

Потапов Антон Михайлович

**КОЛЛЕМБОЛЫ В ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЯХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ:
СПЕЦИАЛИЗИРОВАННАЯ МИКРОБОФАГИЯ**

специальность 03.02.03 – микробиология и

специальность 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2014

Работа выполнена на кафедре биологии почв факультета почвоведения
Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего
образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Научные руководители:	Чернов Иван Юрьевич доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биологии почв факультета почвоведения ФГБОУВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» Тиунов Алексей Владимирович доктор биологических наук, заведующий лабораторией почвенной зоологии и общей энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН»
Официальные оппоненты:	Мигунова Варвара Дмитриевна доктор биологических наук, заведующая лабораторией фитогельминтологии Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт фундаментальной и прикладной паразитологии имени К.И. Скрябина» Менько Екатерина Владимировна кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории выживаемости микроорганизмов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского РАН»
Ведущая организация:	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН»

Защита состоится 10 марта 2015 года в 15:30 в аудитории М-2 на заседании диссертационного совета Д 501.002.13 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы д. 1, стр. 12, МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения. С диссертацией можно ознакомиться на сайте факультета (<http://soil.msu.ru/uchenyj-sovet>) и в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова. Приглашаем вас принять участие в обсуждении диссертации на заседании Диссертационного совета. Отзывы на автореферат просим направлять по адресу 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы д. 1, стр. 12, МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения.

Автореферат разослан «___» декабря 2014 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Зенова Галина Михайловна

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ

Важная роль биоты в функционировании почвенных систем не подлежит сомнению, однако взаимодействия организмов в почвенных пищевых сетях остаются мало изученными. Это связано как с высоким разнообразием почвенных обитателей и трофических связей между ними, так и с ограниченностью методов изучения. Микроорганизмы и животное население почв существуют в основном за счет энергии, вырабатываемой в процессах разложения отмирающего органического вещества, что определяет преобладание в почве детритных пищевых цепей. Зафиксированный растениями в процессе фотосинтеза углерод поступает на поверхность почвы в виде листового и древесного опада, и в почвенную толщу в виде отмирающих корней и прижизненных корневых выделений. Таким образом, поступление в почву этих потоков углерода (=энергии) пространственно разделено, и их осваивают разные группы почвенных гетеротрофных микроорганизмов: микоризные грибы осваивают углерод прижизненных корневых выделений (Мирчинк 1976; Högborg et al. 1999), а ведущая роль в разложении мертвых растительных тканей принадлежит сапротрофным грибам и бактериям (Мирчинк 1976; Frankland 1998; Berg and McLaugherty 2008). Через микробное звено растительный углерод поступает в почвенные пищевые сети. Как и другие животные, почвенные сапрофаги и детритофаги не способны самостоятельно разлагать сложные растительные полимеры и освоение растительных остатков обеспечивается взаимодействием с кишечной и внекишечной микрофлорой (Стриганова 1980; Wardle 2002; Бызов 2005). Таким образом, фитосапрофаги и детритофаги на самом деле являются микробофагами (Swift 1979), однако данная гипотеза имеет мало прямых экспериментальных подтверждений.

Одной из наиболее многочисленных групп микробофагов в почве являются коллемболы, которые питаются преимущественно грибным мицелием и спорами, бактериальными пленками и почвенными водорослями (Гиляров и Чернова 1984; Hopkin 1997; Rusek 1998). Большинство коллембол считаются полифагами, то есть осваивают широкий спектр пищевых объектов. Питаясь одновременно микоризными и сапротрофными грибами, коллемболы могут получать как углерод мертвых растительных тканей, так и углерод прижизненных корневых выделений, интегрируя эти источники энергии. Недавние результаты применения изотопного анализа в исследовании почвенных пищевых сетей показали, что многие виды коллембол в естественных сообществах проявляют отчетливую трофическую специализацию (Chahartaghi et al. 2005; Семенина 2010). Можно полагать, что микроартроподы могут сочетать пищевую специализацию с полифагией, однако зависимость разных групп коллембол от разных источников энергии в почве остается не изученной.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Целью данной работы было оценить степень и устойчивость трофической связи отдельных видов, надвидовых таксонов и жизненных форм коллембол с разными функциональными группами микроорганизмов (автотрофы, биотрофы, сапротрофы) и разными пулами органического вещества почвы.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- На модельной группе коллембол получить экспериментальные доказательства микробофагии как основной пищевой стратегии подстилочных сапрофагов.
- С помощью изотопного анализа оценить степень трофической специализации и определить возможный спектр пищевых объектов разных видов, надвидовых таксонов и жизненных форм коллембол в лесных экосистемах.
- Оценить степень использования коллемболами углерода, поступающего в почву с прижизненными корневыми выделениями растений.
- Оценить устойчивость трофических связей коллембол в разных биотопах и степень изменчивости этих связей в течение вегетационного сезона.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА

На большом материале по изотопному составу углерода и азота показано положение разных видов коллембол в почвенных пищевых сетях разных лесных экосистем. Впервые дана оценка степени трофической специализации разных семейств и жизненных форм почвенных микроартропод; исследована устойчивость трофической позиции видов, семейств и жизненных форм коллембол в разных биоценозах. Предложена оригинальная система трофических группировок коллембол. Экспериментально показано, что основным пищевым объектом подстилочных коллембол являются микроорганизмы, а не растительные остатки. Впервые подробно исследовано использование прижизненных корневых выделений разными группами почвенных микроартропод и сезонные изменения трофических связей коллембол.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ

В работе исследованы механизмы поддержания стабильности почвенных сообществ, которые отличаются высоким разнообразием организмов и плотностью населения. Полученные данные расширяют представление о роли животных-сапрофагов и микробофагов в функционировании почвенных трофических сетей. Сделан вклад в изучение «естественной логистики» энергетических потоков в почве. Результаты исследования могут быть использованы при моделировании процессов, участвующих в циклах биогенных элементов и биоиндикационных исследованиях почвенных сообществ. В исследовании предложены новые подходы к анализу трофических связей организмов по данным об изотопном составе углерода и азота их тканей.

ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

- Наиболее многочисленная в природных сообществах группа подстилочных коллембол-сапрофагов является микробофагами, то есть питается микроорганизмами, а не растительными остатками. Сходство изотопного состава подстилочных микроартропод и представителей мезофауны предполагает, что сапротрофные микроорганизмы являются основным пищевым ресурсом для подавляющего большинства почвенных сапрофагов *sensu lato*.
- В естественных сообществах коллембол выделяются, по крайней мере, четыре трофические группировки: «эпигейные микробофаги/фикофаги», «подстилочные микробофаги», «почвенные сапрофаги/микробофаги» и «подстилочные хищники/некрофаги». Эти группировки различаются как по спектру пищевых объектов, так и по степени освоения энергии разных пулов органического вещества.
- Углерод прижизненных корневых выделений растений, поступающий к микоризным симбионтам, активно осваивается почвенными коллемболами, но играет незначительную роль в энергетическом балансе подстилочных видов.
- В естественных сообществах коллемболы формируют устойчивые трофические связи. Трофическая позиция разных видов коллембол и разных жизненных форм сходна в разных лесных биотопах и на разных стадиях вторичной сукцессии.

АПРОБАЦИЯ

Материалы исследования представлены на XVI и XVII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Ростов, 2011, Сыктывкар, 2014), III Съезде микологов России (Москва, 2012), II Полевой школе по почвенной зоологии (Архангельск, 2013), 9 Международном семинаре по Apterygota (Görlitz, 2014).

По теме исследования опубликовано 8 работ, из них 3 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

СТРУКТУРА РАБОТЫ

Диссертация состоит из введения, шести глав, общего заключения, выводов, списка литературы и приложений. Текст изложен на 164 страницах, иллюстрирован 34 рисунками, содержит 23 таблицы и 4 таблицы в приложении. Библиографический список содержит 217 наименований, в том числе 183 на иностранных языках.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит научных руководителей А.В. Тиунова и И.Ю. Чернова за всестороннюю помощь на всех этапах работы; А.В. Куракова – за большое участие в исследовании на многих его стадиях; Б.А. Бызова, О.Е. Марфенину и других сотрудников кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ – за ценные советы; коллег по научно-исследовательской группе: А.А. Гончарова, Е.Э. Семенину, С.М. Цурикова, А.Ю. Короткевич, И.И. Семенюк, О.Л. Шиленкову, Д.И. Коробушкина и К.Б. Гонгальского – за разнообразную помощь в ходе исследования; Н.А. Кузнецову и М.Б. Потапова – за советы по работе с материалом; О.Л. Макарову – за определение почвенных клещей; Сотрудников Черноголовской биологической станции ИПЭЭ РАН, администрацию Центрального лесного государственного заповедника и Е.Ю. Воронину (Звенигородская биологическая станция МГУ) – за гостеприимство и предоставление возможности работать на пробных площадях. Работа на разных этапах была поддержана РФФИ (Проекты 11-04-00948, 14-04-01824) и программой Президиума РАН "Живая природа".

