

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ

На правах рукописи

Потапов Антон Михайлович

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

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

03.02.03 - микробиология

Научный руководитель

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН

Иван Юрьевич Чернов

03.02.08 – экология

Научный руководитель

доктор биологических наук

Алексей Владимирович Тиунов

Москва 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. Обзор литературы	8
Структура почвенных пищевых сетей	8
<i>Принципиальная схема почвенных пищевых сетей.....</i>	8
<i>Ассимиляция энергии листового опада организмами почвы.....</i>	10
<i>Ассимиляция энергии других пулов органического вещества организмами почвы</i>	14
Почвенные сапрофаги, характеристика класса Collembola.....	18
<i>Основные группы почвенных сапрофагов</i>	18
<i>Коллемболы</i>	19
Пищевые связи коллембол и методы их исследования	21
<i>Классические методы</i>	21
<i>Инструментальные методы</i>	27
Анализ изотопного состава углерода и азота	30
<i>Принципы анализа</i>	30
<i>Трофическое фракционирование стабильных изотопов.....</i>	32
<i>Реконструкция трофической структуры почвенных пищевых сетей с помощью изотопного анализа</i>	35
ГЛАВА 2. Основные методы исследования	41
Полевые методы сбора материала	41
Площадки полевых исследований	42
Изотопный анализ	42
Статистическая обработка данных	43
ГЛАВА 3. Оценка величины трофического фракционирования в модельной пищевой цепи опад – сапротрофные грибы - коллемболы	44
Введение.....	44
Материалы и методы	45
Результаты	48
Обсуждение результатов	53
<i>Изотопный состав сапрофагов в естественных пищевых сетях</i>	53
<i>Трофическое фракционирование изотопов азота и углерода в модельном эксперименте</i>	56
<i>Факторы, влияющие на величину трофического фракционирования.....</i>	57
Заключение	59
ГЛАВА 4. Микробофагия и трофическая специализация коллембол в природных сообществах.	61
Введение.....	61
Материалы и методы	65
Результаты	67
<i>Специфичность изотопного состава разных групп коллембол</i>	68
<i>Изотопный состав обитающих на разной глубине коллембол.....</i>	71
<i>Степень трофической специализации разных видов коллембол</i>	73

<i>Устойчивость трофического положения коллембол в разных биотопах</i>	<i>73</i>
<i>Трофические группировки коллембол</i>	<i>78</i>
Обсуждение результатов	86
<i>Микробофагия и трофическая специализация коллембол.....</i>	<i>86</i>
<i>Степень трофической специализации и пищевые стратегии разных видов</i>	<i>92</i>
Заключение	95
ГЛАВА 5. Освоение коллемболами разных пулов органического вещества почвы	98
Введение.....	98
Материалы и методы	100
<i>Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол</i>	<i>100</i>
<i>Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных ..</i>	<i>102</i>
Результаты	103
<i>Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол</i>	<i>103</i>
<i>Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных ..</i>	<i>107</i>
Обсуждение результатов	109
<i>Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол</i>	<i>109</i>
<i>Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных ..</i>	<i>112</i>
<i>Освоение коллемболами разных пулов органического вещества.....</i>	<i>115</i>
ГЛАВА 6. Устойчивость трофических связей коллембол во времени	119
Введение.....	119
Материалы и методы	120
<i>Сезонные изменения трофических связей коллембол</i>	<i>120</i>
<i>Изменение трофических связей разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии</i>	<i>121</i>
Результаты	121
<i>Сезонные изменения трофических связей коллембол</i>	<i>121</i>
<i>Изменение трофической позиции разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии.....</i>	<i>123</i>
Обсуждение результатов	127
<i>Сезонные изменения трофических связей коллембол</i>	<i>127</i>
<i>Изменение трофической позиции разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии.....</i>	<i>132</i>
Заключение	134
ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ	136
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ	137
БЛАГОДАРНОСТИ	139
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	140
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	157

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

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. В общем виде, можно выделить три основных пула органического вещества, которые служат источником энергии для почвенных организмов: (1) мертвое органическое вещество, поступающее в почву с наземным и подземным опадом высших растений, (2) стабилизированное почвенное органическое вещество и (3) прижизненные корневые выделения растений (Гончаров и Тиунов 2013). Поступление в почву потоков углерода (=энергии), которые основываются на перечисленных пулах органического вещества, пространственно разделено, и их осваивают разные группы почвенных гетеротрофных микроорганизмов: микоризные грибы (биотрофы) осваивают углерод прижизненных корневых выделений (Мирчинк 1976; Högborg et al. 1999), а сапротрофные грибы и бактерии – углерод мертвых растительных остатков и стабилизированного почвенного органического вещества (Мирчинк 1976; Frankland 1998; Kramer and Gleixner 2006; Berg and McClaugherty 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; Norpin 1997; Rusek 1998 и др.). Большинство коллембол считаются полифагами, то есть осваивают широкий спектр пищевых объектов. Питаясь одновременно микоризными и сапротрофными грибами, а также почвенными водорослями, коллемболы (и другие животные-микробофаги) могут быть узловым звеном, соединяющим разные потоки

энергии в почвенных пищевых сетях. Сосуществование в почве большого числа видов животных-микробофагов ставит вопрос об «избыточном разнообразии» почвенной фауны, сформулированный Андерсоном в 1975 году и Гиляровым в 1977 (Anderson 1975; Ghilarov 1977). 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). Существуют указания на наличие трофической специализации у коллембол на уровне семейств (Кузнецова и др. 2014), что говорит о проявлении экологической целостности таксонов надвидового ранга (Чернов 2008) как элемента трофических сетей почвы. Можно полагать, что в сообществах микроартропод формируется достаточно жесткая структура трофических связей, однако зависимость разных групп коллембол от разных функциональных групп микроорганизмов и пулов органического вещества 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 является микробофагами, то есть питается сапротрофными 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.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Структура почвенных пищевых сетей

Принципиальная схема почвенных пищевых сетей

Пищевые сети почвенных сообществ имеют сложную структуру, так как представлены широким набором организмов, которые формируют множественные трофические связи, изменчивые во времени и разных экосистемах (Berg and Bengtsson 2007). Энергетической основой почвенных детритных сетей является листовой, корневой и древесный опад растений. Кроме того, энергия может поступать в почвенные пищевые сети с прижизненными корневыми выделениями, из живой фитомассы растений и при ассимиляции стабилизированного почвенного органического вещества (Pollierer et al. 2007; Maraun et al. 2011; Gleixner 2013). Углерод большинства выше перечисленных *пулов органического вещества* осваивается бактериями и грибами, которые представляют собой первый уровень консументов в почвенных пищевых сетях. Второй уровень консументов объединяет группу животных-сапрофагов *sensu lato*, большая часть которых являются микробофагами, либо имеют кишечных симбионтов, позволяющих им переваривать устойчивые растительные полимеры (Стриганова 1980; Бызов 2005). Сапрофаги поглощают растительные остатки вместе с микроорганизмами, таким образом, регулируя рост бактерий и грибов в почве. Кроме того, сапрофаги механически перерабатывают растительный опад, увеличивая поверхность, доступную для колонизации почвенными микроорганизмами (Wardle 2002). Живая фитомасса высших растений и почвенных водорослей может напрямую осваиваться некоторыми группами почвенных животных (фитофаги). Верхние уровни почвенных трофических сетей представлены хищниками первого и второго порядков, разных таксономических групп. (рис 1.1).

Большинство почвенных животных считаются полифагами с низкой трофической специализацией (Moore et al. 1988; Scheu and Setälä 2002; Maraun et al. 2003). Разнообразие трофических связей проявляется в питании на разных трофических уровнях («вертикальная» полифагия) и на широком спектре пищевых объектов («горизонтальная» полифагия). Вертикальная полифагия характерна для многих групп хищных животных, которые питаются как другими хищниками, так и сапрофагами и даже тканями живых растений (Гончаров 2014). Степень вертикальной полифагии животных-сапрофагов на растительных остатках и микроорганизмах остается не выясненной и, вероятно, может варьировать в зависимости от группы животных. Данную систему усложняет включение в структуру пищевых сетей специализированных организмов-бактериофагов, например,

некоторых нематод, которые также могут служить пищей сапрофагов. Таким образом, в почвенных пищевых сетях может быть от 4 до 6 трофических уровней (не учитывая позвоночных животных). Горизонтальная полифагия может приводить к частичному объединению разных потоков энергии на уровне животных-сапрофагов. В то же время, сосуществование в природных сообществах большого видового набора животных ставит вопрос об «избыточном разнообразии» почвенной фауны (Anderson 1975; Ghilarov 1977). Так, в Московской области, в одном биотопе может быть обнаружено более 100 видов панцирных клещей и до 60 видов коллембол (Чернова и Гиляров 1977; Кузнецова 2005).



Рисунок 1.1. Принципиальная схема почвенных пищевых сетей. ОВ – органическое вещество. Коричневым цветом показаны блоки детритных пищевых цепей, зеленым – пастбищных, серым – смешанных.

Недавние результаты применения изотопного анализа в исследовании почвенных пищевых сетей показали, что многие виды коллембол и клещей в естественных сообществах проявляют отчетливую трофическую специализацию (Chahartaghi et al. 2005; Семенина 2010; Maraun et al. 2011). Специализация разных видов и групп животных-сапрофагов на разных пищевых объектах и пулах органического вещества предполагает, что в почвенных системах могут формироваться более устойчивые связи, чем считалось до появления современных инструментальных методов. Вероятно, животные-сапрофаги могут сочетать пищевую специализацию со способностью к полифагии, что является

механизмом поддержания высокого разнообразия и устойчивости почвенных сообществ (Jørgensen et al. 2003, 2005). Трофическая специализация позволяет избежать межвидовой конкуренции, таким образом, поддерживается высокое разнообразие почвенной фауны, а полифагия увеличивает компенсирующую способность почвенного сообщества и взаимозаменяемость его компонентов.

Ассимиляция энергии листового опада организмами почвы

Поступающий в почву опад состоит из водорастворимых органических компонентов (сахара, фенолы, углеводороды, глицериды и пр.), гемицеллюлоз, целлюлозы, лигнина и ряда других, менее значимых компонентов. Доля этих соединений в растительном субстрате может сильно варьировать, в зависимости от органа и вида растения (Berg and McClaugherty 2008). Растительные полисахариды являются основным источником энергии в растительных остатках, их содержание в листовом опаде составляет около 20-30% (Кузнецова и др. 2001). Отмирающие части древесных растений можно разделить на листовой, корневой и древесный опад. Поступление в почву листового и корневого опада неравномерно во времени и в условиях умеренного и бореального климата большая часть приходится на осень, что особенно ярко выражено для лиственных деревьев (Ермоленко 2002; Cheng et al. 2006). Поступление корневого опада в почву пространственно отделено от листового и хотя общие принципы его разложения сходны с листовым, данный вид опада рассматривается в следующем разделе.

Разные химические компоненты опада имеют разную скорость разложения. Водорастворимые органические компоненты и гемицеллюлозы начинают разлагаться сразу же после поступления опада на поверхность почвы, а разложение целлюлозы и, особенно, лигнина может продолжаться в течение нескольких лет (Berg et al. 1982). Разлагающееся органическое вещество (ОВ) опада образует гетерогенную подстилку на поверхности почвы, внутри которой сосредоточена почвенная биота. Некоторые компоненты ОВ в ходе разложения перемещаются ниже по почвенному профилю в виде мелкодисперсного субстрата (детрит), а на поверхность поступает свежий опад. В биотопах с развитым подстилочным горизонтом наблюдается выраженная вертикальная стратификация опада. Верхняя часть сформировавшейся подстилки представляет собой листовой опад (L), его подстилает ферментативный горизонт (F), где наиболее активно происходит разложение ОВ. Нижняя часть подстилки представлена гумусовым горизонтом подстилки (H), где аккумулируется ОВ. Часть ОВ, поступившего из растений или синтезированного в почве, не разлагается и накапливается в почвенном профиле,

составляя основу стабилизированного почвенного органического вещества (СПОВ). В стабилизированном виде в почве находится большая часть запасов ОВ. Механизмы стабилизации ОВ остаются дискуссионными, этот процесс связывают с инертностью некоторых растительных полимеров и их производных, синтезированных в почве, или с сильной адгезией и другими видами иммобилизации ОВ на поверхности минеральной матрицы (Звягинцев и др. 2005).

На всех стадиях разложения органическое вещество в почве подвергается воздействию микробных ферментов. Для большинства бактерий и грибов характерна субстратная специфичность, то есть синтез ферментов, которые отвечают за разложение определенных химических веществ, на что обратил внимание еще С.Н. Виноградский в первой половине XX века. Разные группы микроорганизмов заселяют опад на разных стадиях разложения. В первую очередь, активно размножающиеся бактерии и грибы утилизируют наиболее легкодоступные компоненты опада, а затем опад заселяется микроорганизмами, разлагающими стабильные органические полимеры. Таким образом, в почвенной подстилке происходит временно-пространственная («конвейерная») сукцессия разложения растительных остатков. Однако даже на поздних стадиях этой сукцессии в микробном сообществе присутствуют микроорганизмы, утилизирующие легкодоступные компоненты. Это связано с внеклеточным разложением ОВ - микроорганизмы выделяют во внешнюю среду ферменты, разлагающие органические полимеры, и поглощают легкие продукты распада. Таким образом, в процессах разложения в почву поступают легкодоступные органические соединения, которые могут быть поглощены организмами-спутниками или иммобилизованы на поверхности почвенных частиц. Сапротрофные микроорганизмы образуют функциональную триаду, состоящую из копиотрофов, гидролитиков и олиготрофов, кооперативно осуществляющих разложение органических веществ (Гузов 1987).

Бактерии и грибы проводят большую часть времени в неактивном состоянии (спорах, эндоспорах или цистах), образуя *пул микроорганизмов почвы*. Мицелиальное строение позволяет грибам преодолевать пространства с неблагоприятными условиями, что делает их более устойчивыми к гетерогенным во времени и пространстве факторам почвенной среды обитания. Тем не менее, значительная часть грибного мицелия в почве находится в неактивном состоянии (Joergensen and Wichern 2008; Baldrian et al. 2013).

Свежий опад на поверхности почвы осваивается «первичными сапротрофами» из группы сахаролитиков, к которым относятся, в первую очередь, зигомицеты (порядок *Mucorales*), а также некоторые аскомицеты (рода *Talaromyces*, *Penicillium* и другие). В

течение первого времени на опаде также сохраняются эпифитные грибы. К первичным сапротрофам относят также гидролитические грибы, разлагающие пектин и целлюлозу (рода *Aureobasidium*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Gliocladium*). В течение первых месяцев, на опаде начинают развиваться «вторичные сапротрофы» из группы лигнолитиков, не способные к быстрому росту, однако осваивающие более инертные химические компоненты. Это, в подавляющем большинстве, базидиомицеты (рода *Marasmius*, *Mycena*). Последними на опаде начинают доминировать «почвенные грибы» разных групп (виды *Mortierella ramanniana*, *Trichoderma viride*, *Penicillium* spp.). Большинство перечисленных видов и родов сапротрофных грибов присутствуют на всех стадиях разложения опада, хотя могут не занимать доминирующие позиции (Мирчинк 1976; Frankland 1998). Наиболее характерные представители микромицетов, разлагающих опад смешанного леса, являются виды родов *Acremonium*, *Alternaria*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Dactylella*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Penicillium*, *Trichoderma* и ряд других (Билай и др. 1984).

