			0,66	0
Carabidae	<i>Amara communis</i>			0,46	4
Carabidae	<i>Badistor unipustulatus</i>	-0,46	4		
Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	0,60	0		
Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-0,49	3	0,63	0
Carabidae	<i>Notophilus sp.</i>			-0,56	1
Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>	-0,47	4		
Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	-0,67	0	-0,47	4
Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>	-0,64	0		
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	-0,46	4		
Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>			0,51	2
Carabidae	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,45	4		
Gnaphosidae	<i>Drassyllus lutetianus</i>	-0,88	0		
Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	0,67	0		
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus soerenseni</i>	0,55	1		
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus sylvestris</i>			-0,61	0
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>	0,61	0		
Gnaphosidae	<i>Zelotes sp.</i>			-0,54	1
Gnaphosidae	<i>Zelotes subterraneus</i>			-0,83	0
Liocranidae	<i>Agraecina striata</i>	-0,47	3	-0,47	4
Lycosidae	<i>Alopecosa aculeata</i>	0,77	0		
Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>			0,70	0
Lycosidae	<i>Pirata piscatorius</i>	-0,61	0		
Lycosidae	<i>Pirata sp</i>	-0,53	2		
Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpes</i>			0,54	1
Tetragnathidae	<i>Pachignatha listeri</i>	-0,68	0		
Theridiidae	<i>Euryopsis flavomaculata</i>	0,65	0		
Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>			-0,59	1
Thomisidae	<i>Xysticus luctuosus</i>	0,81	0		

Таблица 7. Список сокращений на рисунках, изотопный состав и содержание водного углерода в тканях почвенных беспозвоночных Окского заповедника.

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
1	0,5-30	Гидробионты	Culicidae	<i>Aedes</i> sp.	-29,3	0,6	5,0	1,4	100	0	6
1	2000	Гидробионты	Culicidae	<i>Aedes</i> sp.	-29,3	0,6	5,0	0,6	100	0	6
1	Березняк	Гидробионты	Culicidae	<i>Aedes</i> sp.	-30,1	0,7	5,2	1,2	100	0	6
2	0	Гидробионты	Chironomidae	<i>Chironomidae</i> gen. sp. (larvae)	-30,3	0,8	4,1	0,5	100	0	5
3	0	Гидробионты	Asellidae	<i>Asellus aquaticus</i>	-29,1	0,3	2,9	0,1	100	0	2
4	0	Гидробионты	Gerridae	<i>Gerris</i> sp.	-29,0	0,3	6,9	0,4	100	0	5
5	0	Гидробионты	Nepidae	<i>Nepa cinerea</i>	-29,9	0,5	7,8	0,8	100	0	5
6	0	Гидробионты	Libellulidae	<i>Leucorrhinia</i> sp.	-29,7	0,2	4,1	0,1	100	0	5
10	0,5	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	-25,7	0,1	6,4	0,3	17	2	7
21	0,5	Пауки	Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	-25,9	0,3	7,3	0,2	22	7	5
22	0,5	Пауки	Linyphiidae	<i>Porrhomma</i> sp.1 Juv.	-26,4	0,1	6,2	0,2	33	3	3
25	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	-26,2	0,1	6,5	0,2	29	2	15
26	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa prativaga</i>	-27,3	0,2	9,7	1,1	51	3	4
27	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	-27,9	0,2	7,7	0,1	65	4	17
28	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Pirata</i> sp. 1 Juv.	-27,0	0,3	6,9	0,2	44	5	10
29	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	-26,4	0,5	7,5	0,6	33	10	3
30	0,5	Пауки	Lycosidae	<i>Trochosa terricola</i>	-26,3	0,1	7,6	0,2	30	3	9
34	0,5	Пауки	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	-25,3	0,6	7,6	0,6	15	9	4
35	0,5	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus bifasciatus</i>	-25,3	0,2	5,7	0,2	10	3	8
36	0,5	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus luctator</i>	-26,0	0,3	6,4	0,2	24	5	7
40	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Agonum fuliginosum</i>	-28,6	0,3	7,0	0,6	70	9	5
43	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	-28,9	0,4	8,8	0,3	75	12	6
44	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>	-27,2	0,3	5,3	0,5	26	9	8
46	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	-27,1	0,1	4,0	0,4	23	4	6
47	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-27,4	0,2	5,9	0,3	31	5	10

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
48	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>	-29,1	0,4	6,1	0,1	79	9	6
50	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>	-28,0	0,3	5,9	0,8	51	10	6
51	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus anthracinus</i>	-27,9	0,2	5,9	0,5	46	8	4
52	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	-27,9	0,3	6,3	0,7	48	10	10
53	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	-26,0	0,2	5,2	0,1	2	2	7
57	0,5	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	-27,3	0,2	6,6	0,5	30	6	9
60	0,5	Хилоподы	Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-25,9	0,5	7,1	0,2	24	9	5
61	0,5	Хилоподы	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-26,2	0,2	5,8	0,3	26	4	16
62	0,5	Диплоподы	Julidae	<i>Rossiulus kessleri</i>	-25,1	0,4	-0,1	0,2	12	8	3
63	0,5	Диплоподы	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	-24,7		3,3		4	0	1
64	0,5	Проволочники	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	-26,6	0,5	3,7	0,4	45	8	13
65	0,5	Проволочники	Elateridae	<i>Athous niger</i>	-27,1	0,4	5,5	0,7	55	8	8
67	0,5	Дождевые черви	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-26,8	0,3	3,3	0,3	51	5	10
68	0,5	Стафилиниды	Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	-27,0	0,2	7,9	0,3	23	4	10
вп/а	0,5	Коллемболы	Collembola	Атмобионтные и верхнеподстилочные	-26,8	0,2	3,4	0,5	43	4	8
нп/п	0,5	Коллемболы	Collembola	Нижнеподстилочные и почвенные	-25,7	0,3	5,2	0,9	21	6	13
10	5	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	-26,0	0,1	7,3	0,3	23	3	9
15	5	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>	-24,9	0,3	7,0	0,3	6	4	4
17	5	Пауки	Leocranidae	<i>Leocranidae gen. sp.</i>	-25,4		6,6		12	4	1
18	5	Пауки	Linyphiidae	<i>Linyphiidae gen. sp.</i>	-25,2	0,1	6,4	0,6	8	2	7
25	5	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	-26,7	0,1	6,7	0,2	40	3	15
27	5	Пауки	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	-28,2	0,3	8,1	0,4	71	7	2
31	5	Пауки	Opiliones	<i>Opiliones sp.</i>	-25,5		3,5		14	4	1
34	5	Пауки	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	-24,2	0,3	6,7	0,6	0	0	3
35	5	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus bifasciatus</i>	-25,9	0,2	6,5	0,3	21	4	10
38	5	Тараканы	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>	-25,9	0,6	1,6	0,3	17	13	3