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В литературном обзоре рассматривается современное представление об источниках энергии, структуре, принципах функционирования и поддержания стабильности почвенных пищевых сетей. Представлен подробный анализ и данные традиционных и современных инструментальных методов исследования пищевых связей коллембол. Описаны принципы изотопного анализа.

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые исследования проводили в Московской (биостанция Малинки и Черноголовская биостанция ИПЭЭ РАН, Звенигородская биостанция МГУ) и Тверской (Центральный лесной государственный заповедник) областях в 2010-2013 годах. Отлов микроартропод производили методом эклаторной выгонки и сборами эксгаустером (Кузнецова и Потапов 2011). Для отлова животных на изотопный анализ отбирали пробы из подстилки и верхней части гумусового горизонта (2-3 см), в 3-4 наиболее типичных для биотопа местах на пробной площадке 10x10 метров. Общий объем пробы составлял 1-1,5 л. Экстрагированные животные были разобраны по таксономическим группам (семейство, род или вид) под бинокулярным микроскопом. Коллемболы были идентифицированы по соответствующим определителям (Fjellberg 1998, 2007).

Описания **лабораторных и полевых экспериментов** представлены в отдельных главах. Материал для **анализа изотопного состава** углерода и азота высушивали при 50°C в течение 2 суток. Сухие пробы взвешивали (весы Mettler Toledo MX5, точностью до 1 мкг) и заворачивали в оловянные капсулы. Масса навески животных колебалась в пределах 50-500 мкг, субстратов растительного происхождения и почвы - 1500-2500 мкг. В случае коллембол в одну пробу входило от 1 до 43 особей каждого вида. Определение изотопного состава проводили на изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V Plus и элементном анализаторе Flash 1112. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰): $\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}} - R_{\text{стандарт}}) / R_{\text{стандарт}}] \times 1000$, где X – это элемент (азот или углерод), а R – атомное отношение тяжелого и легкого изотопа в анализируемом образце и стандарте. Образцы были проанализированы относительно референтных газов (N_2 и CO_2), откалиброванных относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ. Стандартное отклонение при анализе лабораторного стандарта ($n = 6-8$) было в пределах $\pm 0,2\text{‰}$ для $\delta^{15}N$ и $< 0,15\text{‰}$ для $\delta^{13}C$.

Статистическая обработка данных проведена в Microsoft Office Excel 2007 и Statsoft Statistica 6.0. В качестве оценки дисперсии средних значений в тексте диссертации дана ошибка среднего. Для сравнения средних значений во всех случаях использо-

ван Turkey unequal n HSD test, за уровень статистически значимого отличия принято значение критерия $\alpha = 5\%$.

ГЛАВА 3. ОЦЕНКА ВЕЛИЧИНЫ ТРОФИЧЕСКОГО ФРАКЦИОНИРОВАНИЯ В МОДЕЛЬНОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ ОПАД – САПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ – КОЛЛЕМБОЛЫ

Между потребителем и его пищей существует устойчивая разница изотопного состава С и N, которая называется трофическое фракционирование ($\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, рис. 1А). Эта разница в среднем оценивается в 2–4‰ для $\delta^{15}\text{N}$ и 0,5–1‰ для $\delta^{13}\text{C}$ (Post 2002; McCutchan et al. 2003; Martinez del Rio et al. 2009). Малые значения $\Delta^{13}\text{C}$ были неоднократно показаны в экспериментах по питанию коллембол грибами и другими пищевыми субстратами (Briones et al. 1999; Oelbermann and Scheu 2002; Ruess et al. 2005; Potapov et al. 2013). В то же время, исследования изотопного состава коллембол и других животных-сапрофагов в природных сообществах демонстрируют обогащение этих животных ^{13}C на 2-5‰ по сравнению с опадом (Pollierer et al. 2009; Fischer et al. 2010; Magaun et al. 2011, рис. 1В). Повышенное содержание ^{13}C было обнаружено в плодовых телах сапротрофных грибов (Henn and Chapela 2001; Mayor et al. 2009). Таким образом, можно полагать, что высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях почвенных сапрофагов отражают преимущественное питание ^{13}C -обогащенными сапротрофными микроорганизмами. Эта гипотеза была протестирована в модельной детритной системе, состоящей из растительного опада, сапротрофных микроорганизмов и коллембол.

В эксперименте было использовано два вида опада (кукурузный и осиновый), сапротрофные грибы разных функциональных групп (лигнолитический *Lentinus tigrinus*, целлюлозолитические *Trichoderma* sp., *Chaetomium* sp., *Alternaria alternata* и сахаролитические *Cladosporium cladosporioides*, *Absidia spinosa*, *Mucor hiemalis*) и три вида коллембол (*Folsomia candida*, *Vertagopus pseudocenereus* и *Heteromurus nitidus*). Всего в эксперименте участвовало 80 микрокосмов. Эксперимент продолжался при комнатной температуре (20-22°C) в течение 70 дней.

Разница изотопного состава углерода коллембол и опада составила 3,6‰. Такая же разница характерна для природных сообществ подстилочных коллембол (рис. 1В и С). Это свидетельствует о том, что в естественных биоценозах именно сапротрофные микроорганизмы, а не растительные остатки являются основным пищевым объектом коллембол. Сходные значения изотопного состава показаны для почвенных животных-сапрофагов в целом (рис. 1В), что предполагает микробофагию как основной способ их питания. Кроме того, сходство изотопного состава коллембол в нашем эксперименте (единственным источником энергии в котором был опад) и в природных сообществах, свидетельствует о том, что большинство населяющих подстилку коллембол слабо зависят от дополнительных источников органического вещества, таких как почвенные во-

дросли и стабилизированное органическое вещество почвы, которые заметно отличаются от опада по изотопному составу.

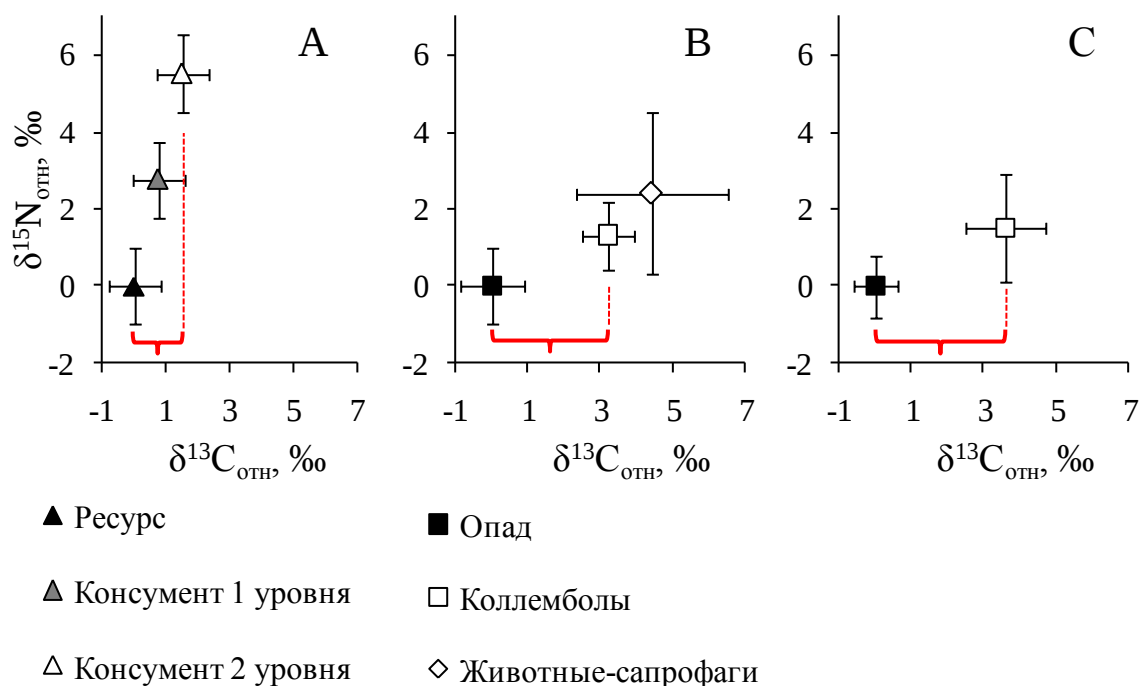


Рисунок 1. Изотопный состав ресурсов и консументов в разных системах. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) основного ресурса принят за 0‰. А – «идеальная» пищевая цепь (обзор McCutchan et al. 2003), В - природная почвенная система (данные по коллемболам из главы 4 данной работы, данные по животным-сапрофагам из работы Nyodo et al. 2010), С - лабораторная модельная система (данный эксперимент). Горизонтальной скобкой показана разница изотопного состава углерода коллембол и опада ($\text{DIFF}^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{коллембола}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{опад}}$). Средние величины и стандартные отклонения, $n = 12-134$.