Почвенная подстилка очень плотно заселена беспозвоночными животными, для многих из которых основным пищевым ресурсом является микробная биомасса. Животные-сапрофаги участвуют в разложении растительного ОВ на всех стадиях, причем их видовой состав закономерно меняется в ходе разложения растительных остатков (Hagvar and Kjondal 1981). Вертикальное распределение растительных остатков разной степени деструкции отражается на вертикальной структуре сообществ почвенных животных. Так, для коллембол, клещей и других групп почвенных сапрофагов показана хорошо выраженная вертикальная стратификация видов (Стебаева 1970; Чернова и Гиляров 1977). Поверхностно-обитающие и подстилочные коллемболы, которые питаются первичными сапротрофами, с глубиной сменяются почвообитающими видами, которые питаются микроорганизмами из более нижних слоев подстилки и верхней части гумусового горизонта почвы. Существуют также виды-генералисты, которые могут менять свою диету на разных этапах разложения растительного субстрата (Hasegawa and Takeda 1995; Hishi et al. 2007).

Почвенные сапрофаги являются очень широкой группой, которая делится на несколько функционально-трофических подгрупп (Стриганова 1980). *Фитосапрофаги* используют в пищу ткани растений. К ним относятся диплоподы, мокрицы, дождевые черви, некоторые личинки насекомых и часть коллембол и клещей. *Микробофаги* потребляют колонии бактерий и мицелий грибов. К ним относятся большинство коллембол и клещей, а также хищные нематоды. *Детритофаги* – вторичные разрушители

растительной органики, обитающие в нижних слоях подстилки и почве. Это орибатида, дождевые черви, энхитреиды, некоторые диплоподы, личинки насекомых и почвенные коллемболы.

Животные-сапрофаги связаны множественными прямыми или косвенными взаимодействиями с микроорганизмами. Питание на широком спектре микроорганизмов или, напротив, избирательное выедание определенной группы определяет состав почвенного микробного сообщества. В частности, коллемболы могут определять колонизирующую способность разных видов сапротрофных грибов (Newell 1984). Животные-сапрофаги поглощают растительные остатки и, пропуская их через пищеварительный тракт, выделяют фекальные пеллеты, состоящие из мелких частиц. Такая переработка значительно увеличивает поверхность и водоудерживающую способность органического материала (Swift et al., 1979), что создает благоприятные условия для колонизирования его микроорганизмами, в первую очередь, бактериями. По некоторым оценкам, общий вклад животных-сапрофагов в разложение растительных остатков может быть очень велик (более 50%, Hieber and Gessner 2002). Микроорганизмы, развивающиеся на переработанных растительных остатках, вновь служат пищей для почвенных животных. Это явление получило название «внешний рубец» (Wardle and Lavelle 1997) и подтверждается угнетением животных в отсутствие возможности вторично поглощать питательный материал (Hassall and Ruchton 1982).

По экосистемным функциям среди сапрофагов можно выделить *перерабатывающих подстилку* животных (большая часть мезофауны и часть макрофауны) и *инженеров экосистемы*. К группе инженеров экосистемы относятся черви, термиты, муравьи и ряд других животных, которые прокладывают ходы в почве. Эти животные значительно модифицируют физические свойства окружающей среды, формируя почвенную структуру за счет продукции копролитов и роющей деятельности, влияя на условия обитания и распределение микроорганизмов и других животных. Для копролитов дождевых червей показано изменение и стимуляция микробного сообщества относительно окружающей почвы (Бызов 2005). Для многих животных, которые питаются растительными остатками, известно наличие кишечной микрофлоры, активно разлагающей устойчивые органические компоненты в благоприятных условиях пищеварительного тракта, и обеспечивающих своих «хозяев» низкомолекулярными питательными веществами. Данный феномен, похоже, характерен для большинства почвенных сапрофагов, включая коллембол (Bignall 1984; Borkott and Insam 1992). Возможно, степень прямой ассимиляции углерода растительных остатков животными-

сапрофагами очень мала и основной пищей для них являются микроорганизмы (Swift et al. 1979).

В основе детритных пищевых сетей лежат множественные функциональные взаимодействия почвенных микроорганизмов и животных-сапрофагов. Стимулирующее влияние роющей и грызущей деятельности животных на микроорганизмы значительно повышает общую энергетическую эффективность системы. Углерод листового опада осваивается почвенными животными преимущественно при питании сапротрофными микроорганизмами.

Ассимиляция энергии других пулов органического вещества организмами почвы

Разложение отмирающих растительных остатков и, в частности, листового опада, долгое время считалось несомненно доминирующим процессом, поставляющим энергию в почвенные пищевые сети. С развитием инструментальных методов исследований стало понятно, что источником энергии для почвенных систем могут служить несколько основных процессов, причем вклад этих процессов сравним. В общем виде, выделяются три основных и ряд второстепенных пулов органического вещества, которые служат источником 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). Среди второстепенных пулов можно выделить фитомассу водорослей и других несосудистых наземных растений, а также ткани корней высших растений.

Подземный опад растений (корневой опад) состоит, в основном, из отмирающих тканей тонких корней древесных растений. Корневой опад, как и прижизненные корневые выделения, относится к ризодепозитам (rhizodeposits). Всего выделяют шесть видов ризодепозитов: (1) потери клеток коревого чехлика и корневых покровов, (2) отмирание и лизис корневых клеток (например, корневых волосков), (3) поток углерода к ассоциированным с корнями симбионтам (в частности, микоризным грибам), (4) потери в виде газов, (5) корневые экссудаты растворенных органических веществ, (6) мусиляж, выделение нерастворимых полимерных органических веществ (Jones et al. 2009). Первый и второй вид ризодепозитов представляет собой корневой опад, а третий и пятый – прижизненные корневые выделения. Объем поступающего в почву корневого опада до конца не известен, так как отсутствует точный метод оценки его поступлений, однако, существующие исследования показывают, что поступления надземного и подземного

опада в почву могут быть сравнимы (Vogt et al. 1996). Общие закономерности разложения корневого и листового опада растений сходны, однако разложение корневого опада происходит значительно медленнее. Это может быть связано как с более стабильными условиями в почве относительно поверхности, так и с химическим составом – высоким содержанием лигнина (Berg and McClaugherty 2008).

Корневые выделения, то есть корневые экссудаты и органические вещества, которые транслируются растением в микоризу, представляют собой отдельный пул вещества. К нему относятся органические вещества, выделяемые живыми тканями растений, и поэтому регуляция поступления таких веществ сильно отличается от регуляции поступления мертвых растительных тканей. Именно прижизненные выделения корней, по современным представлениям, являются основным пулом, на котором основаны пастбищные цепи в почве. Свежезафиксированный растениями углерод в течение нескольких дней попадает в почву и выделяется в атмосферу в виде «почвенного дыхания» (Ekblad and Högberg 2001). Доля углерода, который попадает в почвенное сообщество с прижизненными корневыми выделениями высших растений, велика и может составлять около 50% от зафиксированного растением атмосферного углерода (Kuzuyakov and Domanski 2000; Litton et al. 2007). Это в основном легкодоступные органические соединения, которые быстро ассимилируются микроорганизмами и играют огромную роль в процессах разложения органического вещества и энергетике почвенной системы (Kuzuyakov et al. 2000; Högberg et al. 2001). Вокруг корней образуется специфическое микробное сообщество ризосферы, отличающееся по видовому составу и плотности населения от включающей почвы, которое ассимилирует поступающие из корней органические вещества.

Подавляющее большинство растений находятся в симбиотических взаимоотношениях с микоризными грибами. Гифы микоризных грибов соединяются с тонкими корнями деревьев, образуя микоризные ассоциации. Большинство микоризных грибов не имеют облигатных взаимодействий с определенным видом дерева, и наоборот, одно дерево может образовывать микоризные ассоциации с несколькими грибами. Для большинства деревьев умеренного климата характерна *эктомикориза* (Mosse et al. 1981). Поступления органического вещества от растения-«хозяина» часто являются основным источником энергии для микоризных грибов. Исследования показывают, что в бореальных лесах *эктомикоризные* грибы могут получать до 100% углерода от деревьев первого яруса (Högberg et al. 1999). Однако поступление углерода из корней в мицелий является динамичным процессом, который зависит от ряда факторов, например от

освещенности, богатства почвы питательными элементами и температуры (Litton et al. 2007; Hawkes et al. 2008; Ryan et al. 2010). Регуляция обмена питательными элементами между грибным мицелием и тканями корня является, похоже, важным механизмом, влияющим на функционирование как грибного, так и растительного сообщества (Reid et al. 1983; Brant et al. 2006; Jones et al. 2009; Dickie et al. 2010). За счет энергии, получаемой от хозяина, микоризные грибы активно участвуют в процессах разложения органического вещества в почве, разлагая стабильные полимеры для добычи минеральных элементов (в частности, азота).

Многие почвенные животные, питающиеся в ризосфере корней, а также микофаги, потребляющие мицелий микоризных грибов, входят в подземные пастбищные цепи. Насколько важную роль играет свежезафиксированный листьями растений углерод в энергетике трофических сетей почвы остается не ясным, однако в модельных системах поступление углерода в почву через микоризные грибы может в значительной степени определять продуктивность всей системы (Hobbie 2006). Почвенные животные уже через несколько дней получают углерод, зафиксированный древесными растениями (Högberg et al. 2010). В модельных экспериментах было показано, что наличие живых растений в микрокосмах с опадом влияет на структуру сообщества сапрофагов, в том числе на сообщества коллембол (Eisenhauer and Reich 2012; Fujii et al. 2014). Корневые выделения в лесных и травянистых почвах играют значительную роль для большинства беспозвоночных – дождевых червей, коллембол, губоногих многоножек, мокриц, двухвосток, брюхоногих моллюсков и орибатид (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007, 2012). Pollierer et al. (2012) показали, что углерод корневых выделений попадает в почвенных животных как через бактериальный, так и через грибной канал. Ведущая роль микоризных грибов как прямого канала поступления корневого углерода в почвенные пищевые сети (при питании мицелием), однако, подвергается сомнению. Так, в почве высоко содержание отмершего мицелия микоризных грибов, в котором иммобилизуются значительные запасы питательных элементов. Запасание мицелия может быть связано защитными механизмами от выедания, такими как кристаллические структуры на поверхности гиф (Böllmann et al. 2010). Есть сведения, что растения-хозяева в присутствии почвенных животных-микофагов снабжают микоризные грибы защитными веществами (каталпол), токсичными для животных и предотвращающими выедание мицелия (Duhamel et al. 2013). Коллемболы избегают питания микоризными грибами в лабораторных экспериментах (Gange 2000). Более того, некоторые эктомикоризные грибы (*Laccaria bicolor*) могут парализовывать и умерщвлять коллембол (Klironomos and Hart

2001). В почве, где доминируют микоризные грибы по массе, они, тем не менее, могут вообще не осваиваться почвенными микроартроподами (Ngosong et al. 2009).

Некоторые химические компоненты грибного мицелия сходны по своему химическому составу и строению с стабилизированным органическим веществом почвы и рассматриваются как его основа (Treseder and Holden 2013; Ekblad et al. 2013). Таким образом, свежезафиксированный растениями углерод может быстро попадать в гумусовый горизонт почвы и иммобилизоваться там в виде стабилизированного почвенного ОВ. Используя модели содержания «бомбового» ^{14}C в почве, было показано, что от 50 до 70% запасов почвенного углерода имеет корневое происхождение (Clemmensen et al. 2013).

Стабилизированное почвенное органическое вещество (СПОВ) образовано инертными или иммобилизованными на почвенных частицах химическими соединениями. Похоже, что основой этого пула являются продукты микробного синтеза (Звягинцев et al. 2005; Gleixner 2013). СПОВ представляет собой самый большой по объему пул органических веществ на Земле, в нем запасено в три раза больше углерода, чем в атмосфере и растительной биомассе. Механизмы, определяющие интенсивность образования и разрушения СПОВ остаются до конца не изученными, эти процессы определяются комплексом абиотических факторов и биотических взаимодействий (Schmidt et al. 2011). СПОВ может сохраняться тысячелетиями, или разрушаться почти сразу после попадания в почву. Активность ассимиляции СПОВ почвенными организмами значительно варьирует. Для микоризных грибов, мицелий которых активно заселяет верхнюю часть гумусового горизонта, показана возможность использования питательных элементов СПОВ, в первую очередь азота (Abuzinadah et al. 1986; Lindahl et al. 2007). Экспериментально было показано, что микробное сообщество в почвах сельскохозяйственного использования может получать от 0 до 40% всего используемого углерода из СПОВ (Kramer and Gleixner 2006). Вторичное поступление углерода СПОВ в почвенные пищевые сети сильно варьирует в зависимости от внешних факторов и, вероятно, является одним из механизмов общей устойчивости почвенных систем.

Питаясь микроорганизмами, почвенные животные-микробофаги ассимилируют питательные элементы, поступающие из СПОВ, отмирающей растительной биомассы, а также корневых выделений. Животные, для которых характерна горизонтальная полифагия, таким образом, могут быть узловым звеном разных потоков энергии в почве.

Ряд менее значимых пулов органического вещества могут служить источником углерода для почвенных пищевых сетей. Для ряда личинок насекомых (например,

Scarabaeidae и Curculionidae), а также нематод-фиофагов характерно питание живыми корнями растений. Микроартроподы, обитающие в верхних слоях подстилки или на ее поверхности, питаются тканями мхов, лишайников и водорослей. В лесных почвах существует специфическое автохтонное сообщество водорослей, численность которого, как правило, составляет несколько десятков тысяч клеток на 1 г почвы. Биомасса почвенных водорослей в смешанных лесах Московской области обычно составляет около 50 кг/га, однако в благоприятные периоды может достигать до 1,5 т/га, что сопоставимо с биомассой грибов в подстилке (Алексахина и Штина 1984). Альгофагия была показана для многих почвенных животных, в частности, коллембол (Castaño-Meneses et al. 2004).

Трофические сети в почве функционируют за счет энергии, поступающей из разных пулов ОВ. Пул микроорганизмов почвы – ключевое звено, через которую эта энергия осваивается всем почвенным сообществом и, в первую очередь, животными-микробофагами. Остается слабо изученным, как распределяется энергия разных пулов ОВ в почвенных системах и насколько значителен вклад разных пулов ОВ в общую энергетику пищевых сетей почвы.