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
39	5	Жужелицы	Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>	-27,5	0,6	6,5	0,9	35	17	5
46	5	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	-26,5	0,1	4,1	0,1	9	3	11
47	5	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-27,5	0,2	5,7	0,6	36	7	9
54	5	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	-26,0	0,3	5,2	0,4	0	0	3
59	5	Жужелицы	Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	-27,7	0,3	5,1	0,3	41	8	4
60	5	Хилоподы	Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-26,6	0,4	6,1	0,2	39	7	12
61	5	Хилоподы	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-25,5	0,2	5,0	0,3	11	3	18
62	5	Диплоподы	Julidae	<i>Rossiulus kessleri</i>	-24,8	0,3		0,4	9	5	6
63	5	Диплоподы	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	-25,2	0,2	0,8	0,2	13	5	3
64	5	Проволочники	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	-24,4	0,4	5,3	0,6	8	7	7
65	5	Проволочники	Elateridae	<i>Athous niger</i>	-26,9	0,4	4,2	0,2	51	8	9
66	5	Проволочники	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	-26,0	0,2	3,1	0,4	34	4	5
67	5	Дождевые черви	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-24,9	0,2	0,1	0,1	16	3	11
вп/а	5	Коллемболы	Collembola	Атмобионтные и верхнеподстилочные	-25,9	0,2	2,3	0,3	27	4	12
нп/п	5	Коллемболы	Collembola	Нижнеподстилочные и почвенные	-25,0	0,2	1,9	0,4	10	3	13
10	30	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	-25,6	0,1	7,0	0,3	15	3	6
13	30	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus soerenseni</i>	-24,8	0,2	6,2	0,5	2	1	5
14	30	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.	-24,8	0,1	6,0	0,4	2	1	6
15	30	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>	-25,0	0,2	6,6	0,3	6	3	8
21	30	Пауки	Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	-25,1		7,2		4		1
24	30	Пауки	Lycosidae	<i>Alopecosa aculeata</i>	-26,1	0,2	5,5	0,2	26	3	8
25	30	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	-26,7	0,2	6,7	0,2	39	4	16
34	30	Пауки	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	-23,9		5,7		0		1
35	30	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus bifasciatus</i>	-25,9	0,6	6,6	0,5	22	12	4
36	30	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus luctator</i>	-25,3	0,3	5,8	0,6	10	6	5
37	30	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus luctuosus</i>	-25,6	0,1	5,7	0,3	14	2	7

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
38	30	Тараканы	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>	-25,9	0,3	0,1	0,6	14	7	4
42	30	Жужелицы	Carabidae	<i>Anchomenus dorsalis</i>	-27,9	0,1	4,4	0,4	47	4	3
45	30	Жужелицы	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>	-27,2	0,4	4,1	0,3	28	9	7
46	30	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	-26,7	0,2	4,8	0,5	11	6	10
47	30	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-27,1	0,5	5,7	0,3	24	15	3
58	30	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-25,9	0,3	4,4	0,5	3	3	4
60	30	Хилоподы	Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-26,6	0,4	5,3	0,3	38	8	9
61	30	Хилоподы	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-25,5	0,1	4,2	0,2	11	3	21
62	30	Диплоподы	Julidae	<i>Rossiulus kessleri</i>	-24,3	0,1	0,1	0,4	1	1	8
63	30	Диплоподы	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	-24,5	0,3	0,8	0,6	4	4	3
64	30	Проволочники	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	-25,8	1,0	3,1	0,3	31	14	7
65	30	Проволочники	Elateridae	<i>Athous niger</i>	-24,9	0,4	4,3	0,5	15	8	5
66	30	Проволочники	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	-25,2	0,2	4,7		20	5	3
67	30	Дождевые черви	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-24,6	0,1	-1,1	0,3	11	2	5
вп/а	30	Коллемболы	Collembola	Атмобионтные и верхнеподстилочные	-26,1	0,2	1,8	0,3	29	4	10
нп/п	30	Коллемболы	Collembola	Нижнеподстилочные и почвенные	-24,3	0,3	0,9	0,3	4	2	12
10	2000	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	-24,8	0,1	3,6	0,1	-	-	20
11	2000	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa</i> sp.	-24,1	0,1	2,2	0,3	-	-	4
12	2000	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus signifer</i>	-25,2		4,1	0,1	-	-	6
13	2000	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus soerenseni</i>	-24,2	0,1	4,6	0,2	-	-	7
14	2000	Пауки	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.	-24,9	0,7	3,8	0,5	-	-	3
16	2000	Пауки	Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp.	-24,7	0,1	1,2	0,1	-	-	2
18	2000	Пауки	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> gen. sp.	-24,7		1,9		-	-	1
19	2000	Пауки	Linyphiidae	<i>Nereine radiata</i>	-24,4		3,5		-	-	1
20	2000	Пауки	Linyphiidae	<i>Panatomops mengei</i>	-22,4		1,0		-	-	1
23	2000	Пауки	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>	-23,4		3,0		-	-	1