ГЛАВА 4. МИКРОБОФАГИЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ КОЛЛЕМБОЛ В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Сообщества коллембол лесных экосистем умеренного климата насчитывают от 20 до 60 видов (Кузнецова 2005). Механизмы сосуществования такого большого числа потенциально конкурирующих видов в почвенных сообществах до конца не ясны (Anderson 1975; Ghilarov 1977). Одним из механизмов снижения степени конкуренции между видами может быть трофическая специализация (Jorgensen et al. 2003, 2005). Наличие такой специализации в естественных сообществах коллембол подтверждается, в частности, морфологией ротовых частей (Wolter 1963). Более подробное разделение коллембол на трофические гильдии было сделано по активности пищеварительных ферментов (Berg et al. 2004) и анализу изотопного состава азота (Chahartaghi et al. 2005). В нашем исследовании мы использовали объединенный анализ данных по изотопному

составу углерода и азота для более точного выделения трофических группировок коллембол. Кроме того, мы исследовали степень трофической специализации таксонов надвидового ранга и разных жизненных форм коллембол.

Определение изотопного состава углерода и азота в телах коллембол и их потенциальных пищевых субстратах было проведено на десяти пробных площадках в лесных биотопах: ельниках (волосистоосоковый, разнотравный, мертвопокровный, кисличный), сосняке-черничнике, смешанном лесу, березняке разнотравном и черноольшанике разнотравном. В каждом биотопе были отобраны наиболее многочисленные виды коллембол. Всего было отловлено и идентифицировано 2223 особей коллембол, относящихся к 25 видам из 10 семейств. Это дало возможность провести изотопный анализ 452 проб коллембол. Кроме того, были проанализированы 110 проб субстратов (опад, почва, корни, живые листья). В исследовании были представлены основные жизненные формы и размерные группы коллембол – от мелких *Isotomiella minor* (длина тела менее 1 мм), обитающих в нижней части подстилки, до крупных, активно передвигающихся по поверхности почвы *Pogonognathellus* spp. и *Orchesella flavescens* (длина тела до 10 мм). Для сравнения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол из разных биотопов, значения изотопного состава были нормированы относительно листового опада, например, $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{животное}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{опад}}$.

Наши данные подтвердили, что коллемболы осваивают широкий спектр пищевых субстратов. Поверхностно-обитающие виды коллембол отряда Symphyleona, а также рода *Orchesella* активно питаются мхами, лишайниками и почвенными водорослями, что отражается в низких значениях $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (около -28 и -2‰, соответственно). Почвенный вид *Protaphorura* sp. питается сапротрофными и ассоциированными с корнями микроорганизмами и имеет высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (около -25 и 3,5‰, соответственно). Подстилочный вид *Neanura muscorum* имеет изотопный состав, характерный для хищников - значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (около -23‰ и 3,5‰, соответственно, рис. 2). Набор видов в исследованных биотопах отличался, однако изотопный состав доминирующих видов (*Parisotoma notabilis*, *Pogonognathellus* sp., *Lepidocyrtus* sp., *Orchesella flavescens*, *Isotomiella minor*, *Protaphorura* sp., *Neanura muscorum*) был изучен во всех биотопах.

Исследованные виды коллембол отличались по степени трофической специализации, что отражалось на разнице изотопного состава между особями в пределах вида. Эту внутривидовую вариацию мы оценивали как разницу между значениями 20 и 80 перцентиля (интерперцентильный размах) выборки из одного биотопа. Наиболее узкий спектр пищевых объектов был характерен для *Neanura muscorum* (суммарная средняя вариация $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ 1,6‰), а наиболее широкий – для *Protaphorura* sp. (суммарная средняя вариация $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ 3,4‰). В среднем, вариация значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в пределах вида составила 0,9 и 1,6‰, соответственно.

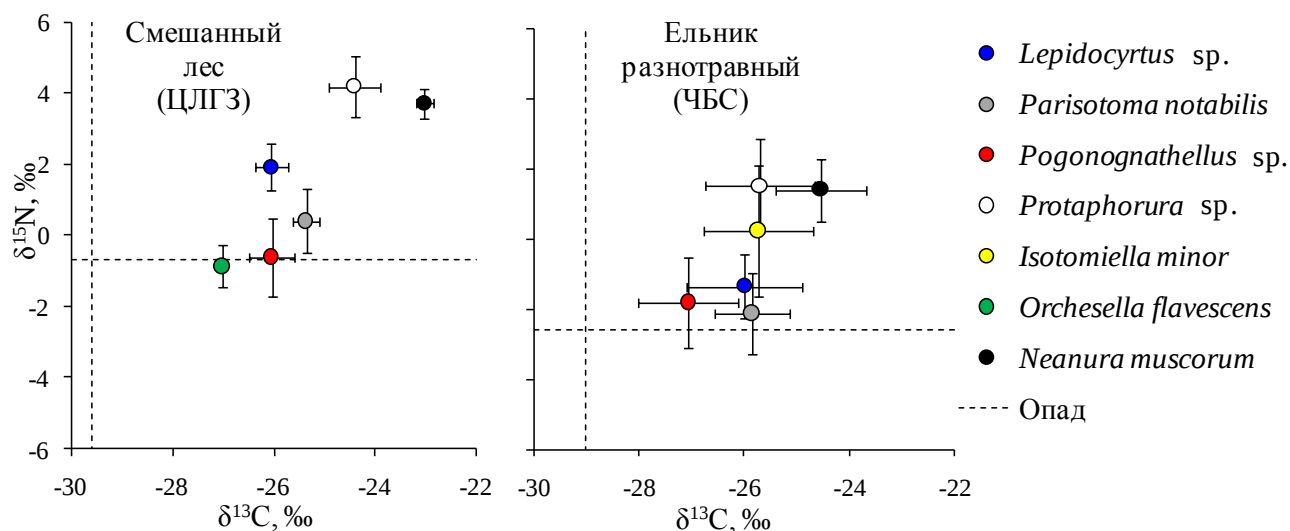


Рисунок 2. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) опада и наиболее многочисленных видов коллембол. Показаны данные для двух модельных лесных биотопов. Для опада показаны средние величины, для коллембол показаны средние величины и стандартное отклонение ($n = 3-21$).