Почвенные сапрофаги, характеристика класса Collembola

Основные группы почвенных сапрофагов

Большинство почвенных нехищных беспозвоночных объединяют в группу сапрофагов *sensu lato*. К почвенным сапрофагам относятся самые разные таксономические группы (табл. 1.1). Функциональная роль и морфология почвенных животных связаны с их размерной группой, так как почва как среда обитания имеет очень разные свойства для животных разных размерных классов. Принятая до настоящего времени в России размерная классификация принадлежит М.С. Гилярову, который разделил почвенных животных, основываясь на длине их тела на четыре размерных класса (Гиляров 1941). Размерный класс *наннофауны* объединил микроскопических животных почвы, населяющих водную фазу почвы. К ним отнесены простейшие, коловратки, тихоходки, а также микроскопические нематоды, личинки насекомых и клещи. К *микрофауне* были отнесены животные до нескольких миллиметров в длину, которые передвигаются между почвенных агрегатов, по почвенным порам и ходам более крупных животных. Это нематоды, энхитреиды, коллемболы, клещи и мелкие насекомые. К *мезофауне* почв были отнесены животные до нескольких сантиметров длиной. Большинство представителей этой группы способны самостоятельно прокладывать ходы в почве, таким образом, участвуя в образовании почвенной структуры. Это почвенные насекомые и пауки,

дождевые черви, многоножки и мокрицы. *Макрофауна* почв объединила позвоночных почвообитающих животных.

Более узкая классификация, ставшая международной, была предложена Swift et al. (1979), которые выделили размерные группы микрофауны, мезофауны и макрофауны. Употребление данных терминов не совпадает с классификацией Гилярова. Классификация Swift et al. (1979) основывается не на длине, а на ширине тела, которая характеризует способность животного проникать в почвенные полости разных размеров. *Микрофауна* имеет диаметр тела менее 0,1 мм и представлена Protozoa, Targidrata, Rotatoria и мелкими Nematoda. Большинство таких животных – микробофаги и, в первую очередь, регулируют рост бактерий. *Мезофауна* – животные, с диаметром тела от 0,1 до 2 мм, представлены Acari, Collembola, Enchytraeidae и мелкие Insecta. Они перерабатывают отмирающие растительные остатки, находясь в очень тесном взаимодействии с почвенными грибами и бактериями, хотя многие представители этой группы хищники. Наиболее крупные почвенные животные относятся к *макрофауне*, диаметр их тела превышает 2 мм. К ним относятся Oligochaeta, Myriapoda, Arachnida, Oniscidea и разные группы личинок и имаго Insecta. Ниже по тексту используется международная размерная классификация. Среди почвенных животных выделяют размерно-таксономическую группу микроартропод – мелких почвенных членистоногих, к которым относятся, в первую очередь, коллемболы и клещи.

Таблица 1.1. Основные группы почвенных животных-сапрофагов.

Таксономическая группа	Основная размерная группа
Почвенные нематоды (тип Nematoda)	Микрофауна
Энхитреиды (семейство Enchytraeidae)	Мезофауна
Коллемболы (класс Collembola)	Мезофауна
Панцирные клещи (отряд Oribatida)	Мезофауна
Личинки и имаго насекомых (класс Insecta)	Макрофауна
Дождевые черви (подотряд Lumbricina)	Макрофауна
Двупарноногие многоножки (отряд Diplopoda)	Макрофауна
Мокрицы (подотряд Oniscidea)	Макрофауна

Использована международная размерная классификация (Swift et al. 1979)

Коллемболы

Класс Коллемболы (Collembola) объединяет небольших (до 1 см длиной), преимущественно почвенных гексапод, тело которых подразделено на голову и брюшко. Антенны этих животных состоят из 4 члеников, ротовой аппарат находится внутри

головной капсулы (Entognatha), у ходильных ног нет разделения на голень и лапку. Коллемболы обладают рядом уникальных морфологических особенностей, таких как наличие прыгательной вилки, развивающаяся из зачатков брюшных конечностей 4-го брюшного сегмента и служащая для активного перемещения, вентральная трубка, покрытая специальной жидкостью и служащая для прикрепления животных к субстрату и пост-антенальный орган, предположительно служащий для хеморецепции (рис. 1.2).

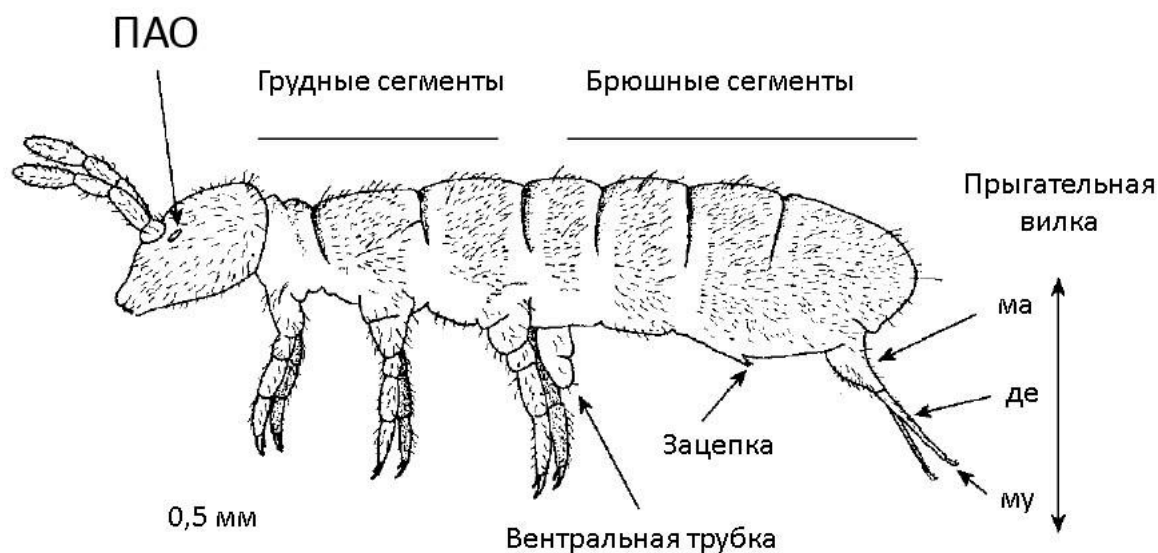


Рисунок 1.2. Взрослая женская особь *Folsomia candida*. ПАО – постантенальный орган, ма – манубриум, де – денс, му – мукро (по Fountain and Hopkin 2005).

У большинства коллембол кожное дыхание, лишь у некоторых эпифитных групп (Symphypleona) бывают трахеи. Оплодотворение наружное, у ряда видов отряда Symphypleona обнаружено сложное половое поведение (Гиляров и Чернова 1984; Hopkin 1997). Есть свидетельства полового поведения и других таксонов (Goloschapova et al. 2006). У коллембол выделяют три типа ротовых аппаратов (Dunger 1964): *жевательный*, с наличием молярной пластинки на мандибулах для перетирания пищи (характерен для подавляющего большинства коллембол), *кусательный*, без молярной пластинки, ротовые части немного удлинены, подходят для животной пищи (характерен для некоторых коллембол семейства Neanuridae - рода *Friesea* и вида *Anurida maritima*) и *колюще-сосущий*, без молярной пластинки, ротовые части сильно вытянуты, подходят для высасывания растворов, например, внутреннего содержимого грибных гифов (характерен для остальных коллембол семейства Neanuridae и семейства Odontellidae). Среди колюще-

сосущих ротовых аппаратов наблюдается значительная изменчивость по морфологии и длине ротовых частей (Cassagnau 1968; Agolin et al. 2009).

Коллемболы населяют в основном подстилку, но встречаются в гумусовом горизонте почв, на поверхности растений, камней и водных пленок. Морфология и размер разных видов почвообитающих коллембол во многом обусловлены глубиной обитания. Так, поверхностные коллемболы, как правило, хорошо пигментированы и имеют длинные придатки, в то время как у почвенных форм отсутствуют глаза и прыгательная вилка. Выделяются три принципиальных яруса обитания коллембол (табл. 1.2). С каждым ярусом обитания ассоциирована одна или более жизненных форм коллембол (Gisin 1943). Стебаева (1970) расширила классификацию Гизина выделив в группе гиперэдафических коллембол подгруппы нейстонных, кортицикольных и верхнеподстилочных и атмобионтных. Недавно была предложена еще одна классификация (Rusek 2007), в которой коллемболы были разделены на атмобионтов, которые обитают на поверхностных субстратах (растения, поверхность воды) и эдафобионтов, связанных с почвой. Эдафобионты разделены на эпигейных, гемизадафических и эуэдафических коллембол. Внутри второй подгруппы выделены верхне- и нижнегемизадафические коллемболы. С учетом материала исследования, ниже по тексту диссертации коллемболы классифицируются по жизненным формам упрощенно (соответственно ярусам обитания): *поверхностно-обитающие, подстилочные (верхнеподстилочные и нижнеподстилочные) и почвенные*. Данные жизненные формы соответствуют группам жизненных форм Стебаевой (1970), за исключением того, что верхнеподстилочные виды, рассматриваются нами в рамках подстилочной жизненной формы, а не в группе поверхнообитающих, то есть как в классификациях Гизина (Gisin 1943) и Русека (Rusek 2007).

В пределах класса Collembola выделяют четыре отряда – Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona и Neelipleona. Численность коллембол может достигать до сотен тысяч экз/м². Обычные численности для еловых и смешанных лесов Подмосковья 50-60 тыс. экз/м². Наиболее распространенные семейства в этой зоне – Isotomidae (в среднем - около 25 тыс. экз/м²), Onychiuridae, Hypogastruridae (4 тыс. экз/м²), Entomobryidae и Neanuridae (2,5 тыс. экз/м², табл. 1.3, Кузнецова 2002; 2005).

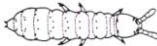
Пищевые связи коллембол и методы их исследования

Классические методы

Обильные данные по видовому составу и численности разных видов коллембол в почвенных сообществах (Гиляров и Чернова 1984; Babenko 2000; Кузнецова 2005)

контрастируют с малой изученностью их трофических связей. Это обусловлено спецификой почвенных микроартропод, как объекта исследования (малый размер и скрытый образ жизни), что очень сильно осложняет процесс прямого наблюдения в природе за этими животными.

Таблица 1.2. Морфологические особенности, типичные таксономические группы и жизненные формы коллембол разных ярусов обитания (Gisin 1943; Стебаева 1970; Rusek 2007, иллюстрации по Потапов и Кузнецова 2011).

Ярус обитания	Морфологические особенности	Представители и габитусы	Жизненная форма по разным классификациям
Поверхность надземных частей растений и почвы	Хорошо выражена пигментация, длинные конечности, прыгательная вилка длинная, обычно присутствует полный набор глазков	Tomoceridae*, Entomobryidae, Symphypleona  	<u>Gisin 1943:</u> atmobiotic, xerophilous hemiedaphon, hydrophilous hemiedaphon <u>Стебаева 1970:</u> кортицикольные, атмобионтные <u>Rusek 2007:</u> macrophytobionts, microphytobionts, epigeonts
Толща подстилки	Пигментация выражена слабо или диффузная, прыгательная вилка укорочена, число глазков обычно уменьшено	Isotomidae, Hypogastruridae, Neanuridae  	<u>Gisin 1943:</u> mesophilous hemiedaphon <u>Стебаева 1970:</u> верхнеподстилочные, нижнеподстилочные и подстильно-почвенные <u>Rusek 2007:</u> xylobionts, hemiedaphobionts
Нижняя часть подстилки, гумусовый горизонт почвы	Пигментация часто отсутствует (прозрачные и белые формы), конечности короткие, прыгательная вилка редуцирована, глаза отсутствуют	Isotomidae, Onychiuridae  	<u>Gisin 1943:</u> euedaphon <u>Стебаева 1970:</u> верхнепочвенные, глубокопочвенные <u>Rusek 2007:</u> euedaphobionts

* Из-за очень крупных размеров и высокой подвижности Tomoceridae рассматриваются нами как поверхностно-обитающие коллемболы, несмотря на неполный набор глазков.

Таблица 1.3. Основные доминирующие виды почвообитающих коллембол в лесных биоценозах южной тайги (по Кузнецовой 2002; 2005).

Отряд	Семейство	Вид
Poduromorpha	Hypogastruridae	<i>Xenylla brevicauda</i>
	Onychiuridae	<i>Mesaphorura macrochaeta</i>
	Onychiuridae	<i>Micraphorura absoloni</i>
	Neanuridae	<i>Friesea mirabilis</i>
	Odontellidae	<i>Xenyllodes armatus</i>
Entomobryomorpha	Isotomidae	<i>Isotomiella minor</i>
	Isotomidae	<i>Parisotoma notabilis</i>
	Isotomidae	<i>Folsomia quadrioculata</i>
	Isotomidae	<i>Anurophorus septentrionalis</i>
	Entomobryidae	<i>Lepidocyrtus lignorum</i>

Принято считать, что большинство коллембол в природных сообществах потребляют грибы, а также другие микроорганизмы, или перерабатывают растительные остатки. В свою очередь, коллемболы служат пищевым ресурсом для широкого спектра хищников (Rusek 1998; Halaj and Wise 2002, рис 1.3). Микроскопирование содержимого кишечника коллембол демонстрирует, что в природных сообществах коллемболы поглощают широкий спектр пищевых субстратов: мицелий и споры грибов, бактерии, мхи, пыльца, водоросли и разлагающиеся части растений (Vegter 1983; Sadaka-Laulan et al. 1998; Hodkinson et al. 1994; Sawahata et al. 2001).

Некоторые коллемболы, отловленные в природе, по-видимому питаются жидкими субстратами, и не имеют видимого материала в кишечнике. Это особенно характерно для видов, у которых отсутствует молярная пластинка (Poole 1959). Содержимое кишечника отличается для разных видов коллембол и может варьировать в течение сезона (Anderson and Healey 1972). Коллемболы могут также поглощать пищу животного происхождения. У некоторых видов коллембол из природных сообществ были найдены в пищеварительном тракте останки других членистоногих (Gisin 1960). В лабораторных условиях было показано, что многие виды коллембол способны к активному хищничеству на нематодах и энхитреидах (Чернова et al. 2007).

В лабораторных экспериментах коллемболы показывают избирательность в выборе пищи, часто предпочитая питаться темноокрашенными грибами, которые доминируют на свежем опаде (Klironomos et al. 1992; Maraun et al. 2003). Более того, коллемболы могут

предпочитать животную пищу грибам (Lee and Widden 1996; Chamberlain et al. 2006). Таким образом, способность к полифагии позволяет коллемболам поглощать наиболее питательный из доступных пищевых объектов. Ряд исследователей предполагают, что такая пищевая тактика характерна для многих почвенных сапрофагов в естественных сообществах (Maraun et al. 2003). Так, Agrell (1940) обнаружил, что коллемболы одного вида, собранные в разных биотопах, могут отличаться по материалу в кишечнике, а Davidson and Broady (1996) показали этот феномен для видов из разных микрообитаний одного биотопа.