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
24	2000	Пауки	Lycosidae	<i>Alopecosa aculeata</i>	-24,8	0,1	3,5	0,2	-	-	11
25	2000	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	-25,1	0,1	3,9	0,2	-	-	16
27	2000	Пауки	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	-26,0	0,2	4,5	0,3	-	-	4
30	2000	Пауки	Lycosidae	<i>Trochosa terricola</i>	-24,8	0,1	3,9	0,1	-	-	9
33	2000	Пауки	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha pinicola</i>	-26,5		4,8		-	-	1
36	2000	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus luctator</i>	-25,9		6,3	0,2	-	-	2
37	2000	Пауки	Thomisidae	<i>Xysticus luctuosus</i>	-25,2	0,1	3,2	0,3	-	-	7
38	2000	Тараканы	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>	-25,3	0,1	-2,5	0,1	-	-	7
41	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Amara communis</i>	-26,0	0,4	1,2	0,4	-	-	3
45	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Calathus micropterus</i>	-26,8	0,3	1,1	0,2	-	-	8
46	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	-26,2	0,1	0,8	0,2	-	-	10
47	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-27,1	0,3	4,4	0,6	-	-	5
48	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>	-28,0	0,5	4,2	0,9	-	-	3
56	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	-25,7	0,1	1,1	0,1	-	-	8
58	2000	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-25,7	0,5	1,0	0,2	-	-	6
60	2000	Хилоподы	Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	-24,9	0,7	2,7	0,2	-	-	3
61	2000	Хилоподы	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-25,1	0,1	1,1	0,1	-	-	17
64	2000	Проволочники	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	-23,7	0,7	1,2	0,3	-	-	6
65	2000	Проволочники	Elateridae	<i>Athous niger</i>	-24,3		3,1		-	-	1
66	2000	Проволочники	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i>	-24,6	0,6	2,0	0,8	-	-	4
67	2000	Дождевые черви	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-24,0	0,1	-3,0	0,1	-	-	10
вп/а	2000	Коллемболы	Collembola	Атмобионтные и верхнеподстилочные	-25,7	0,1	-1,0	0,2	-	-	5
нп/п	2000	Коллемболы	Collembola	Нижнеподстилочные и почвенные	-24,1	0,3	-1,3	0,6	-	-	11
7	березняк	Пауки	Araneidae	<i>Singa nitidula</i>	-26,8	0,3	4,8	0,6	40	6	3
8	березняк	Пауки	Dictinidae	<i>Dictinidae gen. sp.</i>	-26,7		3,9		37	1	1
9	березняк	Пауки	Gnaphosidae	<i>Drassylus lutetianus</i>	-26,0	0,1	5,5	0,6	22	2	8

№№	Расстояние от старицы	Группа на рис.	Семейство	Вид / группа	$\delta^{13}\text{C}$	SE	$\delta^{15}\text{N}$	SE	Доля водн. С, %	SE	Размер выборки
10	березняк	Пауки	Gnaphosidae	<i>Gnaphosa bicolor</i>	-24,7	0,1	3,7	0,2	0	0	8
25	березняк	Пауки	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	-25,9	0,2	4,6	0,2	22	3	14
27	березняк	Пауки	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	-26,5	0,1	4,7	0,1	34	3	18
29	березняк	Пауки	Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	-25,9	0,2	4,5	0,2	20	4	3
32	березняк	Пауки	Pisauridae	<i>Dolomedes fimbriatus</i>	-27,1	0,1	5,6	0,1	47	1	3
38	березняк	Тараканы	Blattodea	<i>Ectobius sylvestris</i>	-25,7	0,2	-1,4	0,2	10	3	5
39	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>	-28,0	0,8	1,6	0,4	48	23	2
42	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Anchomenus dorsalis</i>	-28,3	0,1	2,1	0,2	59	4	10
46	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus arvensis</i>	-26,9	0,3	1,7	0,3	19	6	8
47	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	-27,1	0,2	3,6	0,3	24	5	12
48	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>	-28,1	0,1	3,4	0,3	51	4	8
55	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus niger</i>	-26,5	0,6	3,8	1,2	19	11	4
57	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	-27,5	0,3	4,1	0,6	34	8	10
59	березняк	Жужелицы	Carabidae	<i>Pterostichus strenuus</i>	-27,0	0,2	1,7	0,4	18	7	5
61	березняк	Хилоподы	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	-26,6	0,3	3,4	0,3	33	6	9
63	березняк	Диплоподы	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	-25,1	0,4	1,5	0,4	13	7	6
64	березняк	Проволочники	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	-26,7	0,4	1,8	0,6	47	7	10
65	березняк	Проволочники	Elateridae	<i>Athous niger</i>	-26,1	0,2	3,0	0,6	36	4	4
67	березняк	Дождевые черви	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-26,7	0,2	-0,9	0,2	48	3	20
вп/а	березняк	Коллемболы	Collembola	Атмобионтные и верхнеподстилочные	-28,0		-0,2		66	0	1
нп/п	березняк	Коллемболы	Collembola	Нижнеподстилочные и почвенные	-26,3	0,1	1,3	0,5	34	3	15

Таблица 8. Численность (экз./м²) и биомасса (мг сухого веса/м²) почвенных беспозвоночных в районе озера Глубокое по данным почвенных учетов.