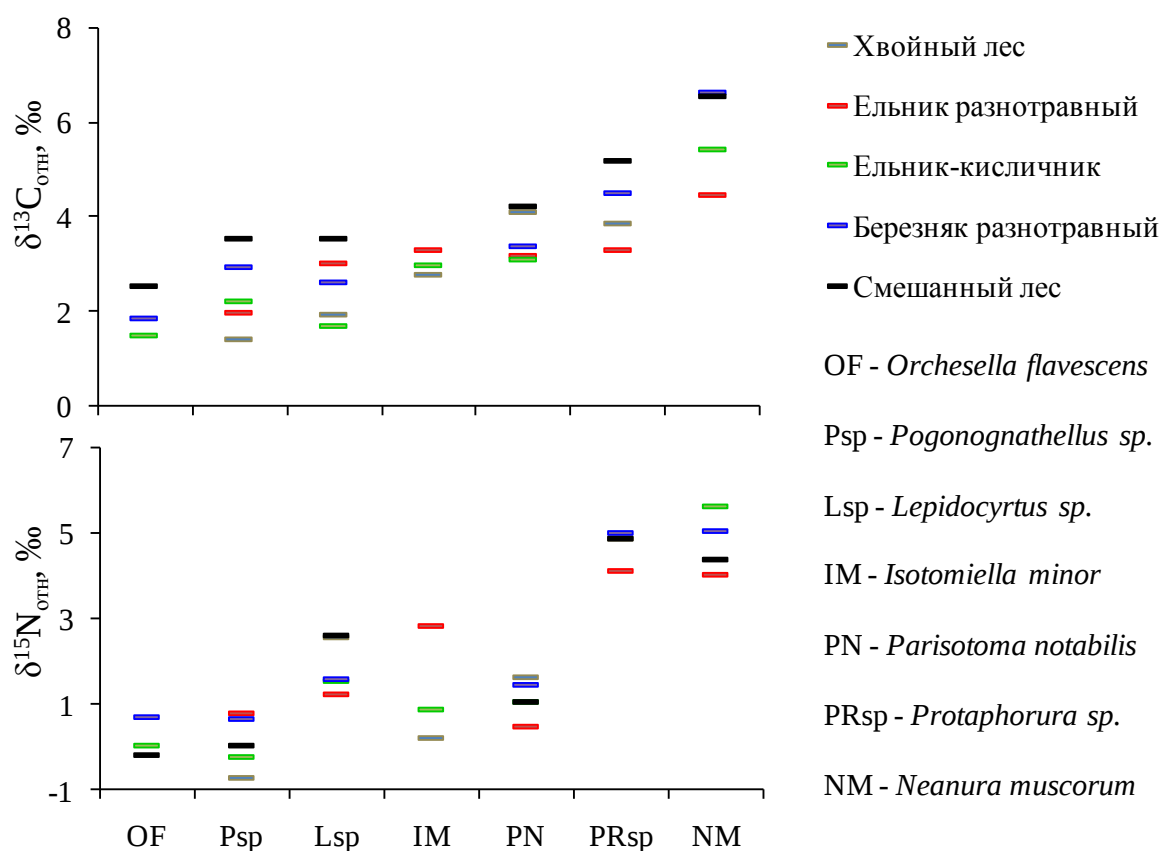


Рисунок 3. Нормированный на лиственный опад изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, верхний график) и азота ($\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, нижний график) наиболее многочисленных видов коллембол в лесных биотопах. Средние величины ($n = 3-21$).

Для выяснения устойчивости трофической позиции видов коллембол в разных сообществах мы сравнивали нормированный на опад изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) одинаковых видов в разных биотопах. Наиболее устойчивой оказалась трофическая позиция видов *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Protaphorura* sp. и *Neanura muscorum*, тогда как поверхностные виды *Orchesella flavescens*, *Pogonognathellus* sp. имели менее устойчивую трофическую позицию. Тем не менее, общие особенности изотопного состава видов сохранялись в разных биотопах (рис. 3).

Для вычисления средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для семейств, жизненных форм и трофических группировок коллембол были использованы средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ видов. Показано, что для семейств коллембол характерна трофическая специализация - во всех биотопах величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ имели низкие значения (2-3 и 0-1‰, соответственно) для семейств Tomoceridae, Dicyrtomidae, Isotomidae и Entomobryidae и высокие (5-6 и ~5‰, соответственно) – для семейств Onychiuridae и Neanuridae (рис. 4).

Явные различия в трофической позиции также были обнаружены для разных жизненных форм коллембол. Во всех биотопах наиболее высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ (около 3,5‰) имели почвенные коллемболы. Средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ (около 3 и 1,5-2‰, соответственно) имели подстилочные коллемболы, а низкие – поверхностно-обитающие коллемболы (около 2 и около 0‰, соответственно, рис. 5). Из-за специфического изотопного состава преимущественно хищных коллембол семейства Neanuridae (высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$), виды этого семейства не были включены в данный анализ.

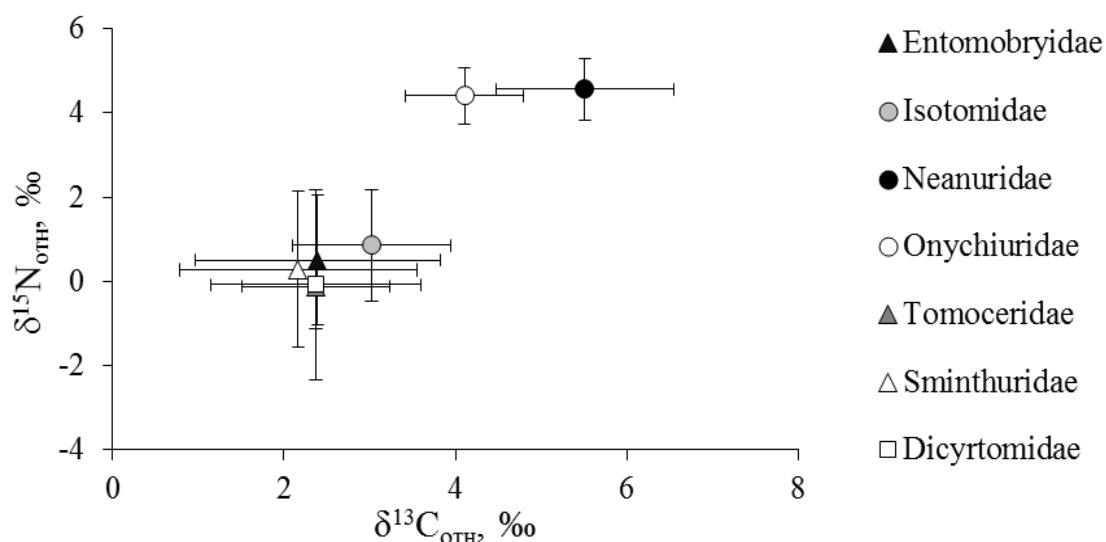


Рисунок 4. Нормированный на листовый опад изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) коллембол разных семейств. Объединены данные из всех исследованных биотопов. Показаны средние величины и стандартное отклонение, $n = 3-20$

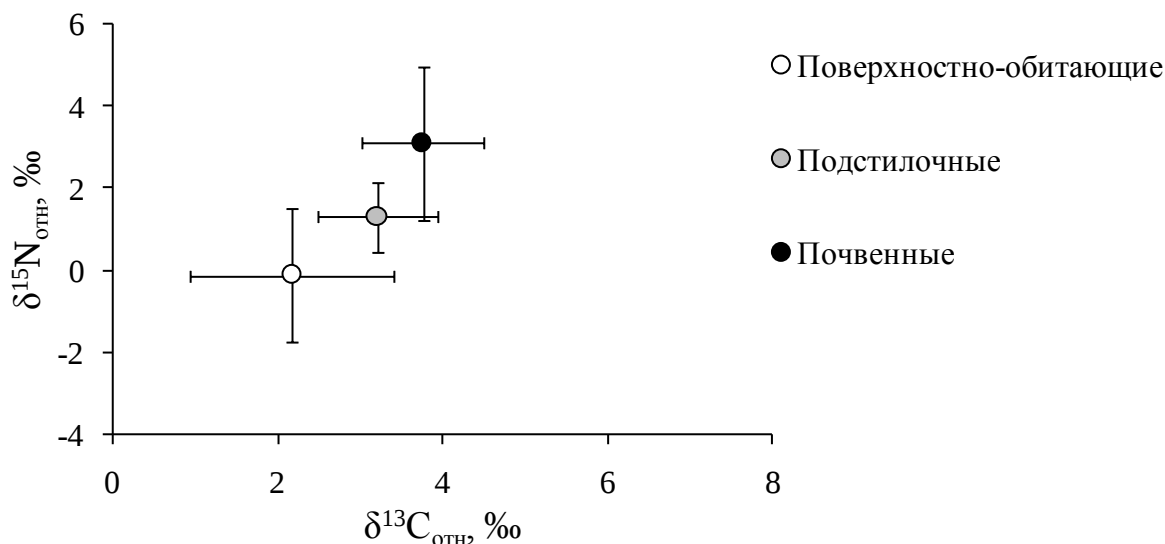


Рисунок 5. Нормированный на лиственный опад изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) коллемболов разных жизненных форм. Объединены данные из всех исследованных биотопов. Показаны средние величины и стандартное отклонение, $n = 10\text{-}21$