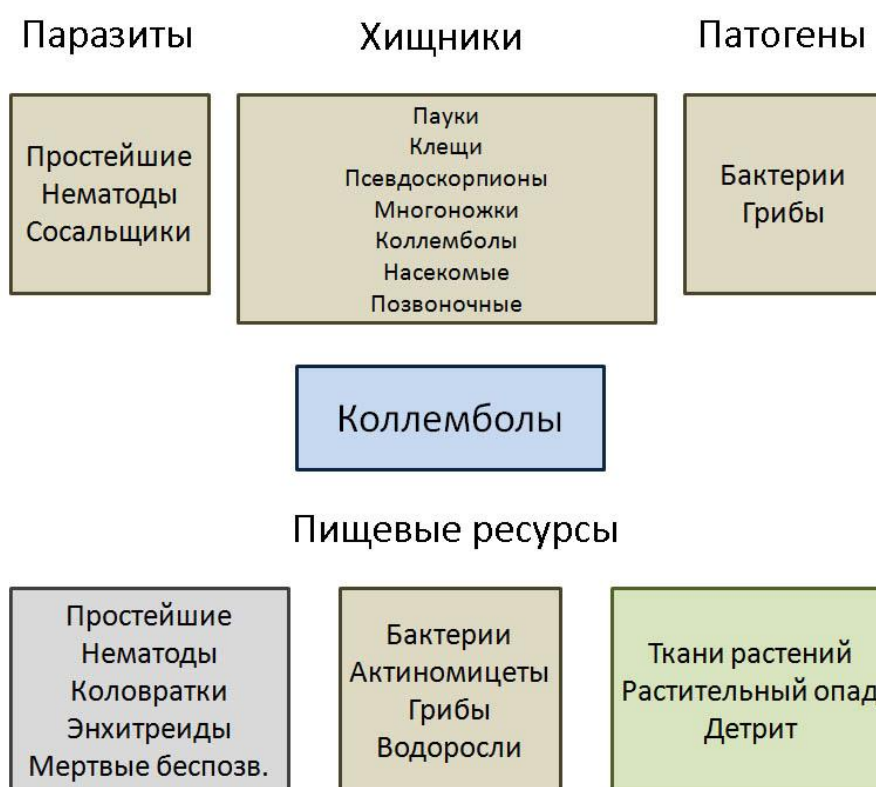


Рисунок 1.3. Пищевые ресурсы, хищники, паразиты и патогены коллембол (по Rusek 1998).

Тем не менее, коллемболы являются морфологически очень разнообразной группой и проявляют преферендумы к разным условиям среды, в первую очередь к влажности (Кузнецова 2005). Так как в разных почвенных микрообитаниях (микрзоны в пределах биотопа и почвенного профиля с различными условиями увлажнения, плотности почвы, обилием органического вещества и другими факторами) доступны разные пищевые объекты, среди коллембол выделяются трофические группы (гильдии). Такое пространственное и трофическое разделение позволяет сосуществовать вместе десяткам видов коллембол в сообществе. Для исследования трофической дифференциации

коллембол было применено несколько подходов. Маснамара (1924) и вслед за ним Wolter (1963) разделили коллембол на основе морфологии ротового аппарата на сосущих, которые питаются бактериями, дрожжами и растворами водных пленок, и грызущих, которые потребляют твердые субстраты, такие как грибной мицелий, подстилку и водоросли. Сравнение морфологии ротового аппарата с микроскопированием содержимого кишечника выявило, что виды с хорошо развитыми мандибулами и лябрумом поглощают более крупные частицы субстрата, чем виды с менее развитыми ротовыми частями (Chen et al. 1996).

Сравнение активности трегалазы, целлюлазы и хитиназы в пищеварительном тракте микроартропод позволяет выделить 7 потенциальных трофических гильдий (Siepel and de Ruiter-Dukman 1993). Наличие трегалазы свидетельствует о способности переваривания содержимого клеток грибов, лишайников, и некоторых бактерий (например, актиномицетов), но не их клеточных стенок. Наличие целлюлазы свидетельствует о способности переваривания растительных клеточных стенок, то есть о потенциальной фитофагии. Хитиназа разлагает клеточные стенки грибов и покровы членистоногих. Для коллембол было обнаружено наличие, по крайней мере, 4 из 7 гильдий (Berg et al. 2004): большинство коллембол показало активность всех трех ферментов, что свидетельствует о возможности активного поглощения и переваривания клеток микроорганизмов и растительного материала. Для нескольких видов коллембол (*Lepidocyrtus cyaneus*, *Protaphorura boedvarssoni*, *Parisotoma notabilis*) было показано сочетание активности хитиназы и трегалазы при отсутствии целлюлазной активности, что предполагает преимущественную микофагию. У единственного исследованного вида с колюще-сосущим ротовым аппаратом (*Neanura muscorum*) отсутствовала хитиназная активность. Авторы работы предполагают, что этот вид может питаться внутренним содержимым грибных гифов, всасывая его. Относительная активность хитиназы и трегалазы сильно отличалась для некоторых видов коллембол. Виды с высокой активностью трегалазы, вероятно, питаются метаболически активным мицелием с высоким содержанием трехалозы («ищущие микофаги» - *Lepidocyrtus lignorum*, *Folsomia quadrioculata*), тогда как виды с высоким содержанием хитиназы могут питаться отмирающими гифами грибов («пасущиеся микофаги» - *Parisotoma notabilis*, *Allacma fusca*, *Seira domestica*). При этом энзиматическая активность не зависела от жизненной формы или размера коллембол (Berg et al. 2004).

В кишечнике «пионерных» видов микроартропод, доминирующих на начальных стадиях разложения опада (*Entomobrya corticalis*, *Lepidocyrtus cyaneus*), превалирует

содержание грибных спор и гиф. На более поздних стадиях разложения опада количество поглощенных спор резко падает. Кишечник видов, доминирующих на более поздних стадиях разложения опада (*Onychiurus* spp., *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*), содержал большое количество аморфного материала с гифами грибов (Hagvar and Kjondal 1981).

При разложении растительного опада численность и содержимое кишечника коллембол закономерно меняется - на более поздних стадиях разложения поверхностно-обитающие и верхнеподстилочные виды сменяются нижнеподстилочными. В кишечнике двух из четырех исследованных видов увеличилось содержание растительного материала, а два других вида, напротив, показали высокую консервативность в соотношении потребления грибной и растительной биомассы – почвенный вид *Onychiurus flavescens* потреблял в основном растительный материал (80% всего материала), а подстилочный вид *Lepidocyrtus lignorum* – грибной (50% всего материала, Hasegawa and Takeda 1995).

Несмотря на способность к полифагии, обитающие совместно виды коллембол потребляют разный пищевой материал. Трофическая специализация проявляется в природных сообществах что обусловлено, вероятно, конкуренцией между видами. Большинство исследователей отмечает трофическую специализацию коллембол семейства Neanuridae, что связано, в первую очередь, с отличием в морфологии ротового аппарата от коллембол других семейств. Исследования кишечника, однако, не дают конкретной информации об пищевых объектах этих коллембол, так как материал находится в мелкодисперсном виде. Поверхностно-обитающие и верхнеподстилочные коллемболы потребляют более грубый материал, в основном грибного происхождения. Нижнеподстилочные виды в большей степени потребляют сильноразложенный растительный материал (детрит). Кроме того, коллемболы могут отличаться стратегией поиска пищи – некоторые виды ищут наиболее питательные пищевые объекты, а другие - довольствуются легкодоступным, но малопитательным субстратом.

Данных по исследованиям трофических связей коллембол недостаточно, чтобы получить целостную картину положения разных видов этих животных в пищевых сетях почвы. В первую очередь, это связано с крайней трудоемкостью и другими недостатками традиционно используемых методов. Так, эксперименты по выбору пищи и ферментативная активность пищеварительного тракта говорят о потенциальной возможности переваривания или пищевых предпочтениях, но неизвестно, в какой степени это соотносится с реальной трофической нишей животного в природе. Прямое микроскопирование кишечника очень трудоемко, требовательно к повторностям,

материал часто не интерпретируем и показывает информацию по питанию животного за короткий срок. Кроме того, наличие определенного субстрата в кишечнике не обязательно говорит о его ассимиляции животным, а быстро разлагающиеся пищевые объекты, например нематоды, не идентифицируемы при микроскопии (Lee and Widden 1996).

Инструментальные методы

Последние два десятилетия в почвенной экологии началось активное использование инструментальных методов, таких как анализ ДНК (РНК), жирных кислот (ЖК) и изотопного состава (ИС). Эти методы позволили расширить спектр решаемых вопросов в почвенной экологии. Молекулярно-генетические методы, прежде всего, позволили на новом уровне взглянуть на таксономический состав микробного сообщества почв и соотношение разных групп микроорганизмов (Roesch et al. 2007). Молекулярный анализ содержимого кишечника почвенных животных может быть мощным инструментом для получения более подробной информации об поглощаемых ими объектах (Jørgensen et al. 2005).

Структурные ЖК (фосфолипидные ЖК) разных организмов отличаются на высоком таксономическом уровне, что позволяет достаточно точно определить соотношение грамположительных, грамотрицательных бактерий, актиномицетов, грибов и некоторых других микроорганизмов в почве (Zelles 1999). ЖК пищи часто ассимилируются потребителем без изменений и могут передаваться в трофических цепях, сохраняясь в виде запасующих ЖК (нейтральные ЖК, Ruess et al. 2002, 2004). ЖК базовых ресурсов могут быть обнаружены в животных высших трофических уровней (Pollierer et al. 2010), что позволяет определить первоначальное происхождение ЖК в теле животного.

Проанализировав спектр ЖК коллембол из трех лиственных лесов, Ruess et al. (2005) выделили группы коллембол микофагов, бактериофагов, растительноядных и хищников. Нижнеподстилочный вид *Onychiurus* sp. имел высокое содержание ЖК грибного происхождения, а *Pogonognathellus longicornis* и *Neanura muscorum* – растительного. В дальнейших исследованиях было обнаружено, что состав ЖК коллембол одного вида может меняться в зависимости от биотопа. Было показано, что коллемболы потребляют в большей степени грибной и растительный материал, относительно бактериального и животного. Потребление некоторой доли животной пищи (нематод) оказалось характерно для *Lepidocyrtus lignorum* и *Folsomia quadrioculata*, а также для некоторых видов поверхностно-обитающих коллембол в одном из биотопов. Доля ЖК растительного происхождения была выше в поверхностно-обитающих коллемболах, тогда

как доля грибных была выше в подстилочных и, особенно, почвенных коллемболах (Ruess et al. 2007).

Закономерности трансфера ЖК от пищи к потребителю меняются в зависимости от некоторых условий. Так, трансфер ЖК идет активно, если пища обильна. Если в пище мало липидов, то энергия запасается в ЖК, синтезирующихся *de novo*. Совмещение анализа спектра ЖК с анализом изотопного состава углерода в составе ЖК (компонентный изотопный анализ), позволяет отделить ЖК, синтезированные самим животным, от полученных им с пищей без трансформаций (Chamberlain et al. 2004; Ruess et al. 2005a). В условиях недостатка пищи, часть специфичных ЖК-биомаркеров все же сохраняется в тканях потребителя. Спектр ЖК животного отражает его пищу за последние несколько дней (максимум до 2 недель), из-за быстрого оборота углерода в организме (Ruess and Chamberlain 2010; Haubert et al. 2011).

Изотопный состав углерода и азота (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) животного сформирован не случайно. В результате природных процессов, разные компоненты экосистем отличаются по своему изотопному составу. В том числе, это позволяет проследить трофические связи животных непосредственно в природе (McCutchan et al. 2003; Тиунов 2007). Изотопный состав животного определяется изотопным составом его пищи за последнее время (время зависит от скорости метаболизма животного, для коллембол это 20-30 суток (Larsen et al. 2009; Potapov et al. 2013), и является интегральной характеристикой его трофической позиции.

Исследование изотопного состава азота разных видов коллембол в трех лесных биоценозах показал наличие значительной трофической дифференциации среди этих животных (Chahartaghi et al. 2005). Трофические позиции видов были сходны в разных биоценозах. Виды с наименьшим содержанием ^{15}N были объединены в трофическую группу *фикофагов*, что может быть связано с тем, что эти коллемболы потребляют значительную долю лишайников, водорослей и живых растительных тканей (субстраты, обедненные ^{15}N). В эту группу вошли поверхностные коллемболы отряда Symphypleona. Виды со средним содержанием ^{15}N были объединены в трофическую группу *первичных сапрофагов*, предположительно потребляющих свежий опад с сапротрофными микроорганизмами. К этой группе были отнесены поверхностно-обитающие и верхнеподстилочные коллемболы отряда Entomobryomorpha – *Pogonognathellus longicornis*, *P. flavescens*, *Orchesella flavescens*, *Entomobrya muscorum*, *Folsomia quadrioculata*. Виды с высоким содержанием ^{15}N были объединены в трофическую группу *вторичных сапрофагов*, в которой было выделено две подгруппы. Первая подгруппа

объединила коллембол семейств Onychiuridae, Isotomidae, Hypogastruridae и Entomobryidae, наиболее вероятно, потребляющих грибы. Ко второй подгруппе отнесли коллембол семейства Neanuridae, предположив, что для них характерно хищничество (рис 1.6).

Мета-анализ данных по изотопному составу углерода и азота коллембол из разных биотопов показал, что разные семейства и жизненные формы коллембол могут отличаться по пищевым объектам. Низкое содержание ^{13}C и ^{15}N характерно для коллембол отряда Symphyleona и поверхностно-обитающих жизненных форм. Предположительно, в рацион этих коллембол входят низшие растения, обитающие на поверхности почвы. Среднее содержание ^{13}C и ^{15}N характерно для подстилочных коллембол семейств Isotomidae, Tomoceridae, Entomobryidae и Hypogastruridae. Эти коллемболы могут питаться растительным материалом подстилки и микроорганизмами. Высокое содержание ^{15}N было характерно для верхнепочвенных коллембол семейства Onychiuridae. В рацион этих коллембол, вероятно, входят грибы и обогащенный ^{15}N растительный детрит. Коллемболы семейства Neanuridae значительно отличались по изотопному составу от других семейств. Авторы предположили, что они являются некрофагами или хищниками (Кузнецова и др. 2014, рис 1.7).

Таким образом, для определения трофических связей коллембол в природе за последнее время был использован целый ряд новых инструментальных методов, однако результаты разных исследований часто оказываются противоречивы. Тем не менее, очевидно, что в природных сообществах многие виды коллембол проявляют трофическую специализацию. У коллембол, наряду с поглощением микробного и мертвого растительного ОВ, может быть распространены хищничество и фикофагия. Коллемболы, обитающие на разной глубине, имеют разные пищевые объекты. Трофическая специализация обнаружена для разных семейств, особенно для коллембол семейства Neanuridae. Многие исследования демонстрируют, что степень трофической специализации варьирует для разных видов коллембол, однако оценки степени трофической специализации пока отсутствуют.

Трофическая специализация при способности к полифагии, похоже, является распространенным феноменом для коллембол в природных сообществах. Есть данные, что такая стратегия характерна и для других почвообитающих животных-сапрофагов и хищников (Гончаров 2014). В таком случае, принципиальные функциональные связи (основные потоки энергии через данное звено) животных в почвенных пищевых сетях могут быть более стабильны, чем это принято считать. Это позволяет разрабатывать и

использовать схемы функционирования почвенных пищевых сетей для регуляции природных почвенных систем.