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Araneae	Agelenidae	<i>Agelenidae</i> sp.	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	2,0	2,0
Araneae	Araneidae	<i>Larinioides</i> sp.	0,8	0,8	-	-	-	-	5,5	5,5	-	-	-	-
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona lutescens</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	2,4	2,4	-	-	5,1	5,1
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona phragmitis</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	4,1	4,1	-	-	-	-
Araneae	Clubionidae	<i>Clubiona</i> sp.	9,6	1,6	3,2	1,6	-	-	5,2	0,4	1,8	0,6	-	-
Araneae	Corinnidae	<i>Phrurolithus</i> sp.	1,6	1,6	-	-	-	-	0,2	0,2	-	-	-	-
Araneae	Dictynidae	<i>Dictyna arundinacea</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-
Araneae	Dictynidae	<i>Dictyna pusilla</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	2,3	2,3	-	-
Araneae	Hahniidae	<i>Antistea elegans</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,9	0,9	-	-	-	-
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia pusila</i>	3,2	3,2	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia pusillus</i>	2,4	2,4	1,6	1,6	-	-	0,3	0,3	0,2	0,2	-	-
Araneae	Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp.	1,6	1,6	-	-	1,6	-	0,1	0,1	-	-	0,4	0,0
Araneae	Hahniidae	<i>Hahniidae</i> sp.	0,8	0,8	-	-	1,6	1,6	0,9	0,9	-	-	0,1	0,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Abacoproeces saltuum</i>	1,6	1,6	1,6	1,6	-	-	0,5	0,5	0,5	0,5	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Agyneta cauta</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Bathyphantes nigrinus</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,4	0,4	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Batyphantes nigrinus</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5
Araneae	Linyphiidae	<i>Centromerus arcanus</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,2	0,2
Araneae	Linyphiidae	<i>Centromerus incultus</i>	-	-	-	-	1,6	-	-	-	-	-	0,3	0,0
Araneae	Linyphiidae	<i>Ceratinella brevipes</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	1,6	1,6	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3
Araneae	Linyphiidae	<i>Ceratinella brevis</i>	1,6	-	-	-	-	-	0,5	0,0	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus cristatus</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,2	0,2	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus dentatus</i>	4,8	1,6	-	-	1,6	1,6	0,3	0,0	-	-	0,1	0,1

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus permixtus</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,0	0,0
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplostila concolor</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Gongylidiellum latebricola</i>	2,4	2,4	11,2	11,2	0,8	0,8	0,2	0,2	1,2	1,2	0,1	0,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Gongylidiellum rufipes</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,4	0,4	1,4	1,4	0,5	0,5
Araneae	Linyphiidae	<i>Kaestneria pullata</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> sp.	13,6	4,0	12,8	3,2	5,6	0,8	2,2	0,3	1,5	0,4	0,8	0,0
Araneae	Linyphiidae	<i>Maro minutus</i>	-	-	4,8	3,2	2,4	2,4	-	-	0,4	0,3	0,1	0,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Micrargus herbigradus</i>	-	-	0,8	0,8	0,8	0,8	-	-	0,1	0,1	0,2	0,2
Araneae	Linyphiidae	<i>Neriene clathrata</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,1	1,1
Araneae	Linyphiidae	<i>Oedothorax gibbosus</i>	-	-	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	1,0	1,0
Araneae	Linyphiidae	<i>Pocadicnemis pumila</i>	1,6	-	2,4	0,8	3,2	-	0,1	0,0	0,3	0,0	0,6	0,2
Araneae	Linyphiidae	<i>Porhomma pygmaeum</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,0	0,0
Araneae	Linyphiidae	<i>Savignia frontata</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Tapinocyba pallens</i>	-	-	2,4	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	2,4	2,4	1,6	1,6	2,4	2,4	0,6	0,6	0,5	0,5	0,6	0,6
Araneae	Linyphiidae	<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	-	-	0,7	0,7	0,0	0,0	-	-
Araneae	Liocranidae	<i>Agroecina striata</i>	-	-	-	-	2,4	0,8	-	-	-	-	3,6	2,2
Araneae	Lycosidae	<i>Lycosidae</i> sp.	2,4	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	1,8	0,2	0,5	0,5	0,7	0,7
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa</i> sp.	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata hygrophilus</i>	2,4	2,4	2,4	0,8	2,4	0,8	15,0	15,0	12,5	2,6	15,3	4,3
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata</i> sp.	100,0	40,8	65,6	11,2	61,6	16,8	45,5	21,2	28,9	2,0	27,2	9,6
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa</i> sp.	3,2	3,2	4,0	0,8	0,8	0,8	16,5	16,5	14,5	2,6	6,5	6,5
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	9,6	6,4	0,8	0,8	-	-	182,7	119,0	16,8	16,8	-	-
Araneae	Philodromidae	<i>Tibellus</i> sp.	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	3,0	3,0	-	-