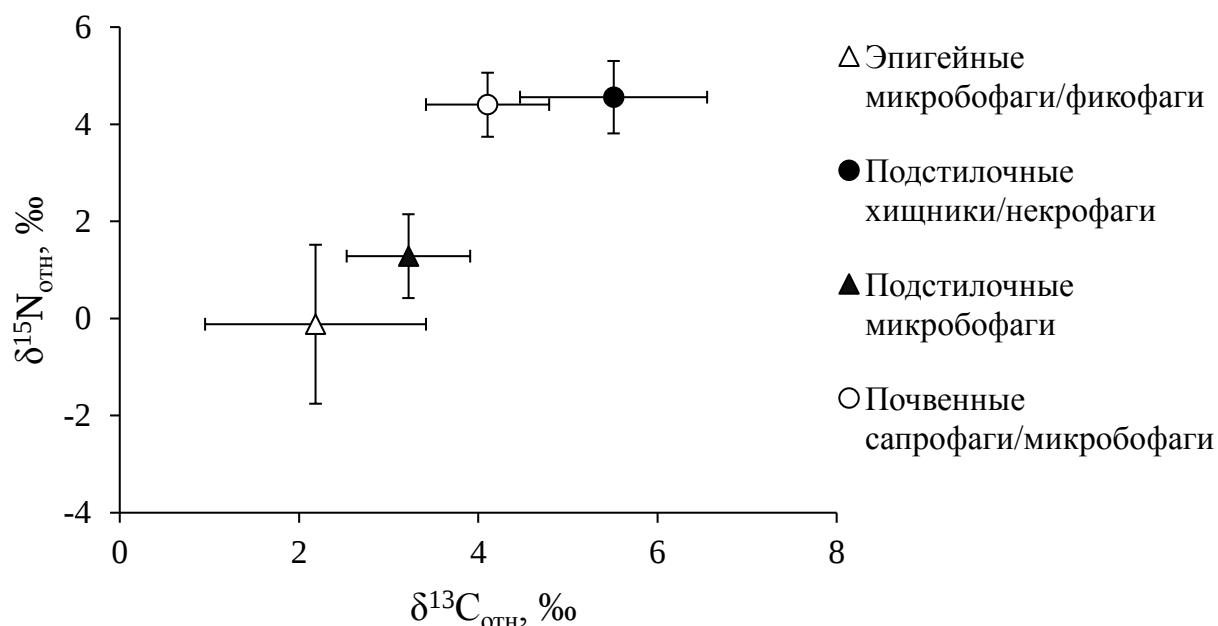


Рисунок 6. Нормированный на лиственный опад изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) коллемболов четырех трофических группировок, выделенных в данной работе. Объединены данные из всех исследованных биотопов. Показаны средние величины и стандартное отклонение, $n = 6\text{-}36$.

На основании особенностей изотопного состава и литературных данных о питании разных видов коллемболов мы выделили четыре основные трофические группировки (рис. 6). Трофическая группировка **эпигейных микробофагов/фикофагов** объединила виды, обитающие на поверхности почвы и опада или активно перемещающиеся по растениям: *Orchesella flavescens*, *Orchesella bifasciata*, *Isotoma viridis*, *Pogonognathellus* sp.,

Ptenothrix sp., Dicyrtomidae g. spp., Sminthuridae g. spp. и Katiannidae g. sp. Они обогащены ^{13}C в среднем на $2,2 \pm 0,2\text{‰}$ и обеднены ^{15}N на $0,1 \pm 0,3\text{‰}$ относительно опада. Низкие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ считаются характерными для микроартропод, которые питаются водорослями, мхами и лишайниками (Chahartaghi et al. 2005; Fisher et al. 2010; Maraun et al. 2011). Кроме того, эти коллемболы, по-видимому, могут ассимилировать легкодоступные органические соединения на живых растениях (нектар, пыльца, экссудаты), и заселяющие свежий опад сапротрофные микроорганизмы.

Трофическая группировка **подстилочных микробофагов** объединила большую часть видов, населяющих подстилку: *Parisotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *Lepidocyrtus* sp., *Pseudosinella alba*, Arrhopalitidae g. sp., Hypogastruridae g. sp. В эту группу вошли также поверхностно-обитающий вид *Desoria* sp. и нижнеподстилочно-верхнепочвенный вид *Isotomiella minor*. Они обогащены ^{13}C в среднем на $3,2 \pm 0,1\text{‰}$ и ^{15}N на $1,3 \pm 0,2\text{‰}$ относительно опада. Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ характерные для данной группы, свидетельствуют о питании сапротрофными микроорганизмами, которые колонизируют растительный опад (глава 3).

Трофическая группировка **почвенных сапрофагов/микробофагов** объединила виды семейства Onychiuridae, которые обитают в нижних слоях подстилки и гумусовом горизонте почвы: *Protaphorura* sp., *Onychiurus* sp., Onychiuridae g. spp. (мелкие виды). Они обогащены ^{13}C в среднем на $4,1 \pm 0,3\text{‰}$ и ^{15}N на $4,4 \pm 0,3\text{‰}$ относительно опада. Высокое содержание ^{15}N и ^{13}C , вероятнее всего, отражает увеличение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ с глубиной по почвенному профилю (Hishi et al. 2007). При этом значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, сходные с группировкой подстилочных микробофагов, говорят о том, что почвенные сапрофаги также питаются сапротрофными микроорганизмами. Для данной группировки не исключено питание микоризными грибами (которые обогащены ^{15}N относительно опада).

Трофическая группировка **подстилочных хищников/некрофагов** объединила виды семейства Neanuridae, представленные в нашем исследовании подстилочными и поверхностно-обитающими формами: *Neanura muscorum*, *Pseudachorutes* sp., *Ceratophysella* sp. Их ткани еще более обогащены тяжелыми изотопами (^{13}C в среднем на $5,5 \pm 0,3\text{‰}$; ^{15}N на $4,6 \pm 0,2\text{‰}$) относительно опада. Основная отличительная черта этого семейства - отсутствие молярной пластинки на мандибулах. При этом ротовой аппарат видоизменен, колюще-сосущего типа (Cassagnau 1968). Строение ротового аппарата позволяет предположить, что семейство Neanuridae имеет тип питания отличный от других коллембол, что подтверждается и изотопным составом. Отдельные виды этого семейства и в целом группировка проявляет высокую пищевую специализацию и устойчивость в разных биотопах. В литературе чаще всего предполагают питание Neanuridae содержимым грибного мицелия, однако изотопный состав коллембол этого семейства (высокое содержание ^{13}C и ^{15}N) указывает на хищный образ жизни (Chahartaghi 2005; Fiera 2014; Кузнецова и др. 2014). Наиболее вероятно хищничество Neanuridae на

подстилочных нематодах и мелких энхитреидах; не исключена и некрофагия. Прямого доказательства хищного образа жизни или некрофагии Neanuridae пока не получено.

ГЛАВА 5: ОСВОЕНИЕ КОЛЛЕМБОЛАМИ РАЗНЫХ ПУЛОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ

В общем виде, можно выделить три основных пула органического вещества (ОВ), которые служат источником углерода (энергии) для почвенных пищевых сетей: (1) мертвое органическое вещество, поступающее в почву с наземным и подземным опадом высших растений, (2) стабилизированное почвенное органическое вещество (СПОВ) и (3) прижизненные корневые выделения растений (Гончаров и Тиунов 2013). Все эти пулы служат источником энергии для сообществ почвенных организмов (Kramer and Gleixner 2006; Hogberg et al. 2010). В частности, прижизненные корневые выделения растений и другие ризодепозиты могут быть важным ресурсом энергии для многих групп почвенных животных (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007, 2012). Таким образом, можно полагать, что коллемболы и другие почвенные микробофаги могут служить узловым звеном, которое объединяет разные энергетические потоки. Однако роль разных таксономических и экологических групп коллембол в освоении и объединении разных пулов органического вещества в почве остается неизученной.

В ходе полевого эксперимента мы оценивали использование корневых выделений ели разными группами коллембол. Эксперимент был проведен на территории Черноголовской Биологической Станции ИПЭЭ РАН. Пять молодых елей (*Picea abies*) были изолированы полипропиленовой камерой. Нижняя поверхность камеры была приподнята над почвой, почва вокруг елей была изолирована вкопанным ограждением. В день начала эксперимента меченый ^{13}C углекислый газ (99 ат%) добавляли в камеру вокруг кроны. Пробы подстилки и почвы для отлова микроартропод отбирали на 0 (контроль), 1, 2, 3, 5, 6, 8, 10, 12, 15, 18, 22, 26, 30, 33, 36 и 44 сутки после начала эксперимента с изолированного участка почвы вокруг ствола елей. Всего было отобрано 152 пробы коллембол, 101 проба клещей, 126 проб субстратов. В выборке были представлены все жизненные формы и трофические группировки коллембол, сапротрофные и хищные клещи. Ниже по тексту мы используем термин *корневые выделения* для описания ^{13}C -обогащенного ОВ, попавшего в почвенное сообщество. В состав корневых выделений могли входить корневые экссудаты, поступающие в микоризу вещества, и непосредственно ткани корней. Получившими корневые выделения считались микроартроподы, величина $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ которых превышала максимальные естественные значения.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ в хвое увеличились на 175‰ по сравнению с естественным уровнем на следующий день после внесения изотопной метки. В тонких корнях ели содержание ^{13}C -атомов повысилось на 3 сутки. В гифах грибов и микроартроподах изотопная метка обнаруживалась также на 3 сутки с момента ее внесения. Способность ассимили-

ровать углерод корневых выделений была обнаружена у 9 из 20 исследованных видов коллембол, однако в среднем лишь в 9,2% проб была обнаружена метка. Высокое содержание ^{13}C чаще обнаруживалось в почвенных сапрофагах (20% проб с меткой) и эпигейных фикофагах (18,2% проб), чем в подстилочных микробофагах и хищниках (4,3 и 0% проб с меткой, соответственно, рис. 7). Наиболее часто метка обнаруживалась у представителей семейства Onychiuridae, которые населяют нижние слои подстилки и верхнюю часть гумусового горизонта. Можно полагать, что эти коллемболы осваивали углерод корневых выделений, потребляя микроорганизмы, ассоциированные с корнями (например, микоризные грибы). Высокая доля меченых проб поверхностно-обитающих коллембол не может быть объяснена потреблением корневых выделений из-за пространственной изоляции этих коллембол от корней. Коллемболы этой группы способны активно перемещаться по стволу и ветвям деревьев, и могли, уже после снятия камеры, питаться ^{13}C -обогащенными лишайниками и иными эпифитами, растущими на стволе елей. Кроме того, не исключена ассимиляция углерода, поступающего в виде пади тлей на поверхность почвы (Seeger and Filser 2008).