Анализ изотопного состава углерода и азота

Принципы анализа

Основные биогенные элементы (углерод, азот, кислород, сера и водород), из которых состоят тела живых организмов, имеют более одного стабильного изотопа (для углерода ^{12}C и ^{13}C , для азота – ^{14}N и ^{15}N). В природе содержание более тяжелых изотопов составляет от десятых долей до 1% (С) от общей массы элемента (Моргун et al. 2008). Очень многие биогеохимические процессы сопровождаются изменением соотношения между изотопами, благодаря чему разные компоненты экосистем и разные экосистемы различаются по своему *изотопному составу* (Тиунов 2007). Процесс изменения изотопного состава при биологических взаимодействиях обусловлен дискриминацией в биохимических процессах против тяжелого либо легкого изотопа элемента. Не все механизмы данного явления вполне ясны. Существуют следующие основные причины «изотопного эффекта»:

(1) Кинетический изотопный эффект обусловлен тем, что в совокупности взаимодействующих молекул частицы меньшей массы обладают меньшей инерцией, молекулы содержащие легкий изотоп подвижнее, чем содержащие тяжелый. Иными словами, в таких процессах (протекающих, в том числе и в почве), как испарение, конденсация, диффузия, молекулы с легким изотопом опережают в своем движении "тяжелоизотопные" формы. Кроме того, химические связи, образуемые тяжелым изотопом, прочнее, чем аналогичные связи, образуемые легким изотопом.

(2) Термодинамический изотопный эффект вызывается различием в свободной энергии изотопных форм. Соединения, содержащие в своем составе тяжелый изотоп, обладают меньшим ее запасом, чем изотопно-легкая форма того же соединения. Этот эффект проявляется, в отличие от предыдущего случая, в равновесных процессах и связан с перераспределением изотопов между взаимодействующими фазами в соответствии с термодинамическими принципами (Галимов 1968, цит. по Моргун и др. 2007).

Изотопный состав углерода служит хорошей *изотопной меткой*, так как разные ресурсы в почве (растительные ткани, грибной мицелий и др.) обычно обладают различным изотопным составом. В то же время, изотопный состав углерода не сильно изменяется в большинстве процессов (важное исключение составляет фотосинтез и микробное разложение ОВ), в том числе в трофических цепях. Изотопный состав азота,

напротив, значительно изменяется в трофических взаимодействиях и трансформациях азотного цикла, что делает азот *интегральным показателем интенсивности* многих экологических процессов (Robinson 2001).

Фракционирование изотопов в естественных процессах, как правило, ведет к весьма незначительным по абсолютной величине изменениям соотношения тяжелого и легкого изотопов (обычно в пределах 0,001-0,0001 атомных %). Данные отличия сложно измерить инструментально, однако существующая техника позволяет с высокой точностью сравнить изотопный состав исследуемого материала со стандартом. В силу этого изотопный состав вещества принято выражать в относительных единицах (δ , дельта), отражающих отклонение изотопного состава исследуемого материала от международно-принятого стандарта. Таким стандартом для углерода служит "венский" эквивалент белемнита PeeDee формации, а для азота – азот атмосферного воздуха. Так как величины отклонения в атомных % малы, δ обычно выражается в промилле (‰) и рассчитывается по следующей формуле:

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

E - элемент, ⁿ - масса более тяжелого изотопа, *R* – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов в анализируемом материале и в стандарте (по Тиунов 2007).

Размах колебаний $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в естественных субстратах (от атмосферных газов до живых организмов и геологических пород) достигает примерно 100 и 50‰, соответственно (Dawson and Brooks 2001). Развитие технологии анализа постоянно увеличивает доступность данного метода. В настоящее время аналитическая точность рутинных измерений составляет около 0,1‰, что достаточно для исследования трофических цепей с обычной разницей измеряемых величин в 1-4‰. Для изотопного анализа используют высушенный материал: целый организм (мелкие животные), или отдельные ткани животных или растений. В зависимости от точности прибора и содержания анализируемого элемента в образце, требуется от десятков микрограммов до нескольких миллиграммов анализируемого вещества.

Использование изотопного состава вещества как изотопной метки, присущей некоторым компонентам экосистемы, позволяет проследить потоки элементов – так, «морской азот» отличается по изотопному составу от «речного», а изотопный состав углерода значительно различается между растениями C3 и C4 типа фотосинтеза. Это используется, в частности, в палеоботанических исследованиях (Моргун и др. 2008). Значительная разница изотопного состава может быть создана искусственно, с помощью введения в систему обогащенного или обедненного тяжелым изотопом компонента

(например, $^{13}\text{CO}_2$). За последние два десятилетия изотопные методы стали ключевым инструментом для анализа трофической структуры почвенных сообществ и трофических связей почвенных организмов (Neilson et al. 1998; Ponsard and Arditì 2000; Тиунов 2007; Pollierer et al. 2009). Изотопная подпись гетеротрофных организмов отражает изотопный состав их пищевых объектов, что дает возможность понять положение конкретного организма в трофических сетях без непосредственного наблюдения за ним, что представляется особенно важным для почвенных сообществ (Тиунов 2007). Доля определенного вида пищи (или иного ресурса) в рационе животного может быть вычислена с помощью так называемых "моделей смешивания". Для двух ресурсов:

$$\delta_T = \alpha \cdot \delta_A + (1 - \alpha) \cdot \delta_B$$

где δ_T это результирующая изотопная подпись (например, животного), δ_A и δ_B – изотопные подписи ресурсов А и В, α – доля ресурса А в питании. Таким образом,

$$\alpha = (\delta_T - \delta_B) / (\delta_A - \delta_B)$$

Однако эта простейшая модель базируется на ряде допущений (сходный химический состав и эффективность ассимиляции разных ресурсов, отсутствие фракционирования изотопов), которые редко выполняются в естественных условиях.

Трофическое фракционирование стабильных изотопов

Одним из главных феноменов, используемых в изотопной экологии, является *трофическое фракционирование*. В процессах выделения активнее мобилизуется легкий изотоп азота ^{14}N , что приводит к относительному повышению концентрации ^{15}N атомов в животном относительно его пищи. Это накопление идет до определенной степени, когда содержание ^{15}N атомов достигает критической концентрации, при которой процессы поглощения и выделения этих атомов уравниваются. Таким образом, при потреблении пищи увеличивается содержание тяжелого изотопа ^{15}N в организмах, занимающих более высокие звенья на определенную величину. Такое изменение изотопного состава в пищевой цепи называется трофическим фракционированием (Δ , большая дельта, Martinez del Rio et al. 2009).

$$\Delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{потребитель}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{пища}}$$

$$\Delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{потребитель}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{пища}}$$

Феномен трофического фракционирования позволяет, зная изотопный состав азота животного и базового ресурса, предположить трофический уровень конкретного организма в пределах пищевой цепи (McCutchan et al. 2003). Положительная корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ и позицией животного в пищевой цепи отчетливо проявляется в природных

экосистемах и подтверждается в большинстве лабораторных экспериментов. Среднее значение $\Delta^{15}\text{N}$ в трофических цепях составляет около 2,5-3‰ (McCutchan et al. 2003; Vanderklift and Ponsard 2003; Caut et al. 2009). Трофическое фракционирование изотопов углерода, как правило, составляет около 0,5-1‰, поэтому реже используется для определения трофического уровня (McCutchan et al. 2003). Биологические процессы не всегда приводят к накоплению тяжелых изотопов. Например, в процессе фотосинтеза происходит уменьшение содержания тяжелого изотопа углерода ^{13}C в тканях растений относительно атмосферного CO_2 на 10-20‰. Степень этого «обеднения» зависит от типа фотосинтеза. Основная особенность С4-типа фотосинтеза заключается в наличии «дополнительного» фермента PEPС (фосфоенолпируваткарбоксилаза), который находится в мезофилле и циклически осуществляет концентрацию CO_2 в клетках обкладки, где проходит цикл Кальвина с участием фермента RUBISCO (рибулозобисфосфаткарбоксилаза). У растений С3-типа первый дополнительный круг отсутствует. Результатом этого является более полное использование поступивших через устьица молекул CO_2 растениями с С4-типом фотосинтеза (Sage 2004). С этим связано и относительное обогащение их тяжелым изотопом ^{13}C . Биомасса наземных растений С4-типа имеет $\delta^{13}\text{C}$ в среднем на 13‰ выше, чем растений с С3 типом фотосинтеза.

Величина трофического фракционирования С и N в пищевых цепях может изменяться в зависимости от целого ряда факторов. Так, для беспозвоночных величины трофического фракционирования немного меньше, чем для позвоночных животных. Сапрофаги значительно слабее фракционируют изотопы азота, чем хищники, травоядные и всеядные животные ($\Delta^{15}\text{N} = 0,5\text{‰}$ для сапрофагов и 2,8‰ для остальных групп, Vanderklift and Ponsard 2003). Было обнаружено, что $\Delta^{15}\text{N}$ различается у животных с разным типом азотной экскреции и между разными систематическими группами. Разные части тела и ткани организмов могут также отличаться по изотопному составу. Это относится в первую очередь к крупным таксонам – млекопитающим и птицам, но показано и на членистоногих, что делает необходимым нормирование значений изотопного состава для крупных животных при использовании частей тела для анализа (Caut et al. 2009).

Базой применения изотопного анализа для исследования реальных природных сообществ являются лабораторные модельные эксперименты по оценке величин трофического фракционирования в парах пищевой субстрат – потребитель. Результаты таких экспериментов показывают, что значения $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ могут варьировать для разных видов животных и их пищевых объектов. Briones et al. (1999) получили $\Delta^{13}\text{C}$ около 1,5–

1,7‰ при потреблении дрожжей коллемболами. Более низкие и даже отрицательные значения $\Delta^{13}\text{C}$ были получены в ряде лабораторных экспериментов при потреблении коллемболами дрожжей, бактерий, грибов или водорослей (Oelbermann and Scheu 2002; Scheu and Folger 2004; Ruess et al. 2005b; Haubert et al. 2006). Значения $\Delta^{15}\text{N}$ в парах пищевой субстрат - коллемболы колебались в пределах от -2,0 до 8,0‰ при питании разными видами микроорганизмов (Oelbermann and Scheu 2002; Scheu and Folger 2004; Haubert et al. 2006).

Круг видов коллембол, используемых в лабораторных экспериментах весьма ограничен (*Folsomia candida*, *Sinella tenebricosa*, *Xenylla grisea*, *Vertagopus pseudocenereus*, *Protaphorura armata*, *Heteromurus nitidus*, и *Proisotoma minuta*) и отличается от набора видов, доминирующих в природных лесных биоценозах. Это связано со сложностью поддержания культур видов, распространенных в устойчивых лесных сообществах в лабораторных условиях. В обзорной работе по трофическому фракционированию изотопов азота коллемболами, было рассчитано среднее значение для лабораторных экспериментов $\Delta^{15}\text{N}=3,9\text{‰}$ (по данным 70 сочетаний). Этот показатель колебался от -2,0 до 12,6‰, однако имел более устойчивые значения в пределах семейств (Semenina and Tiunov 2011).

На величину трофического фракционирования может влиять и ряд других факторов. В лабораторных экспериментах величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ могут изменяться в зависимости от типа пищи и условий питания. Значения $\Delta^{15}\text{N}$ колебались от 1 до 8‰ при питании коллембол на разных видах грибов (Scheu and Folger 2004) и от -0,5 до 6‰ при питании на разных бактериях (Haubert et al. 2006). Во время голодания, жировые запасы потребителя уменьшаются, что приводит к увеличению содержания ^{13}C в его теле, так как липиды имеют низкое значение $\delta^{13}\text{C}$ (Post et al. 2007). Это приводит к увеличению показателя $\Delta^{13}\text{C}$. Кроме того, величина трофического фракционирования отличалась для молодых и взрослых особей *Heteromurus nitidus*. Значения $\Delta^{13}\text{C}$ были выше для молодых особей, а $\Delta^{15}\text{N}$ для взрослых (Scheu and Folger 2004).

В естественных сообществах изотопный состав организма определяется комплексом факторов и одним из них является величина трофического фракционирования. Проведение модельных экспериментов по оценке величин $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ в условиях, максимально приближенных к естественным, является необходимым этапом реконструкции пищевых связей животных в природе.

Реконструкция трофической структуры почвенных пищевых сетей с помощью изотопного анализа

Изотопный состав тканей организма является интегрированной во времени характеристикой его пищевых связей, что позволяет исследовать функциональные связи почвенных животных (McCutchan et al. 2003; Тиунов 2007). Общий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ в организмах в пределах одного почвенного сообщества составляет, как правило, менее 10‰ (Pollierer et al. 2009; Hyodo et al. 2010b). Нижняя граница значений $\delta^{13}\text{C}$ в почвенных животных ограничена изотопным составом листового опада и подстилки. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ листового опада и подстилки незначительно отличаются (в пределах нескольких промилле) в разных экосистемах умеренного климата, что позволяет использовать изотопный состав этих субстратов как изотопный «базовый уровень» для компенсации различий между биотопами. Впрочем, в ряде случаев, оказывается удобным принять за базовый уровень изотопную подпись долгоживущих животных первого трофического уровня (например моллюсков или дождевых червей), что позволяет интегрировать временные и пространственные колебания изотопной подписи первичных ресурсов (Тиунов, 2007). Для сравнения трофической позиции организмов из разных сообществ, их изотопный состав обычно нормируют на выбранный базовый изотопный уровень (Korobushkin et al. 2014).

Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ в лесной подстилке умеренного климата составляет около - 27‰. Попадающий в почвенную систему растительный углерод осваивается бактериями, грибами и животными в трофических сетях. В природных системах большинство почвенных животных значительно обогащены ^{13}C относительно опада. Отличие изотопного состава на +2 - +5‰ от подстилки характерно для животных-сапрофагов, что сильно превышает принятые в пищевых цепях величины $\Delta^{13}\text{C}$. Этот феномен устойчив в разных экосистемах, однако его причины остаются до конца не изученными (Ponsard and Arditi 2000; Pollierer et al. 2009; Hyodo et al. 2010a).

Значительное (на 4-5‰) обогащение ^{13}C относительно подстилки известно и для сапротрофных грибов. При этом значения $\delta^{15}\text{N}$ в плодовых телах сапротрофных грибов близки к значениям этого показателя в подстилке. В то же время, плодовые тела эктомикоризных грибов, характерных для лесных биоценозов, обогащены относительно подстилки ^{13}C на 1-2‰, и ^{15}N на 4-6‰ (Kohzu et al. 1999; Hobbie et al. 2012). Значительное обогащение микоризных грибов связано с дискриминацией против ^{15}N при транслокации азота от гриба к растению-хозяину, что приводит, в том числе, к низкому содержанию ^{15}N атомов в этом растении (Evans 2001).