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Araneae	Pisuaridae	<i>Dolomedes fimbriatus</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	48,5	48,5	-	-	-	-
Araneae	Pisuaridae	<i>Dolomedes</i> sp.	0,8	0,8	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-
Araneae	Salticidae	<i>Neon reticulatus</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	0,2	0,2	-	-	0,4	0,4
Araneae	Salticidae	<i>Salticidae</i> sp.	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Araneae	Tetragnathidae	<i>Metellina segmentata</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	4,3	4,3	-	-
Araneae	Tetragnathidae	<i>Metellina</i> sp.	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,6	0,6
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha clercki</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	6,6	6,6	-	-	-	-
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha listeri</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	1,4	1,4	-	-	-	-
Araneae	Theridiidae	<i>Episinus angulatus</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,7	0,5	0,5	1,2	1,2
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus arundineti</i>	8,0	-	6,4	1,6	19,2	8,0	5,5	0,9	5,1	1,9	13,3	3,8
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	3,5	3,5	-	-
Araneae	Theridiidae	<i>Robertus</i> sp.	-	-	0,8	0,8	1,6	1,6	-	-	0,6	0,6	0,4	0,4
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,9	0,9	-	-	-	-
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila</i> sp.	0,8	0,8	1,6	1,6	2,4	0,8	0,5	0,5	1,5	1,5	2,1	1,1
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila trux</i>	1,6	-	0,8	0,8	2,4	2,4	1,8	0,0	1,8	1,8	8,9	8,9
Araneae	Zoridae	<i>Zora</i> sp.	1,6	-	-	-	2,4	2,4	0,6	0,6	-	-	1,3	1,3
Araneae	Zoridae	<i>Zora spinimana</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,9	0,9	-	-	-	-
Arionidae	Arion subfuscus	<i>Arion subfuscus</i>	-	-	2,4	0,8	0,8	0,8	-	-	14,3	4,4	8,7	8,7
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i>	4,0	0,8	1,6	1,6	7,2	2,4	11,2	1,1	2,7	2,7	22,4	9,0
Chilopoda	Linotaeniidae	<i>Strigamia pussilus</i>	-	-	1,6	-	1,6	1,6	-	-	1,7	0,4	2,7	2,7
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	28,8	6,4	74,4	0,8	136,8	31,2	38,0	1,1	100,4	12,7	182,9	35,5
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius forficatus</i>	0,8	0,8	-	-	1,6	-	11,6	11,6	-	-	15,6	13,9
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharidae larvae</i> sp.	2,4	2,4	0,8	0,8	-	-	3,7	3,7	0,5	0,5	-	-
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharidae</i> sp.	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	1,6	1,6	-	-	0,6	0,6

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Coleoptera	Carabiade	<i>Agonum fuliginosum</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	3,4	3,4
Coleoptera	Carabiade	<i>Badister bipustulatus</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	2,0	2,0	-	-
Coleoptera	Carabiade	<i>Carabus nemoralis</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	Carabiade	<i>Dischirius globosus</i> (?)	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Coleoptera	Carabiade	<i>Epaphius secalis</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,3	0,3
Coleoptera	Carabiade	<i>Microlestes minutulus</i>	1,6	1,6	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	-
Coleoptera	Carabiade	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	1,6	1,6	-	-	1,6	-	4,0	4,0	-	-	4,2	0,6
Coleoptera	Carabiade	<i>Pterostichus antracinus</i>	-	-	-	-	1,6	-	-	-	-	-	26,3	0,4
Coleoptera	Carabiade	<i>Pterostichus diligens</i>	10,4	0,8	4,0	2,4	3,2	-	29,2	0,1	11,9	6,9	9,2	0,6
Coleoptera	Carabiade	<i>Pterostichus minor</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	3,2	-	4,4	4,4	3,1	3,1	14,0	2,3
Coleoptera	Carabiade	<i>Pterostichus nigrita</i>	1,6	1,6	1,6	-	-	-	18,2	18,2	24,9	3,4	-	-
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabidae larvae</i> sp.	12,8	4,8	11,2	4,8	14,4	4,8	8,5	5,8	23,7	7,1	34,4	10,3
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae larvae</i> sp.	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	0,5	0,5	-	-	0,2	0,2
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae</i> sp.	-	-	-	-	1,6	-	-	-	-	-	3,8	0,2
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculionidae larvae</i> sp.	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	-	-
Coleoptera	Dermestidae	<i>Dermestidae larvae</i> sp.	1,6	1,6	-	-	-	-	2,7	2,7	-	-	-	-
Coleoptera	Dytiscidae	<i>Dytiscidae larvae</i> sp.	-	-	1,6	1,6	0,8	0,8	2,0	2,0	-	-	1,4	1,4
Coleoptera	Elateridae	<i>Actenicerus sjaelandicus</i> (larvae)	14,4	4,8	4,8	-	1,6	1,6	168,5	110,0	77,7	57,4	17,1	17,1
Coleoptera	Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i> (larvae)	4,0	2,4	1,6	-	2,4	0,8	9,0	2,2	7,6	4,7	7,0	1,3
Coleoptera	Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (larvae)	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	16,6	16,6	-	-
Coleoptera	Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	-	-	4,8	-	0,8	0,8	-	-	21,1	3,9	6,8	6,8

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Coleoptera	Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	0,8	0,8	13,6	7,2	1,6	1,6	1,7	1,7	31,7	11,0	4,9	4,9
Coleoptera	Elateridae	<i>Denticollis linearis</i> (larvae)	0,8	0,8	-	-	-	-	2,4	2,4	-	-	-	-
Coleoptera	Elateridae	<i>Elateridae</i> sp. (larvae)	1,6	1,6	-	-	-	-	18,4	18,4	-	-	-	-
Coleoptera	Elateridae	<i>Limonius parvulus</i> (larvae)	0,8	0,8	-	-	-	-	2,4	2,4	-	-	-	-
Coleoptera	Lagriidae	<i>Lagria hirta</i>	8,8	0,8	18,4	4,0	10,4	4,0	20,7	4,9	35,2	8,3	19,9	19,0
Coleoptera	Lampiridae	<i>Lampiridae</i> larvae sp.	4,0	2,4	-	-	-	-	45,4	35,5	-	-	-	-
Coleoptera	Nitidulidae	<i>Nitidulidae</i> sp	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Pselaphinae	<i>Pselaphinae</i> sp	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1
Coleoptera	Scirtidae	<i>Scirtidae</i> larvae sp.	-	-	-	-	2,4	2,4	-	-	-	-	1,4	1,4
Coleoptera	Silphidae	<i>Silphidae</i> larvae sp.	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	1,4	1,4	-	-	0,7	0,7
Coleoptera	Silphidae	<i>Silphidae</i> sp	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	15,1	15,1	-	-
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Atheta</i> sp.	0,8	0,8	-	-	1,6	1,6	1,2	1,2	-	-	0,2	0,2
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Atheta</i> sp1.	-	-	-	-	1,6	-	-	-	-	-	0,5	0,1
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Bolitochara</i> sp.	0,8	0,8	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Carpelimus elongatulus</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	0,1	0,1	-	-	0,1	0,1
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Drusilla canaliculata</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,7	0,7
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Erichsonius cinerascens</i>	2,4	2,4	-	-	-	-	1,0	1,0	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Gabrius</i> sp.	-	-	-	-	0,8	0,8	5,4	2,7	-	-	2,4	1,7
Coleoptera	Staphilinida e	<i>Gabrius</i> sp. 1	12,0	5,6	-	-	6,4	4,8	-	-	-	-	0,3	0,3