Таким образом, в почвенных системах наблюдается вертикальное разделение детритных и пастбищных цепей с участием коллембол. Подстилочные коллемболы участвуют в детритных цепях разложения растительного опада, почти не используя С прижизненных выделений растений. В то же время, поверхностные фикофаги получают долю углерода через надземные пастбищные цепи, а почвенные сапрофаги – через подземные (корневые выделения).

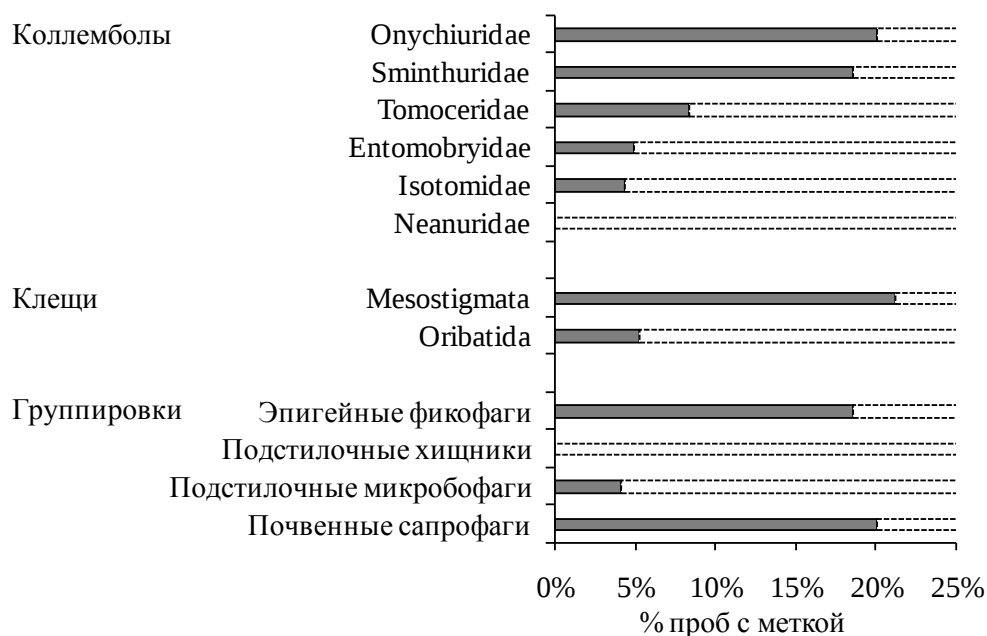


Рисунок 7. Частота обнаружения меченого углерода корневых выделений (доля проб, обогащенных ^{13}C , от всех проанализированных проб) в разных семействах и трофических группировках коллембол и отрядах клещей. В каждой пробе было от 1 до 9 особей микроартропод.

Для оценки системного влияния прижизненных корневых выделений растений на сообщество почвенных организмов в лесных сообществах, рядом исследовательских групп были поставлены полевые опыты по подрезке флоэмы деревьев (Högberg et al. 2001; Kaiser et al. 2011). Однако оценки, даже качественные, влияния корневых выделений на видовой состав и структуру сообщества коллембол весьма противоречивы (Fujii et al. 2014). Мы обратились к решению данного вопроса, используя естественную ситуацию: после засушливого лета 2010 года на территории биостанции «Малинки» ИПЭЭ РАН короедами *Hylurgops palliatus* и *Pityogenes chalcographus* был атакован еловый лес. На площади около 1 км², жуками была повреждена большая часть древесной растительности верхнего яруса, оставив сухие стволы елей (*Picea abies*) с нижним ярусом древесного подраста (*Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*) и травянистой растительностью (преимущественно *Oxalis acetosella*).

В конце июня 2013 года были отобраны пробы с трех площадок: нетронутого ельника-кисличника (контроль) и двух площадок 25х25 метров, все ели на которых были мертвы в результате деятельности короедов (пораженные площадки). Были отобраны в общей сложности 71 проба коллембол, 21 проба хищных членистоногих (пауки, многоножки и хищные клещи) и 36 проб различных субстратов.

На площадках, пораженных короедом, не было обнаружено статистически значимых изменений величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$. Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ в тканях почвенных животных уменьшились на пораженных площадках в среднем на $1,2 \pm 0,2\text{‰}$. На изотопный состав животных могло повлиять прекращение поставки легкодоступных ОБ с корневыми выделениями, которые обогащены ^{13}C относительно опада (Bowling et al. 2008; Pollierer et al. 2009). Кроме того, увеличение освещенности в пораженном лесу привело к интенсификации роста несосудистых растений и подраста на поверхности почвы, углерод в которых обеднен ^{13}C относительно опада (Maraun et al. 2011, рис. 8). Разница была достоверна как для коллембол ($p = 0,0001$), так и для хищных членистоногих ($p = 0,0182$, рис. 8). В частности, статистически значимые различия были выявлены для пауков семейства Linyphiidae и для 3 из 4 доминирующих видов коллембол (*Lepidocyrtus* sp., *Sminthuridae* g. sp., *Pogonognathellus* sp.). Выявленные изменения изотопного состава доминирующих групп указывает на наличие изменений в трофических связях системы, произошедших, вероятно, вследствие изменения соотношения пулов ОБ, которые служат источником энергии для пищевых сетей почвы.

Обобщение данных полевых и лабораторных экспериментов позволило составить общее представление о зависимости разных видов и трофических группировок коллембол от энергии, поступающей из разных пулов ОБ (табл. 1). Наиболее специализированы подстилочные коллемболы, которые осваивают почти исключительно углерод листового опада. Однако многие виды из других трофических группировок осваи-

вают углерод нескольких пулов ОВ, что подтверждает роль коллембол как узлового звена, связывающего разные потоки энергии в почвенных пищевых сетях.

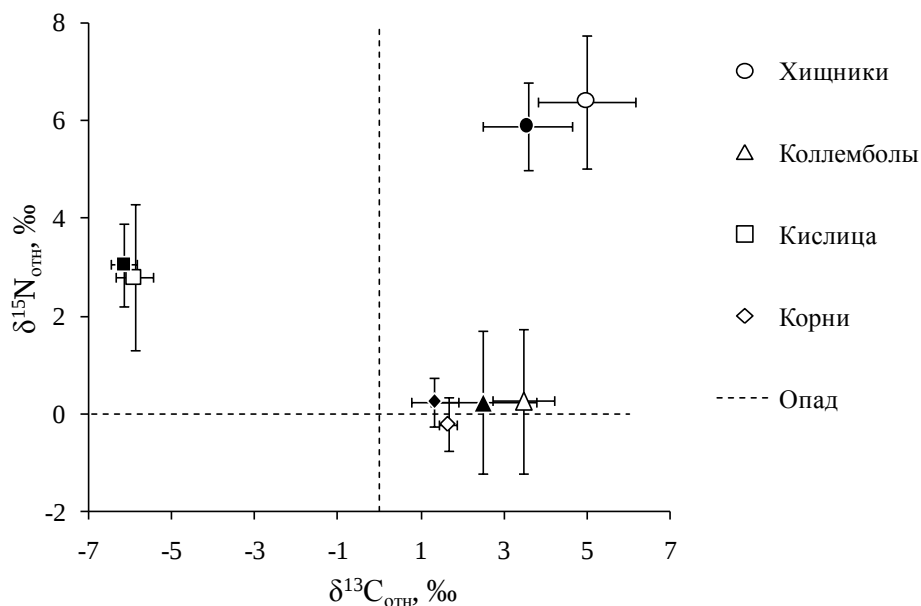


Рисунок 8. Нормированный на опад изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) в корнях ели, кислице, коллемболах и хищных членистоногих с площадок, пораженных короедом (закрашенные фигуры) и контрольной площадки (пустые фигуры). Средние значения и стандартные отклонения, $n = 3\text{-}36$.