Общий диапазон изотопного состава в организмах в пределах одного почвенного сообщества составляет 10-15‰ для $\delta^{15}\text{N}$ (Scheu and Falca 2000; Pollierer et al. 2009; Korobushkin et al. 2014). Азот почвы обогащен ^{15}N относительно атмосферного азота примерно на 6‰, что связано с остаточным «утяжелением» после улетучивания легких изотопов в составе NH_3 , N_2O и вымыванием ионов NO_x^- . Большинство реакций азотного цикла (нитрификация, денитрификация, аммонификация) сопровождается некоторой дискриминацией против тяжелого изотопа азота ^{15}N (Högberg 1997). С этим связано увеличение содержания тяжелого изотопа азота ^{15}N вниз по почвенному профилю, так как соединения, располагающиеся в более глубоких слоях, прошли больше трансформаций (Макаров 2009). Накопление ^{15}N также связано с потреблением корнями растений легкого изотопа, в результате чего растительный опад на поверхности почвы обеднен ^{15}N , а органическое вещество почвы - обогащено. Величина вертикального градиента $\delta^{15}\text{N}$ коррелирует с потенциальной активностью нитрификации и аммонификации, что указывает на возможность использования профиля $\delta^{15}\text{N}$ для интегральной оценки интенсивности процессов минерализации азота (Vervaeke et al. 2002). Изменение $\delta^{15}\text{N}$ в почвенном профиле отражается на изотопном составе почвенных сапрофагов – так, коллемболы, обитающие в нижних слоях подстилки, имеют более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (Hishi et al. 2007).

Диапазон изотопного состава организмов в пределах детритной сети лесного биоценоза около 10-15‰ для $\delta^{15}\text{N}$ позволяет предположить наличие 4-6 трофических уровней в сообществе, учитывая средний шаг трофического обогащения в 2,7‰. По результатам изотопного анализа азота, Scheu and Falca (2000) выделили 3 и 5 трофических уровней в двух буковых лесах. Более полную картину функциональных взаимодействий можно получить, используя совокупный анализ стабильных изотопов углерода и азота. В исследовании трофической структуры тропического леса было показано, что средние значения $\delta^{15}\text{N}$ не отличаются достоверно для сапрофагов, растительноядных и всеядных беспозвоночных, в то время как беспозвоночные хищники имеют в среднем на 3‰ выше значения $\delta^{15}\text{N}$ относительно первых трех групп. В то же время, $\delta^{13}\text{C}$ было сходным для сапрофагов, хищных и всеядных беспозвоночных, тогда как растительноядные беспозвоночные имели в среднем на 2,5‰ более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ (Hyodo et al. 2010). В комплексном исследовании изотопного состава почвенного сообщества лиственного леса умеренного климата было выделено четыре изотопных компартмента почвенных животных (Pollierer et al. 2009, рис 1.4). По мнению авторов исследования, трофическая цепь, базирующаяся непосредственно на углероде опада, может являться «трофическим

тупиком», так как организмы, потребляющие его, имеют либо относительно крупные размеры (дождевые черви, моллюски), либо сильно склеротизированные покровы (панцирные клещи, диплоподы, мокрицы), и в целом мало доступны для хищников.

Потенциальные пищевые субстраты коллембол и других животных-сапрофагов в природе различаются по изотопному составу углерода и азота. Так, мхи, водоросли и лишайники обеднены тяжелыми изотопами азота (на 2-9‰ относительно подстилки, Chahartaghi et al., 2005; Maraun et al., 2011). Нижние слои подстилки и почва, напротив, обогащены ^{15}N на 2-3‰ относительно опада (Lindahl et al. 2007). В то же время, существует устойчивая разница значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между эктомикоризными и сапротрофными грибами (принципиальная схема показана на рис. 1.5). Достаточно широкий диапазон изотопного состава потенциальных ресурсов коллембол позволяет дифференцировать трофические группы этих животных в естественных сообществах.

Исследование изотопного состава азота 20 видов коллембол и образцов их потенциальной пищи из 3 лиственных лесов дало возможность выделить 3 предполагаемые трофические гильдии коллембол (рис. 1.6, Chahartaghi et al. 2005). Общий разброс $\delta^{15}\text{N}$ составил от -7 до 2‰, причем большинство видов коллембол были всего на 1-1,5‰ выше $\delta^{15}\text{N}$ подстилки. Многие таксономически близкие виды могли отличаться по изотопному составу, что свидетельствует о разнице занимаемых ими трофических позиций. В то же время, большинство особей одного вида из разных биотопов, имело сходные величины $\delta^{15}\text{N}$, что свидетельствует о консервативности их роли в разных сообществах.

Анализ изотопного состава коллембол, относящихся к различным жизненным формам и, соответственно, участвующих на разных стадиях в сукцессии разложения растительных остатков, показал значительную разницу $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (в пределах 4,3 и 7‰, соответственно) между животными, которые населяют свежий и сильно разложившийся опад. Для обоих элементов показано увеличение доли более тяжелого изотопа при питании растительными остатками, находящимися на продвинутой стадии деструкции, или, соответственно, при более глубоком обитании в почве. Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ некоторых видов оказался достаточно широк, что может отражать пищевое поведение. Так, *Tetracanthella sylvatica* сезонно меняет свое местообитание, находясь в более глубоких слоях летом и подходя к поверхности исключительно зимой (Hishi et al., 2007).

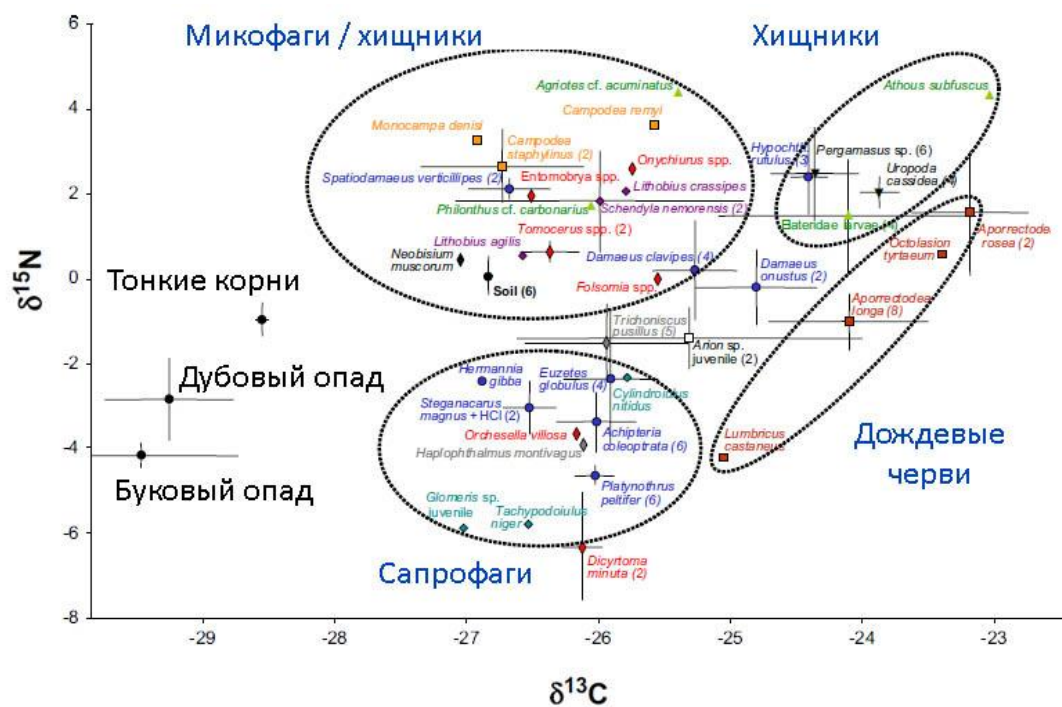


Рисунок 1.4. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) компонентов почвенного сообщества лиственного леса. Кругами очерчены трофические компартменты (по Pollierer et al. 2009).

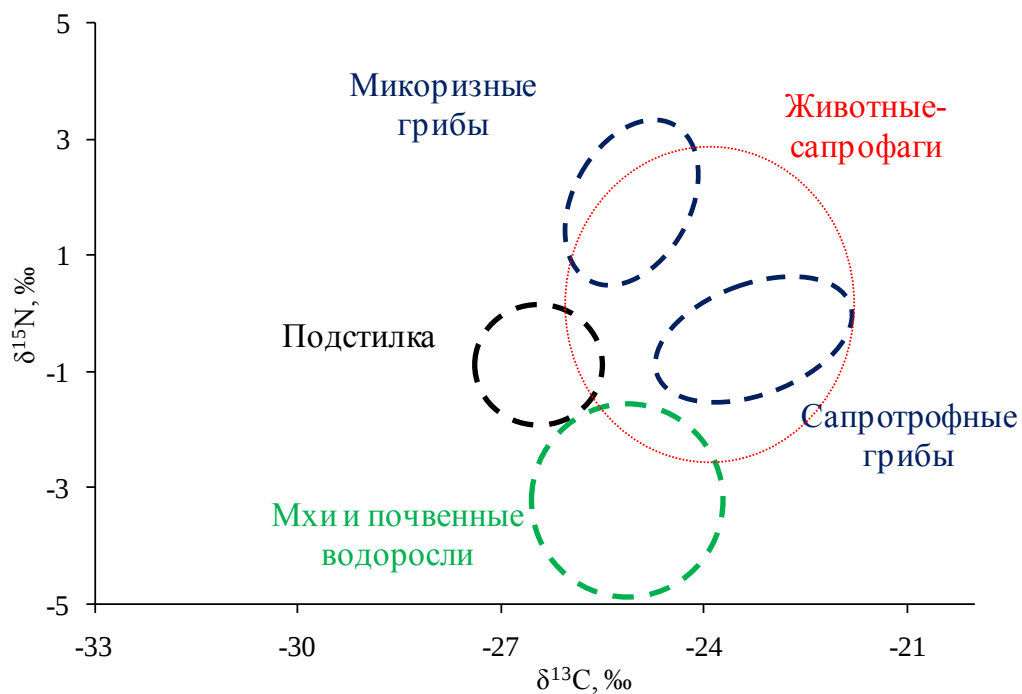


Рисунок 1.5. Принципиальная «изотопная карта» углерода и азота почвенных сапрофагов и их потенциальных пищевых субстратов.

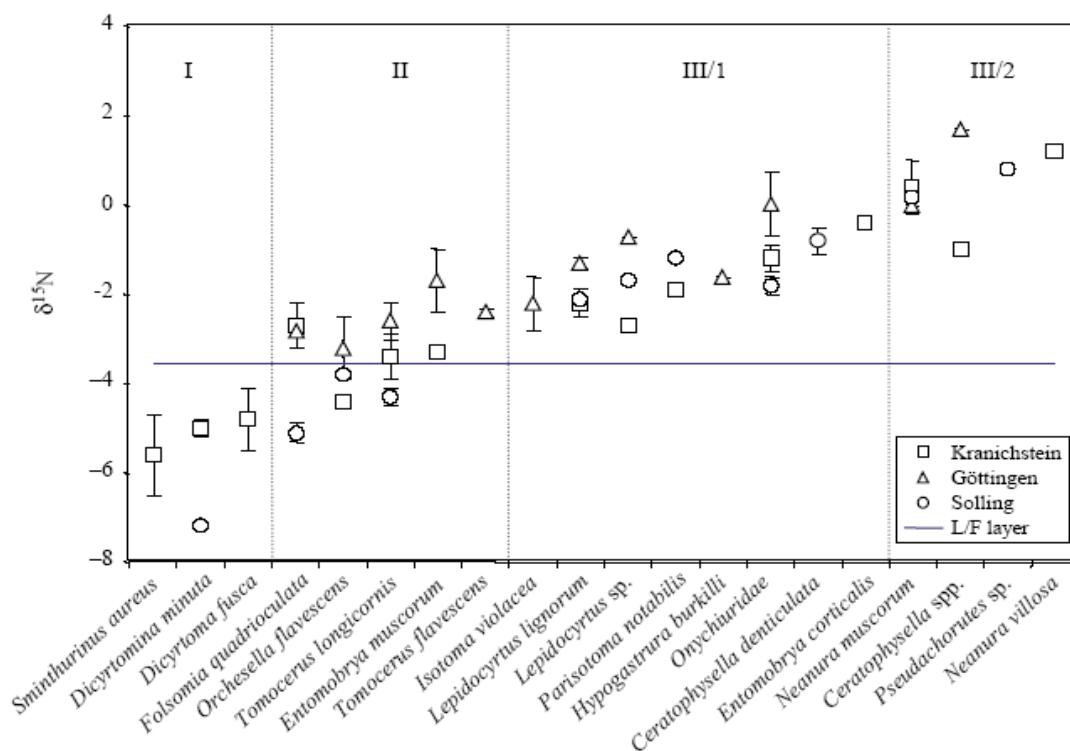


Рисунок 1.6. Изотопный состав ($\delta^{15}\text{N}$) разных видов коллембол, собранных в трех буковых лесах (квадратные, треугольные и круглые символы). I – фикофаги, II – первичные сапрофаги, III – вторичные сапрофаги (1 – микофаги, 2 – хищники). Горизонтальная линия показывает изотопный состав F слоя подстилки (Chahartaghi et al. 2005).

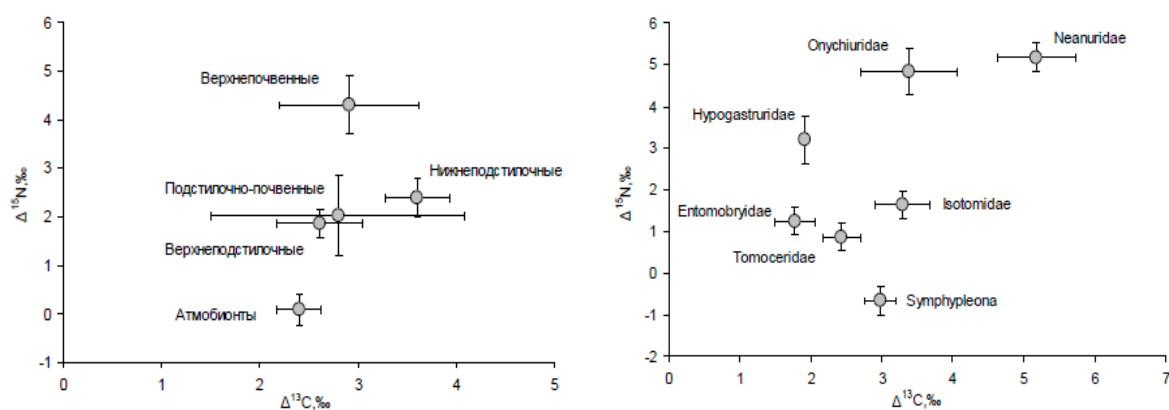


Рисунок 1.7. Изотопный состав углерода и азота разных жизненных форм (левый график) и семейств (правый график) коллембол. Объединенные данные полевых исследований, нормированные относительно опада. Показаны средние значения $\pm$ ошибка средней ($n = 5-37$, Кузнецова и др. 2014).

В обзорной работе, при анализе полевых исследований, была отмечена достоверная разница значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между разными семействами и жизненными формами коллембол (рис. 1.7). Оценка влияния жизненной формы и семейства, как факторов в дисперсионном анализе, показало достоверное их влияние на $\Delta^{15}\text{N}$, но не на $\Delta^{13}\text{C}$. Таким образом, на уровне семейств и жизненных форм, коллемболы питаются субстратами, сходными по $\delta^{13}\text{C}$, однако отличающимися по $\delta^{15}\text{N}$. Дополнительно, диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ мог расширить хищный образ жизни отдельных групп (Кузнецова et al. 2014).