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Gabrius trossulus</i>	1,6	1,6	-	-	-	-	0,6	0,6	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Geostiba circellaris</i>	0,8	0,8	2,4	0,8	3,2	1,6	0,3	0,3	0,1	0,0	0,3	0,2
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	-	-	4,0	0,8	-	-	-	-	1,0	0,2	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	5,6	4,0	1,6	-	5,6	0,8	7,6	3,3	3,6	0,1	9,9	2,0
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium scutellare</i>	-	-	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	4,0	4,0
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium terminatum</i>	3,2	1,6	6,4	1,6	4,8	1,6	2,9	1,4	8,1	0,0	7,9	2,3
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Ochtheophilum fracticorne</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Ochtheophilum fracticorne</i>	-	-	1,6	-	-	-	-	-	1,0	0,0	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Olophrum assimile</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,4	0,4	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Othius lapidicola</i>	0,8	0,8	1,6	1,6	1,6	-	0,4	0,4	0,5	0,5	0,6	0,1
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Oxypoda</i> sp.	-	-	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	1,9	1,9
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus micans</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,3	0,3
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus nitidus</i>	1,6	1,6	-	-	-	-	4,0	4,0	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Quedius cincticollis</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,2	1,2	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Sepedophilus testaceus</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,4	0,4	-	-

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp.	2,4	2,4	0,8	0,8	1,6	-	0,7	0,1	1,7	1,7	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp. (larvae)	2,4	0,8	0,8	0,8	-	-	-	-	1,0	1,0	1,5	1,3
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp. 1	-	-	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	4,3	4,3
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp. 2	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,4	1,4
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp. 3	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,2	1,2
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphylinus erythropterus</i>	1,6	1,6	-	-	0,8	0,8	30,5	30,5	-	-	14,6	14,6
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Stenus clavicornis</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	0,8	0,8	-	-	0,7	0,7
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Stenus juno</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	0,3	0,3	-	-	-	-
Coleoptera	Tenebrionidae	<i>Lagria hirta</i>	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	0,5	0,5	-	-
Diplopoda	Julidae	<i>Julidae</i> sp.	8,0	-	-	-	3,2	3,2	19,2	2,9	-	-	3,6	3,6
Diplopoda	Julidae	<i>Leptoiulus proximus</i>	2,4	2,4	4,0	0,8	1,6	-	7,1	7,1	3,6	0,4	3,1	0,1
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	35,2	8,0	15,2	0,8	25,6	6,4	618,6	220,3	278,6	32,0	465,8	60,1
Diplopoda	Julidae	<i>Microiulus laeticollis</i>	1,6	-	1,6	1,6	3,2	1,6	2,8	1,3	4,5	4,5	17,2	9,2
Diplopoda	Julidae	<i>Xestoiulus</i> sp.	0,8	0,8	-	-	-	-	37,6	37,6	-	-	-	-
Diplopoda	Polydesmidae	<i>Polydesmus complanatus</i>	16,8	0,8	36,8	4,8	20,8	4,8	163,3	49,5	152,5	42,0	141,2	56,8
Diplopoda	Polydesmidae	<i>Polydesmus denticulatus</i>	0,8	0,8	4,0	2,4	4,0	4,0	14,4	14,4	19,8	15,2	10,3	10,3
Diplopoda	Polydesmidae	<i>Polydesmus</i> sp.	20,8	4,8	32,8	2,4	64,0	20,8	42,5	8,1	39,5	5,4	90,4	22,9

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Diplopoda	Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>	2,4	2,4	1,6	-	12,8	-	7,2	7,2	1,8	0,3	27,3	4,0
Diptera	Asilidae	<i>Asilidae larvae sp.</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,0	1,0
Diptera	Bibionidae	<i>Bibionidae sp. (larvae)</i>	2,4	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,7	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1
Diptera	Bolitophilidae	<i>Bolitophilidae sp. (larvae)</i>	1,6	1,6	1,6	-	3,2	3,2	0,4	0,4	1,5	0,8	0,8	0,8
Diptera	Diptera sp.	<i>Diptera sp. (larvae)</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	1,0	1,0	-	-	-	-
Diptera	Dolychopodidae	<i>Dolychopodidae sp. (larvae)</i>	0,8	0,8	3,2	1,6	0,8	0,8	2,6	0,9	2,2	2,2	1,3	1,3
Diptera	Empididae	<i>Empididae sp. (larvae)</i>	0,8	0,8	4,8	3,2	1,6	-	8,2	7,9	4,2	1,5	1,1	0,7
Diptera	Fanniidae	<i>Fanniidae (larvae)</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	1,3	1,3
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp. (larvae)</i>	-	-	1,6	-	-	-	89,0	34,5	4,1	0,7	11,1	11,1
Diptera	Limoniidae	<i>Limoniidae sp. (larvae)</i>	11,2	1,6	8,0	-	4,0	2,4	-	-	1,0	0,0	-	-
Diptera	Muscidae	<i>Muscidae sp. (larvae)</i>	-	-	3,2	1,6	0,8	0,8	-	-	4,4	1,7	0,4	0,4
Diptera	Mycetophilidae	<i>Mycetophilidae sp. (larvae)</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	0,4	0,4	-	-
Diptera	Nematocera	<i>Nematocera (larvae)</i>	-	-	-	-	1,6	1,6	-	-	-	-	0,6	0,6
Diptera	Rhagionidae	<i>Rhagionidae sp. (larvae)</i>	3,2	-	20,8	9,6	4,0	0,8	6,6	0,0	41,0	29,4	16,2	12,3
Diptera	Sciaridae	<i>Sciaridae sp. (larvae)</i>	-	-	12,8	11,2	-	-	-	-	0,9	0,4	-	-
Diptera	Tabanidae	<i>Tabanidae sp. (larvae)</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	40,5	40,5	-	-	-	-
Diptera	Tipulidae	<i>Tipulidae sp. (larvae)</i>	2,4	2,4	11,2	11,2	-	-	6,5	6,5	49,4	49,4	-	-
Hemiptera	Cycadellidae	<i>Cycadellidae sp. (larvae)</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	1,4	0,7	-	-	-	-
Hemiptera	Hemiptera	<i>Hemiptera sp. (larvae)</i>	1,6	-	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeidae sp.</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	13,5	5,5	13,8	1,8	-	-
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Lygaeidae sp. (larvae)</i>	11,2	3,2	6,4	3,2	-	-	0,3	0,3	-	-	0,1	0,1
Hemiptera	Pyrrhocoris	<i>Pyrrhocoris sp.</i>	1,6	1,6	4,8	1,6	-	-	0,1	0,1	1,3	0,9	-	-
Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Tenthredinidae sp. (larvae)</i>	2,4	0,8	2,4	2,4	3,2	-	30,0	7,3	13,9	13,9	56,2	21,5