Таблица 1. Зависимость трофических группировок и наиболее многочисленных видов коллембол от разных пулов органического вещества. (**) – высокая степень зависимости, (*) – наличие зависимости, () – зависимость мала, или ее не обнаружено. ЛО – листовой опад, КВ – корневые выделения, НСР – несосудистые растения, СПОВ – стабилизированное почвенное органическое вещество.

Трофическая группировка	ЛО	КВ	НСР	СПОВ
Эпигейные микробофаги/фикофаги	*		**	
Подстилочные микробофаги	**			
Почвенные сапрофаги/микробофаги	*	**		**
Подстилочные хищники/некрофаги	**			
<i>Вид</i>				
<i>Orchesella flavescens</i>			**	
<i>Pogonognathellus</i> sp.	*		*	
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	**			
<i>Parisotoma notabilis</i>	**			
<i>Isotomiella minor</i>	**	*		
<i>Protaphorura</i> sp.	**	**		**
<i>Neanura muscorum</i>	**			

ГЛАВА 6: УСТОЙЧИВОСТЬ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ КОЛЛЕМБОЛ ВО ВРЕМЕНИ

Сезонные изменения температуры и влажности являются одним из наиболее важных факторов, определяющих функционирование почвенных сообществ умеренного климата. Видовой состав, численность и функциональные связи разных групп почвенных животных, в том числе коллембол, могут изменяться в течение вегетационного сезона и на разных стадиях сукцессии (Persson et al. 1980; Berg et al. 1997; Кузнецова 2005). Существуют указания на наличие сезонных изменений трофических связей почвенных животных (Neilson et al. 1998; Ponsard and Arditi 2000; Berg and Bengtsson 2007; Ferlian et al. 2012), однако подробно эти изменения не изучались. Так как большая часть коллембол являются микробофагами, можно предположить, что изменения их изотопного состава будут, в первую очередь, отражать изменения микробного сообщества почв, чувствительного к временным изменениям абиотических факторов (Moore-Kucera and Dick 2008; Berg et al. 1998; Kaiser et al. 2010).

Исследование сезонных изменений трофических связей коллембол проводили на биостанции Малинки ИПЭЭ РАН с мая по октябрь 2010 г. Исследовали изотопный состав трех поверхностно-обитающих видов коллембол – *Pogonognathellus longicornis* и *Orchesella flavescens* из черноольшаника разнотравного и *Isotoma viridis* из мертвopoкровного ельника. Сбор материала происходил каждые две недели на однородных площадках 10 x 10 м. Вместе с коллемболами отбирали лиственный опад, измеряли влажность почвы и температуру подстилки. Самая высокая температура и минимальная влажность наблюдалась в середине лета (июль-август, 20-22°C).

Изотопный состав C и N закономерно изменялся в телах коллембол, но не в лиственном опаде. Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ изменялись сходно для разных видов коллембол, немного отличаясь ельнике и черноольшанике. Исследованные нами виды коллембол относятся к трофической группировке эпигейных фикофагов, значительную долю рациона которых могут представлять несосудистые растения, обедненные изотопами ^{13}C и ^{15}N (Chahartaghi et al. 2005; Maraun et al. 2011). Почвенные водоросли и цианобактерии наиболее активны ранней весной и поздней осенью, когда проективное покрытие листопадных деревьев минимально, что совпало с низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол (рис. 9). Максимум значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ совпал с засушливым периодом, когда водоросли и мхи были подавлены отсутствием влаги. С другой стороны, изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ коллембол могли следовать изменениям $\delta^{15}\text{N}$ мхов и других несосудистых растений, вызванных колебаниями изотопного состава азота атмосферных депозитов (Solga et al. 2005).

Жаркий летний период, вероятно, привел к снижению микробной активности в верхних слоях подстилки, что привело к голоданию коллембол. Уменьшение отношения C/N при потерях жирового запаса сопровождается увеличением содержания ^{13}C в

тканях, так как липиды обеднены ^{13}C (Post et al. 2007). Значения $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно коррелировали с отношением C/N для всех видов коллембол (*P. longicornis* $R = -0,634$, $p < 0,001$, $n = 57$; *O. flavescens* $R = -0,433$, $p = 0,027$, $n = 26$; и *I. viridis* $R = -0,555$, $p = 0,002$, $n = 28$). Уменьшение содержания липидов могло быть основной причиной увеличения значений $\delta^{13}\text{C}$ в телах коллембол в середине лета. Таким образом, закономерные сезонные изменения изотопного состава C и N могут быть вызваны физиологическими причинами или изменчивостью изотопного состава пищевых объектов, а не изменением трофических связей. Тем не менее, сезонные изменения изотопного состава эпигейных коллембол необходимо учитывать при реконструкции структуры почвенных пищевых сетей.

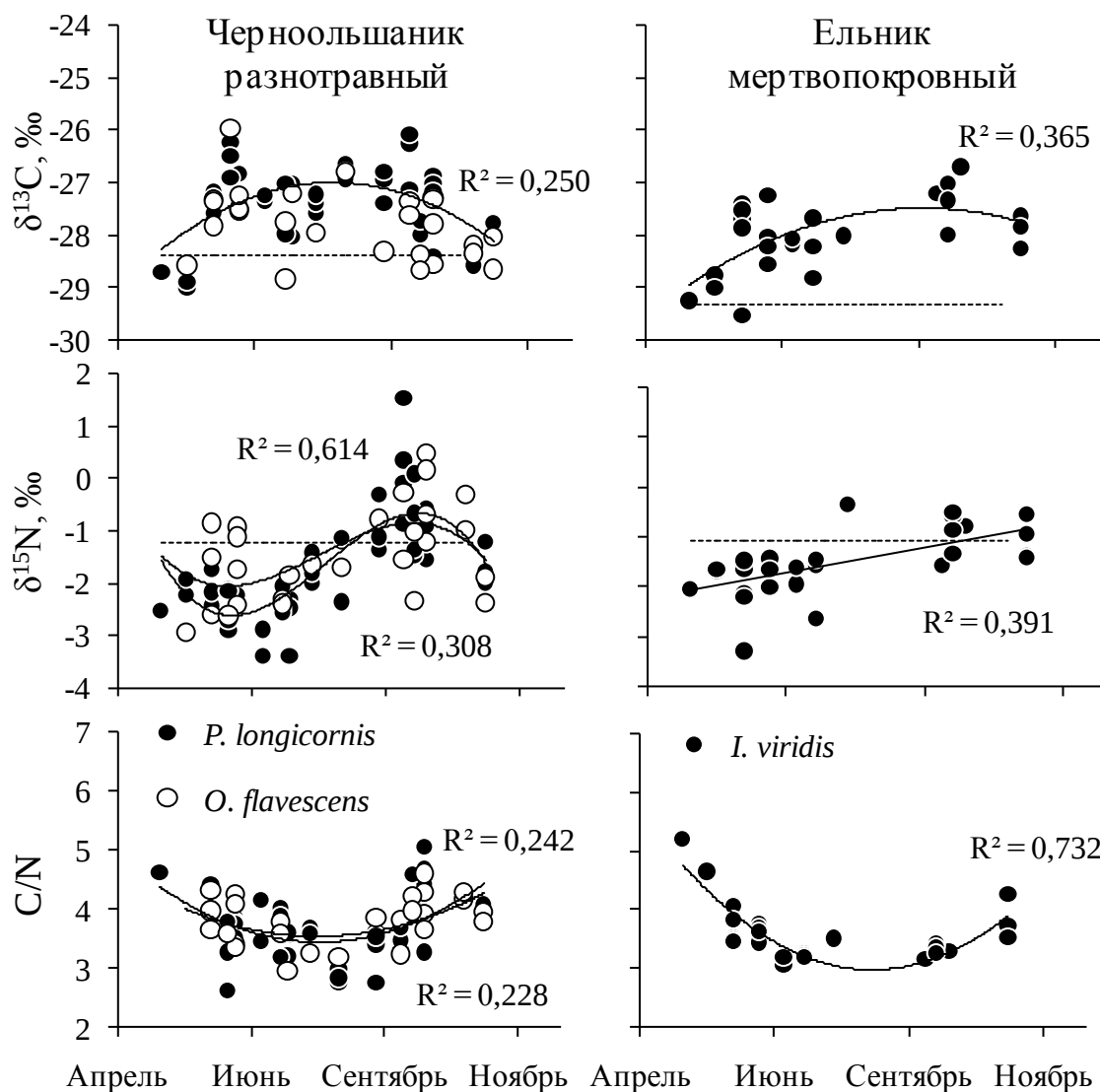


Рисунок 9. Сезонные изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ и соотношения C/N в телах коллембол. Каждая точка – одна проба. *P. longicornis* и *O. flavescens* были собраны в черноольшанике, *I. viridis* в ельнике. Пунктирная линия показывает средние значения изотопного состава опада. Показаны только статистически значимые регрессии, $p < 0,05$.