Анализ изотопного состава углерода и азота это мощный инструмент для определения функциональных связей почвенных животных в природных пищевых сетях. Сравнение изотопного состава разных видов почвенных сапрофагов дает оценку трофической специализации внутри этой группы в природных сообществах и позволяет оценить степень полифагии отдельных видов. Анализ величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол и их потенциальных ресурсов - эффективный подход для выделения естественных трофических группировок этих животных. Феномен трофического фракционирования позволяет оценить трофический уровень животного. Применение изотопной метки позволяет проследить энергетические потоки, базирующиеся на разных первичных ресурсах, внутри почвенной пищевой сети. Таким образом, применение анализа изотопного состава углерода и азота позволит решить поставленные в данном исследовании задачи.

Наше особое внимание в ходе работы было направлено на исследование ассимиляции коллемболами разных пулов органического вещества почвы. Сопоставление известных данных по пищевым объектам коллембол с освоением этими животными разных энергетических потоков в почве, ассоциированных с соответствующими функциональными группами микроорганизмов, позволило нам не просто определить, чем питаются разные виды коллембол, но оценить функциональную роль этих животных в почвенных экосистемах. Наше исследование рассматривает временные и пространственные изменения трофических связей коллембол как группы и отдельных видов. Подробное изучение разных видов этих животных выявляет не только разные пищевые объекты, но разные способы их освоения, разную степень трофической специализации и разную устойчивость трофической позиции видов в разных сообществах.

ГЛАВА 2. Основные методы исследования

Полевые методы сбора материала

Методика полевого сбора микроартропод в основном следовала рекомендациям Кузнецовой и Потапова (2011). Для отлова коллембол были использованы следующие методы:

Пробы для количественного учета. Пробы подстилки и верхней части гумусового горизонта почвы (5 см общая глубина) отбирались почвенным буром, диаметром 5 см. Субстрат упаковывали в полиэтиленовые пакеты, этикетировали и в этот же день устанавливали на воронки Тулльгрена (Tullgren 1917).

Смешанные пробы. Для изотопного анализа животных отбирались пробы из подстилки и верхней части гумусового горизонта (2-3 см), в 3 наиболее типичных для биотопа местах на пробной площадке 10 x10 метров. Общий объем пробы составлял 1500-3000 см³, такая проба представляла собой одну повторность. Субстрат упаковывали в полиэтиленовые пакеты, этикетировали и в течение 2 суток устанавливали на воронки Тулльгрена.

Экстаустерные сборы. Непосредственный отлов крупных коллембол был произведен экстаустером. Для этого смешанные пробы просеивали через почвенные сита, диаметром 1, 0,5 и 0,25 см. На каждом этапе производился отлов животных. Выловленные животные были зафиксированы в 70% спирте в пробирках Эппендорфа и этикетированы.

На воронках Тулльгрена субстрат выдерживали до сухого состояния. Высушивание субстрата занимало от 6 часов до 10 дней (в зависимости от влажности воздуха, температуры и объема пробы). Животные были экстрагированы в пробирки с 70% этиловым спиртом или водой. В случае экстракции в воду, пробирки меняли каждые 24 часа, извлекая коллембол и умерщвляя их в морозильной камере. Так как было показано, что хранение в спирте может немного изменить изотопный состав животных, в исследованиях, где использовался одновременно материал, зафиксированный в спирте и воде, первый был скорректирован соответствующим образом (Семенова 2010):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{спирт}} - 1,1\text{‰}$$

Экстрагированные животные были разобраны по таксономическим группам (семейство, род или вид) под биноклем при 16-64х кратном увеличении. Коллемболы были идентифицированы по соответствующим определителям (Fjellberg 1998, 2007). Определение клещей было проведено О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН им. Северцова).

Идентифицированные животные были рассортированы по пробиркам Эппендорфа и этикетированы.

Пробы листового опада, подстилки, почвы и других субстратов отбирали в 3-8 кратной повторности и упаковывали в полиэтиленовые пакеты для перевозки.

Идентифицированные животные и пробы субстратов в течение 1-2 суток были помещены в сушильный шкаф, где находились при 50°C в течение 2 суток. Сухой материал сохранялся до изотопного анализа.

Описания *лабораторных и полевых экспериментов* представлены в методических разделах соответствующих глав.

Площадки полевых исследований

Полевые исследования проводились в лесных биотопах средней полосы европейской части России. В Московской области было изучено 7 биотопов (два ельника-кисличника, ельник волосистоосоковый, ельник разнотравный, ельник мертвопокровный, сосняк-черничник и черноольшаник разнотравный), в Тверской области было изучено 4 биотопа, из которых 1 биотоп с травянистой растительностью (брошенная пашня, березняк разнотравный, смешанный лес, ельник-кисличник, приложения, табл. 1п).

Изотопный анализ

Материал для изотопного анализа углерода и азота взвешивали (весы Mettler Toledo MX5, точностью до 1 мкг) и заворачивали в оловянные капсулы. Одну пробу для изотопного анализа составляли от 1 до 43 особей одного вида. Как правило, масса одной пробы животных составляла от 50 до 500 мкг. Навеска животных из опыта с меченым $^{13}\text{CO}_2$ (см. глава 5) составляла 5-400 мкг. Масса навески субстратов растительного происхождения и почвы составляла 1500-2500 мкг. Листья и опад растений были измельчены до состояния тонкого порошка, чтобы гомогенизировать их изотопный состав.

Определение изотопного состава проводили на изотопном масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus и элементном анализаторе (Thermo 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. Для азота стандартом служит N_2

атмосферного воздуха, для углерода – «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB).

Образцы были проанализированы относительно референтных газов (N_2 и CO_2), откалиброванных относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40, USGS 41 и целлюлоза IAEA-CH3). В качестве рабочего лабораторного стандарта использовали ацетанилид или глицин. Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 10-й пробы. Кроме того, в каждую серию образцов (около 100 измерений) включали 3–4 пробы стандартных материалов МАГАТЭ (USGS 40 и/или CH3). Стандартное отклонение лабораторного стандарта ($n = 6-8$) было в пределах $\pm 0,2\text{‰}$ для $\delta^{15}N$ и $< 0,15\text{‰}$ для $\delta^{13}C$. Вместе с определением изотопного состава, во всех пробах было определено общее содержание углерода и азота (%N, %C) и отношение C/N (масса/масса).

Статистическая обработка данных

Статистическая обработка данных проведена в Microsoft Office Excel 2007 и Statsoft Statistica 6.0. Численные результаты в тексте представлены в виде средних значений $\pm$ стандартная ошибка среднего. Для сравнения средних значений использован Turkey unequal n HSD test, за уровень статистически значимого отличия принято значение критерия $\alpha = 5\%$.

Трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) был использован для оценки влияния вида коллембол, вида опада и его состояния на величины трофического фракционирования $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$, биомассу и отношение C/N в телах коллембол в лабораторном эксперименте (глава 3). Однофакторный дисперсионный анализ был использован для оценки влияния биотопа на величины $\delta^{13}C_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}N_{\text{отн}}$ в телах коллембол (глава 4).

При сравнении данных по изотопному составу из разных биотопов, мы нормировали величины $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ животных на соответствующие величины опада. Например, $\delta^{13}C_{\text{отн}} = \delta^{13}C_{\text{животное}} - \delta^{13}C_{\text{опад}}$.

ГЛАВА 3. Оценка величины трофического фракционирования в модельной пищевой цепи опад – сапротрофные грибы - коллемболы

Введение

Трофическое фракционирование, или разница изотопного состава между потребителем и его пищей, 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; Caut et al. 2009). Малые значения $\Delta^{13}\text{C}$ (около 0,5‰) 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 почвенных микроартропод в природных сообществах демонстрируют значительное обогащение этих животных ^{13}C по сравнению с подстилкой (Pollierer et al. 2009; Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011). Обогащение ^{13}C на 2-5‰ по сравнению с подстилкой типично не только для микроартропод, но и для большинства других почвенных животных-сапрофагов (Ponsard and Ardity 2000; Pollierer et al. 2009; Hyodo et al. 2010a, 2010b). Причины данного феномена остаются не выясненными.

Pollierer et al. (2009) предположили использование почвенными сапрофагами в основном легкодоступных химических компонентов подстилки, обогащенных ^{13}C , таких как сахара и альфа-целлюлозы. В обзоре Bowling et al. (2008) было показано, что целлюлозы, протеины и сахара, действительно, немного обогащены ^{13}C относительно более стабильных компонентов опада, например, лигнина. Однако динамика изотопного состава углерода, выделяемого при разложении (в виде CO_2), не дает однозначного подтверждения, что на первых стадиях разлагаются обогащенные ^{13}C органические компоненты и не может объяснить сильное обогащение сапротрофных организмов (Fernandez et al. 2003; Boström et al. 2008).

Другой причиной обогащения почвенных животных ^{13}C может быть питание сапротрофными грибами и другими микроорганизмами. Спорокарпы сапротрофных грибов обогащены ^{13}C относительно подстилки на 3-5‰ (Kohzu et al. 1999; Henn and Chapela 2001; Mayor et al. 2009). Вероятно, это связано с фракционированием изотопов углерода в процессах разложения органического вещества, однако механизмы пока остаются не выясненными (Boström et al. 2008). Известно, что грибы способны селективно ассимилировать органические субстраты (Fernandez et al. 2003). По мнению ряда авторов (Swift et al. 1979; Бызов 2005 и другие), большинство почвенных сапрофагов питаются микроорганизмами, а не растительными остатками. Это может являться причиной их

обогащения ^{13}C относительно опада, хотя сложно проверить эту гипотезу экспериментально.

Корректная оценка трофического фракционирования изотопов в лабораторных условиях является необходимым условием применения изотопных методов при реконструкции трофической структуры почвенных сообществ. Величина трофического фракционирования может колебаться в зависимости от вида потребителя и пищи, а также ряда других факторов (Haubert et al. 2005; Martinez del Rio et al. 2009; Caut et al. 2009). Например, отношение C/N, как показатель сытости коллембол, коррелирует с величиной трофического фракционирования (Semenina and Tiunov 2011). Закономерности фракционирования могут отличаться для растительного материала C3 и C4 растений (Fernandez et al. 2003; Semenina and Tiunov 2010). Кроме того, большинство лабораторных экспериментов по оценке величины трофического фракционирования предусматривают очень сильное упрощение системы, в которую входит только пара пища - потребитель. В природе же микроартроподы образуют многовидовые сообщества, взаимодействия в которых могут влиять на доступность и выбор пищи.

В данной главе описан эксперимент, главной задачей которого было прояснить закономерности трофического фракционирования изотопов углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в модельной системе, состоящей из растительного опада, сапротрофных микроорганизмов и коллембол. Чтобы выявить роль легкодоступных компонентов растительного опада в обогащении ^{13}C почвенных сапрофагов, мы использовали в части экспериментальных микрокосмов опад, из которого были экстрагированы легкодоступные водорастворимые компоненты. Мы оценили степень влияния типа опада (C4 и C3 растения) и вида коллембол на разницу значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между коллемболами и растительным опадом. Кроме того, мы попытались приблизить экспериментальную систему к естественным условиям, используя в части экспериментальных микрокосмов смешанные культуры трех видов коллембол.

Материалы и методы

В качестве растительного субстрата при постановке лабораторного опыта был использован опад кукурузы (*Zea mays*, C4-тип фотосинтеза) и осины (*Populus tremula*, C3-тип фотосинтеза). Опад был собран на полях Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева и в пойменном осиновом лесу (Биостанция «Малинки», Московская обл.). После очистки от земли и пыли, опад был высушен при комнатной температуре и

механически измельчен на кусочки размером 5-10 мм. Далее этот опад называется «исходным».

Подвижные легкодоступные компоненты были извлечены из опада горячей водой. Половина опада каждого вида (кукуруза и осина) была взвешена, помещена в теплую воду в течение суток (в отношении 1:20 по массе), потом вываривалась в горячей воде в течение полутора часов. Воду с растворенной органикой слили, из нее было отобрано 6 чашек Петри по 150 мл. Суспензия органического вещества в чашках Петри была выпарена при 50°C в сушильном шкафу и далее называется «водорастворимые компоненты».

Опад после вываривания промыли под проточной водой в течение 10 минут и высушили при 50°C. Далее этот опад называется «обработанный опад». Исходный и обработанный опад, а также водорастворимые компоненты, были отправлены на изотопный анализ ($n = 6 - 8$). В результате обработки горячей водой, опад кукурузы и осины потерял 11,5 и 25,5% своей массы, соответственно.

Экспериментальные микрокосмы состояли из пластиковых контейнеров объемом 150 мл, с 2,5 г опада (сухой вес), насыщенного дистиллированной водой. В эксперименте было использовано 4 вида опада (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) и содержание углерода и азота в разных видах опада, участвовавших в эксперименте. Средние величины $\pm$ ошибка среднего, $n = 6-8$.

Вид опада	Сокращение	C, %	N, %	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰
Исходный опад кукурузы	ZM (исх)	$43,3 \pm 0,4$	$1,1 \pm 0,1$	$-14,2 \pm 0,2$	$3,5 \pm 0,4$
Обработанный опад кукурузы	ZM (обр)	$44,1 \pm 0,3$	$0,8 \pm 0,1$	$-13,3 \pm 0,2$	$3,9 \pm 0,2$
Исходный опад осины	PT (исх)	$46,2 \pm 0,3$	$1,2 \pm 0,1$	$-29,5 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,2$
Обработанный опад осины	PT (обр)	$47,2 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,1$	$-29,6 \pm 0,2$	$-0,1 \pm 0,2$

Влажный опад в микрокосмах был инокулирован водной суспензией грибных гифов и спор. Микромицеты были взяты из коллекции лаборатории микологии МГУ, ф-та почвоведения (д.б.н. А.В. Кураков). *Lentinus tigrinus* был взят из коллекции кафедры микологии биологического ф-та МГУ. Инокулят был приготовлен путем промыва колоний на дрожжево-пептонных средах 3-4 недельного возраста. Инокулят разных колоний был смешан в равных пропорциях и распределен по микрокосмам (2 мл на

микрокосм). Несмотря на то, что конечная концентрация пропагул могла отличаться для разных видов грибов, как и скорость их развития, и способность к выживанию в конкурентных условиях, такие синтетические сообщества грибов могут быть достаточно стабильны (Setälä and McLean 2004; Tiunov and Scheu 2005). Виды грибов были подобраны таким образом, чтобы охватить разные функциональные группы сапротрофов (табл. 3.2). Кроме того, в эксперименте был использован не стерильный опад, так что микробное сообщество, вероятно, было представлено более широким спектром микроорганизмов.

Таблица 3.2. Функциональные группы и таксономическая принадлежность сапротрофных грибов, использованных в эксперименте.