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Isopoda	Ligiidae	<i>Ligidium hypnorum</i>	11,2	8,0	4,0	0,8	42,4	0,8	27,8	15,4	15,9	0,6	109,3	9,6
Isopoda	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i>	14,4	3,2	10,4	4,0	7,2	0,8	96,8	38,3	46,4	15,5	30,8	20,8
Lepidoptera	Geomertidae	<i>Geomertidae</i> sp. (larvae)	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,4	0,4	4,5	4,5	1,4	1,4
Lepidoptera	Lepidoptera	<i>Lepidoptera</i> sp. (larvae)	5,6	0,8	1,6	-	1,6	-	38,8	3,8	9,7	6,3	6,1	6,1
Megaloptera	Megaloptera	<i>Megaloptera</i> sp. (larvae)	0,8	0,8	-	-	-	-	12,0	12,0	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea</i> sp.	0,8	0,8	2,4	2,4	-	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	0,8	0,8	0,8	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	48,0	14,4	58,4	23,2	38,4	22,4	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	2,4	2,4	2,4	2,4	1,6	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Eisenia tetraedra</i>	-	-	-	-	0,8	0,8	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Lumbricidae</i> sp.	46,4	38,4	26,4	20,0	56,0	9,6	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Lumbricus castaneus</i>	0,8	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Lumbricus rubellus</i>	10,4	2,4	4,8	1,6	9,6	8,0	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Lumbricus</i> sp.	91,2	36,8	77,6	48,8	27,2	3,2	-	-	-	-	-	-
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Octolasion lacteum</i>	5,6	0,8	7,2	5,6	106,4	63,2	-	-	-	-	-	-
Opiliones	Opilionidae	<i>Opilion</i> sp. Juv.	-	-	2,4	2,4	-	-	-	-	0,2	0,2	-	-

Отряд	Семейство	Вид	Численность, экз./м ²						Биомасса, мг сухого веса/м ²					
			0,5 м		5 м		50 м		0,5 м		5 м		50 м	
			Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.	Сред нее	Ст. ош.
Opiliones	Phalangiidae	<i>Phalangidae</i> sp.	1,6	1,6	2,4	0,8	4,0	0,8	0,1	0,1	0,2	0,1	0,8	0,7
Opiliones	Phalangiidae	<i>Rilaena triangularis</i>	0,8	0,8	-	-	0,8	0,8	2,7	2,7	-	-	5,2	5,2
Pulmonata	Agriolimacidae	<i>Deroceras agreste</i>	6,4	4,8	3,2	-	0,8	0,8	64,8	48,4	28,2	5,3	11,8	11,8
Pulmonata	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i>	-	-	1,6	-	-	-	-	-	7,5	1,2	-	-
Rhaphidioptera	Rhaphidiidae	<i>Rhaphidiidae</i> sp. (larvae)	-	-	0,8	0,8	0,8	0,8	-	-	1,0	0,1	-	-
Thysanoptera	Thysanoptera	<i>Thysanoptera</i> sp. (larvae)	0,8	0,8	-	-	-	-	0,1	0,1	-	-	-	-
Сумма			716,0	4,0	690,4	127,2	825,6	20,8	2176,9	302,7	1267,7	76,4	1551,7	132,7

Таблица 9. Коэффициент непараметрической корреляции (R) относительной численности таксонов с ортогональными каноническими осями