Материал для исследования трофических связей коллембол на разных стадиях вторичной сукцессии был отобран в Центральном лесном государственном биосферном заповеднике на четырех площадках: заброшенная пашня (злаковое разнотравье), березняк разнотравный (подрост *Betula alba*, *Populus tremula*, *Salix caprea*), смешанный лес (*Picea abies*, *Betula alba*) и ельник-кисличник (*Picea abies*). При сравнении биотопов были использованы только общие виды (*I. viridis*, *Lepidocyrtus* sp., *P. notabilis*, *N. muscorum*, *Pogonognathellus* sp. и *O. flavescens*).

Нами не было обнаружено статистически значимых различий между средними величинами $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ коллембол в исследованных биотопах, что свидетельствует о том, что эта группа занимает сходные позиции в пищевых сетях на разных сукцессионных стадиях развития сообщества. Внутривидовая вариация изотопного состава также статистически значимо не отличалась для коллембол на разных стадиях вторичной сукцессии, хотя был обнаружен тренд к уменьшению вариации $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ к более поздним стадиям (рис. 10). Уменьшение вариации изотопного состава отражает сужение трофических ниш и, в нашем случае, может показывать увеличение устойчивости сообщества (Кузнецова и др. 2014) в ходе вторичной сукцессии.

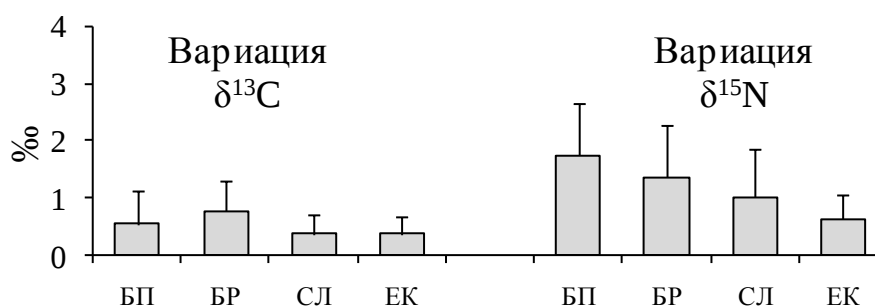


Рисунок 10. Внутривидовая вариация изотопного состава (интерперцентильный размах 20 и 80 перцентилей $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) коллембол из биотопов, представляющих стадии вторичной сукцессии. Средние значения и стандартные отклонения, $n = 3-6$ (с брошенной пашни в анализе использовано только три вида из шести - *I. viridis*, *Lepidocyrtus* sp. и *P. notabilis*). Для вычисления средних значений вариации были использованы значения вариации для отдельных видов. БП – брошенная пашня, БР – березняк разнотравный, СЛ – смешанный лес, ЕК – ельник-кисличник. Разница между биотопами не была статистически значима.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенные микробофаги получают энергию разных пулов органического вещества. Углерод растительного опада, прижизненных выделений растений, стабилизированного почвенного органического вещества и несосудистых растений ассимилируется разными группами коллембол. Разделение вышеперечисленных пулов органического вещества в пространстве может быть одним из механизмов поддержания высокого видового и морфологического разнообразия микроартропод и других почвенных микробофагов и сапрофагов.

Именно микроорганизмы, а не растительный субстрат, служат основным пищевым ресурсом для большинства подстилочных коллембол. Не только для видов, но также для семейств и жизненных форм коллембол в естественных лесных сообществах характерна трофическая специализация на разных функциональных группах микроорганизмов. Большинство коллембол трофически связано с сапротрофными микроорганизмами; автотрофные мхи, лишайники и почвенные водоросли представляют значительную долю в рационе поверхностно-обитающих видов, а биотрофные микоризные грибы служат одним из пищевых объектов для некоторых почвенных видов коллембол. Наиболее специализированные и специфические трофические связи образуют коллемболы семейства Neanuridae, однако их конкретные пищевые объекты остаются под вопросом. В сообществах лесных почв среди коллембол выделяются по крайней мере четыре трофические группировки, отличающиеся по спектру пищевых объектов и степени освоения энергии разных пулов органического вещества.

Трофическая структура сообществ коллембол устойчива в разных лесных экосистемах: большинство видов, а также семейств и жизненных форм коллембол образуют сходные трофические связи в разных биотопах. С другой стороны, в пределах одного сообщества, трофические связи некоторых видов коллембол могут немного изменяться в течение вегетационного сезона.

ВЫВОДЫ

1. Экспериментально показано, что основным пищевым объектом подстилочных коллембол являются микроорганизмы, а не растительные остатки. Сходство изотопного состава подстилочных коллембол и представителей макрофауны предполагает, что микробофагия является основной пищевой стратегией большинства населяющих подстилку сапрофагов.
2. Исследование изотопного состава тканей коллембол показало, что разные виды, семейства и жизненные формы коллембол питаются разными функциональными группами почвенных микроорганизмов (сапротрофы, биотрофы и автотрофы) и, таким образом, осваивают разные пулы органического вещества (растительные остатки и стабилизированное органическое вещество почвы, корневые выделения, фитомассу несосудистых растений).
3. На основе анализа изотопного состава С и N выделены четыре оригинальные трофические группировки коллембол: «эпигейные микробофаги/фикофаги» (основные представители - Sminthuridae, Dicyrtomidae, Tomoceridae), «подстилочные микробофаги» (Isotomidae, Entomobryidae), «почвенные сапрофаги/микробофаги» (Onychiuridae) и «подстилочные хищники/некрофаги» (Neanuridae).
4. Разные виды коллембол отличаются степенью трофической специализации. Стенофагия характерна для подстилочных коллембол (например, *Parisotoma notabilis*, *Lepidocyrtus* sp. и *Neanura muscorum*), которые осваивают углерод растительного опада и имеют небольшую вариацию изотопного состава. Большинство почвенных и поверхностно-обитающих коллембол (например, *Protaphorura* sp., *Orchesella flavescens* и *Pogonognathellus* spp.) осваивают углерод нескольких пулов органического вещества и имеют более высокую внутривидовую вариацию изотопного состава.
5. Зафиксированный древесной растительностью углерод в течение нескольких суток попадает в почвенные трофические сети. Прижизненные корневые выделения активно используются почвенными коллемболами, хотя и не являются основным энергетическим ресурсом. Корневые выделения не играют существенной роли в энергетике популяций коллембол, населяющих подстилку.
6. Трофические связи разных видов, семейств и жизненных форм коллембол устойчивы в разных биотопах. Положение коллембол в почвенных пищевых сетях не изменяются на разных стадиях вторичной сукцессии. Обнаруженные сезонные изменения изотопного состава поверхностно-обитающих коллембол могут отражать изменения их физиологического статуса, изотопного состава пищевых объектов или частичную смену диеты.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Рецензируемые журналы, рекомендованные ВАК

- **Потапов А.М.**, Тиунов А.В., 2011. Сезонная динамика изотопного состава углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в телах подстилочных и атмобионтных коллембол // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. Т. 25. С. 406-411.
- **Potapov A.M.**, Semenina E.E., Kurakov A.V., Tiunov A.V., 2013. 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. V. 28. P. 1069-1079.
- **Potapov A.M.**, Semenyuk I.I., Tiunov A.V., 2014. Seasonal and age-related changes in the stable isotope composition ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of millipedes and collembolans in a temperate forest soil // Pedobiologia. V. 57. P. 215-222.

Тезисы и материалы конференций

- Макеева Н.Н., **Потапов А.М.**, 2007. Почвообитающие коллемболы в градиенте загрязнения еловых лесов заводом «Североникель» // Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы, Сыктывкар. С. 129-130.
- **Потапов А.М.**, 2011. Сезонная динамика изотопного состава углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в телах коллембол // Материалы XVI Всероссийского Совещания по почвенной зоологии, Ростов. С. 96-98.
- **Потапов А.М.**, Кураков А.В., Тиунов А.В., 2012. Фракционирование стабильных изотопов углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в трофической цепи опад-грибы-коллемболы // Материалы 3-го Съезда микологов России, Москва. С. 166-167.
- **Potapov A.M.**, 2014. Assimilation of spruce rhizodeposits by soil collembolans and mites // Abstract book of 9th International seminar on Apterygota, Goerlitz. С. 69-70.
- **Потапов А.М.**, 2014. Зависимость разных групп почвенных коллембол и клещей от ризодепозитов ели // Материалы XVII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии, Сыктывкар. С. 169-171.