Семейство	Вид	R	p	R	p
Agriolinacidae	<i>Deroceras agreste</i>			0,28	3
Arionidae	<i>Arion subfuscus</i>			-0,27	4
Carabidae	<i>Carabidae gen. sp. (larvae)</i>	0,26	49		
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>			-0,27	4
Clubionidae	<i>Clubiona sp. (juv.)</i>	-0,27	4	0,31	2
Elateridae	<i>Actenicerus sjaelandicus</i>			0,58	0
Elateridae	<i>Athous subfuscus (larvae)</i>			-0,33	1
Empididae	<i>Empididae gen. sp. (larvae)</i>			-0,28	3
Lagriidae	<i>Lagria hirta</i>	-0,28	3		
Ligiidae	<i>Ligidium hypnorum</i>	0,63	0		
Limoniidae	<i>Limoniidae gen. sp. (larvae)</i>			0,36	1
Linyphiidae	<i>Maro minutus</i>	-0,31	2	-0,34	1
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>			-0,64	0
Lumbricidae	<i>Dendrobaena octaedra</i>	-0,46	0		
Lumbricidae	<i>Lumbricus rubellus</i>			0,29	3
Lumbricidae	<i>Lumbricus sp.(juv.)</i>	-0,51	0		
Lumbricidae	<i>Octolasion lacteum</i>	0,50	0		
Lycosidae	<i>Pirata sp. (juv.)</i>			0,50	0
Lycosidae	<i>Trochosa sp. (juv.)</i>	-0,31	2		
Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>			0,43	0
Lygaeidae gen. sp.	<i>Lygaeidae gen. sp (juv.)</i>	-0,46	0	0,42	0
Polydesmidae	<i>Polydesmus complanatus</i>	-0,38	0		
Polydesmidae	<i>Polydesmus sp. (juv.)</i>	0,42	0	-0,31	2
Polyzoniidae	<i>Polyzonium germanicum</i>			-0,35	1
Staphilinidae	<i>Geostiba circellaris</i>			-0,26	49
Theridiidae	<i>Robertus arundineti</i>	0,43	0		
Thomisidae	<i>Ozyptila sp. (juv.)</i>	0,27	4		
Thomisidae	<i>Robertus sp. (juv.)</i>			-0,36	1
Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i>			0,49	0

Таблица 10. Динамическая плотность (экз./100 л-с, средняя для двух трансект ± стандартная ошибка) пауков, жуужелиц, стафилинид и мокриц в районе озера Глубокое.

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		50 м	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Araneae	Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp.	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Hahniidae	<i>Antistea elegans</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Bathypantes nigrinus</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Diplocephalus dentatus</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Pocadicnemis pumila</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Araneae	Linyphiidae	<i>Linyphiidae</i> sp.	-	-	-	-	1,0	1,0
Araneae	Liocranidae	<i>Agroeca striata</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Lycosidae</i> sp.	2,0	2,0	-	-	-	-
Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	1,0	-	-	-	-	-
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata piscatorius</i>	2,0	2,0	-	-	-	-
Araneae	Lycosidae	<i>Pirata</i> sp.	0,5	0,5	1,5	1,5	0,5	0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Piratha hygrophilus</i>	59,0	19,0	40,0	31,0	79,0	65,0
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa</i> sp.	-	-	1,0	-	-	-
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	16,5	4,5	-	-	0,5	0,5
Araneae	Lycosidae	<i>Trochosa terricola</i>	1,0	1,0	-	-	-	-
Araneae	Pisauridae	<i>Dolomedes fimbritus</i>	12,5	1,5	4,0	1,0	0,5	0,5
Araneae	Pisauridae	<i>Dolomedes plantatus</i>	1,5	1,5	-	-	-	-
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha clercki</i>	1,5	1,5	0,5	0,5	-	-
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha listeri</i>	-	-	0,5	0,5	0,5	0,5
Araneae	Tetragnathidae	<i>Pachygnatha</i> sp.	24,5	4,5	77,5	12,5	65,0	19,0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Tetragnatha</i> sp.	0,5	0,5	-	-	0,5	0,5
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>	0,5	0,5	1,0	1,0	1,0	1,0
Araneae	Thomisidae	<i>Ozyptila trux</i>	0,5	0,5	0,5	0,5	1,5	1,5
Сумма			126,5	33,0	131,5	21,5	200,5	50,5
Coleoptera	Carabidae	<i>Platynus assimilis</i>	28,0	1,0	47,5	12,5	55,5	11,5
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabus granulatus</i>	66,5	15,5	88,5	13,5	73,0	33,0

Отряд	Семейство	Вид	0,5 м		5 м		50 м	
			Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.	Сред.	Ст. ош.
Coleoptera	Carabidae	<i>Carabus nemoralis</i>	25,0	7,0	22,5	8,5	2,0	2,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus nigrita</i>	9,0	5,0	19,0	8,0	27,0	13,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Loricera pilicornis</i>	1,0	1,0	3,5	0,5	3,0	2,0
Coleoptera	Carabidae	<i>Oodes helopioides</i>	-	-	0,5	0,5	1,0	-
Coleoptera	Carabidae	<i>Oxypselaphus obscurus</i>	-	-	1,0	1,0	-	-
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus nigra</i>	-	-	3,0	-	-	-
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichus</i> sp.	4,5	4,5	1,0	1,0	-	-
Сумма			134,0	11,0	186,5	26,5	161,5	57,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Aleochara</i> sp.1	-	-	-	-	1,5	1,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Bryoporus cernuus</i>	-	-	0,5	0,5	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium brunnipes</i>	-	-	1,0	1,0	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium fovulum</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	-	-	-	-	1,0	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Ocytus nitens</i>	1,0	-	2,5	0,5	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Oxytelus fulvipes</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Pella cognata</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus succicola</i>	-	-	5,0	4,0	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Philonthus umbratilis</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Platydracus fulvipes</i>	0,5	0,5	1,0	1,0	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Quedius fuliginosus</i>	-	-	2,0	1,0	2,0	1,0
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphilinidae</i> sp.1	1,5	1,5	-	-	-	-
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphylinus caesareus</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Staphylinus erythropterus</i>	2,5	0,5	16,0	-	27,0	3,0
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Tachinus pallipes</i>	-	-	-	-	0,5	0,5
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Tachinus rufipes</i>	0,5	0,5	-	-	-	-
Сумма			6,5	0,5	28,0	4,0	34,5	5,5
Isopoda	Ligiidae	<i>Ligidium hypnorum</i>	117,0	5,0	115,0	25,0	235,5	117,5
Isopoda	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i>	13,0	3,0	8,0	1,0	9,0	7,0
Сумма			130,0	8,0	123,0	26,0	244,5	124,5