Вид гриба	Таксономическая принадлежность	Функциональная группа
<i>Lentinus tigrinus</i>	Basidiomycota	Лигнолитик
<i>Trichoderma</i> sp.	Ascomycota	Целлюлозолитик
<i>Chaetomium</i> sp.	Ascomycota	Целлюлозолитик
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	Ascomycota	Сахаролитик
<i>Absidia spinosa</i>	Zygomycota	Сахаролитик
<i>Mucor hiemalis</i>	Zygomycota	Сахаролитик
<i>Alternaria alternata</i>	Ascomycota	Целлюлозолитик, сахаролитик

Через 3 суток после инокуляции, при появлении воздушного мицелия на поверхности опада, в микрокосмы были заселены коллемболы. В микрокосмы, содержащие один вид коллембол, («монокультуры») было помещено по 15-20 особей, а в микрокосмы с совместной культурой трех видов коллембол («смешанные культуры») было помещено по 10-12 особей каждого вида. В эксперименте участвовало три вида коллембол: *Folsomia candida*, *Vertagopus pseudocenereus* и *Heteromurus nitidus*. Коллемболы были взяты из лабораторных культур кафедры зоологии биохимического факультета МПГУ им. Ленина (куратор А.И. Бокова). Выбор использованных видов коллембол определялся возможностью поддержания их численности в лабораторных условиях. До эксперимента коллембол культивировали в пластиковых контейнерах (200

мл) на почве и кормили сухими дрожжами, поддерживая оптимальную для них влажность и аэрацию.

Каждое сочетание четырех видов опада и четырех вариантов видового набора коллембол (три вида + смешанная культура) были воспроизведены в пятикратной повторности. Всего в эксперименте участвовало 80 микрокосмов. В крышке микрокосмов были сделаны маленькие отверстия для поступления воздуха, влажность поддерживали, добавляя при необходимости дистиллированную воду. Микрокосмы содержались в темноте при комнатной температуре (20-22°C) в течение 70 дней.

По окончании опыта опад из всех микрокосмов был помещен в экстрактор Тулльгрена, полученные коллемболы убиты в морозильной камере и высушены в сушильном шкафу при температуре 50°C в течение 24 часов. В сухом виде коллемболы были посчитаны и взвешены. От 10 до 30 особей каждого вида коллембол из каждого микрокосма были использованы для изотопного анализа (200-400 мкг сухого веса). Опад, собранный в начале эксперимента, и растительный детрит, собранный в конце эксперимента, был высушен и также использован для изотопного анализа.

Разница изотопного состава между опадом и коллемболами выражалась в виде $\text{DIFF}^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{коллемболы}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{опад}}$ и $\text{DIFF}^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{коллемболы}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{опад}}$.

Результаты

Все виды коллембол выжили и успешно размножались в монокультурах. Однако, в зависимости от вида коллембол, а также от вида и качества опада, численность колебалась от 43 ± 12 (*V. pseudocinereus* на обработанном опаде осины) до 838 ± 113 особей на микрокосм (*F. candida* на обработанном кукурузном опаде). В соответствии с этим биомасса коллембол также значительно различалась в разных вариантах эксперимента (табл. 3.3). Наибольшую биомассу набрала *F. candida*, в среднем в два раза превысив этот показатель у *V. pseudocinereus* и *H. nitidus* (средний сухой вес 4181 ± 674 , 1646 ± 253 и 2020 ± 387 мкг микрокосм⁻¹, соответственно). Коллемболы в микрокосмах с обработанным опадом имели меньшую биомассу во всех случаях, кроме микрокосмов с *F. candida*. В микрокосмах с опадом кукурузы средняя численность коллембол была выше, чем в микрокосмах с опадом осины.

В смешанных культурах *V. pseudocinereus* не выжил, а *H. nitidus* имел значительно более низкую численность, по сравнению с монокультурами. Численность *F. candida* в смешанных культурах была на порядок выше, чем численность *H. nitidus* (5079 ± 432 и

1377 ± 141 против 291 ± 34 и 169 ± 15 мкг микрокосм⁻¹, на кукурузном и осиновом опаде, соответственно, рис 3.1).

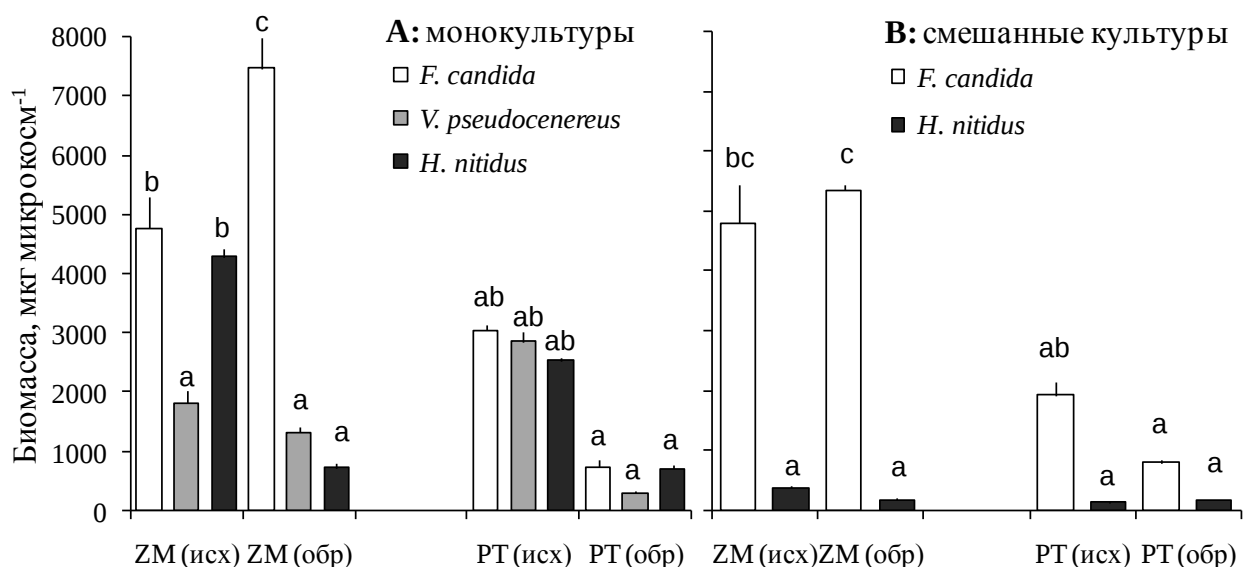


Рисунок 3.1. Биомасса коллембол (сухой вес) в экспериментальной системе (А: монокультуры, В: смешанные культуры). Средние ± ошибка среднего, n = 4-5. Коллемболы кормились на исходном (исх) или обработанном горячей водой (обр) опаде кукурузы (ZM) или осины (PT). В пределах каждого графика разница между столбцами, обозначенными одной буквой, статистически не значима (unequal n HSD test, p < 0,05).

Таблица 3.3. Таблица ANOVA влияния вида коллембол (БК, *F. candida*, *V. pseudocinereus* или *H. nitidus*), вида опада (ВО, кукурузный или осиновый) и обработки опада (ОБ) на биомассу коллембол, отношение C/N в тканях коллембол, и на разницу изотопного состава углерода и азота между опадом и коллемболами (DIFF¹⁵N and DIFF¹³C) к концу эксперимента. В анализ включены только монокультуры, n = 4-5.

	Биомасса,				DIFF ¹⁵ N, ‰		DIFF ¹³ C, ‰		C/N	
	мкг									
	микрокосм ⁻¹									
	d. f.	F	P		F	P	F	P	F	P
БК	2	17,4	<0,001		13,2	<0,001	2	>0,3	23,8	<0,001
ВО	1	34,3	<0,001		148,7	<0,001	173,8	<0,001	7	0,08
ОБ	1	82,5	<0,001		10,7	0,015	0,1	>0,3	6	0,13
БК x ВО	2	8,4	0,006		5	0,082	0	>0,3	0,8	>0,3
БК x ОБ	2	5,5	0,053		2,2	>0,3	6,3	0,029	6,2	0,030
ВО x ОБ	1	25,4	<0,001		3,9	>0,3	68,8	<0,001	4,9	0,219
БК x ВО x ОБ	2	11,9	<0,001		1	>0,3	0,3	>0,3	0,7	>0,3

Исходный опад осины и кукурузы, использованный в эксперименте, значительно различался по изотопному составу углерода ($\delta^{13}\text{C} = -29,5 \pm 0,2$ и $-14,2 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно) и азота ($\delta^{15}\text{N} = 0,5 \pm 0,2$ и $3,5 \pm 0,4\text{‰}$, соответственно). Кроме того, обработка горячей водой увеличила содержание ^{13}C в опаде кукурузы на 1‰. В остальных случаях обработка практически не повлияла на изотопный состав углерода и азота опада (рис 3.2, табл. 3.1).

К концу эксперимента соотношение C/N резко упало в образовавшемся кукурузном детрите относительно исходного опада ($p < 0,001$), также примерно на 1‰ упала величина $\delta^{13}\text{C}$ ($p = 0,002$). В остальных случаях, растительный детрит, собранный в конце эксперимента, достоверно не отличался по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ от исходного или обработанного опада, заложенного в начале опыта в микрокосмы (табл. 3.4).

Таблица 3.4. Изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) и отношение C/N опада (О), заложенного в начале эксперимента в микрокосмы и детрита (Д), образовавшегося к концу эксперимента. Показаны данные для исходного (исх) и обработанного горячей водой (обр) опада кукурузы (ZM) и осины (PT). Δ – разница значений между детритом и заложенным опадом. Полужирным шрифтом выделены достоверные изменения (unequal n HSD test, $p < 0,05$), $n = 6-8$. Оценка дисперсии не указана для ясности таблицы, ошибка среднего была в пределах 0,5, 0,7‰ и 6,4 для $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ и C/N, соответственно.

	$\delta^{13}\text{C}$, ‰			$\delta^{15}\text{N}$, ‰			C/N		
	О	Д	Δ	О	Д	Δ	О	Д	Δ
ZM (исх)	-14,2	-15,1	-0,9	3,5	4,8	1,2	43,8	17,8	-26,0
ZM (обр)	-13,3	-13,8	-0,5	3,9	3,4	-0,5	52,4	39,4	-13,0
PT (исх)	-29,5	-29,1	0,3	0,5	-0,4	-1,0	39,0	38,9	-0,1
PT (обр)	-29,6	-29,3	0,3	0,1	-0,3	-0,4	42,8	40,4	-2,5

Разница значений $\delta^{15}\text{N}$ между коллемболами и опадом (далее - DIFF^{15}N) в разных вариантах эксперимента принимала значения от $-0,6 \pm 0,1\text{‰}$ (*F. candida* в монокультуре на исходном опаде осины) до $3,7 \pm 0,7\text{‰}$ (*H. nitidus* в смешанной культуре на исходном опаде кукурузы). Средние значения DIFF^{15}N были достоверно выше в микрокосмах с кукурузным опадом, по сравнению с микрокосмами с осиновым опадом ($2,6 \pm 0,2\text{‰}$ и $0,2 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно, $P < 0,001$, рис. 3.3). Обработка опада горячей водой опад немного увеличила значения DIFF^{15}N , однако данный эффект был слаб (табл. 3.3). Значения DIFF^{15}N

были в среднем выше для *V. pseudocinereus* ($1,7 \pm 0,4\%$) и *H. nitidus* ($2,0 \pm 0,3\%$), чем для *F. candida* ($0,7 \pm 0,3\%$).

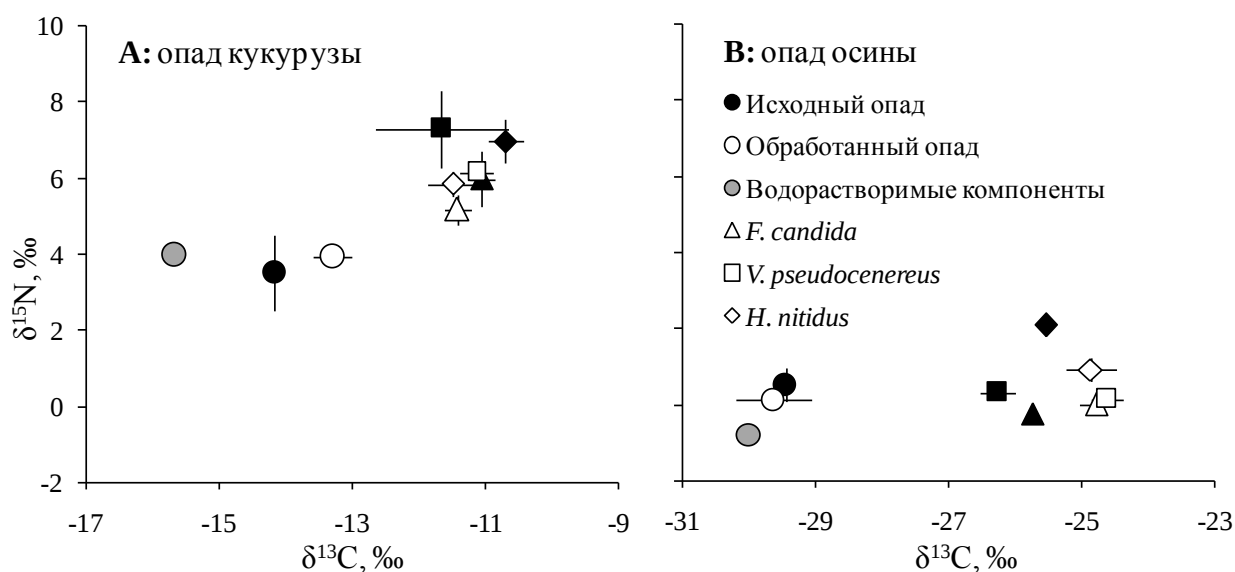


Рисунок 3.2. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) растительных субстратов и коллембол (монокультуры) из микрокосмов с опадом кукурузы (А) и осины (Б). Средние значения $\pm$ ошибка среднего, $n = 4-8$. Закрашенные символы – коллемболы на исходном опаде, пустые – коллемболы на обработанном горячей водой опаде.

Разница между изотопным составом углерода коллембол и опада (DIFF^{13}C) принимала значения от $1,8 \pm 0,4\%$ (*H. nitidus* в моно- и смешанной культуре на обработанном опаде осины) до $6,3 \pm 0,7\%$ (*H. nitidus* в смешанной культуре на исходном опаде осины) и составила в среднем $3,6 \pm 0,1\%$. Значения DIFF^{13}C , в отличие от значений DIFF^{15}N , были выше на опаде осины, чем на опаде кукурузы ($4,7 \pm 0,2\%$ и $2,7 \pm 0,1\%$, соответственно, $p < 0,001$) и были сходны для разных видов коллембол на одном субстрате (рис. 3.3).

Отношение C/N в тканях коллембол колебалось от $3,3 \pm 0,4$ (*H. nitidus* в смешанной культуре на обработанном опаде кукурузы) до $5,2 \pm 0,2$ (*V. pseudocinereus* в монокультуре на исходном опаде осины, рис 3.4). Значения DIFF^{15}N немного уменьшались с ростом отношения C/N ($R = -0,245$, $P = 0,012$), в то время как величина DIFF^{13}C не зависела от отношения C/N в тканях коллембол ($R = -0,147$, $P = 0,139$).

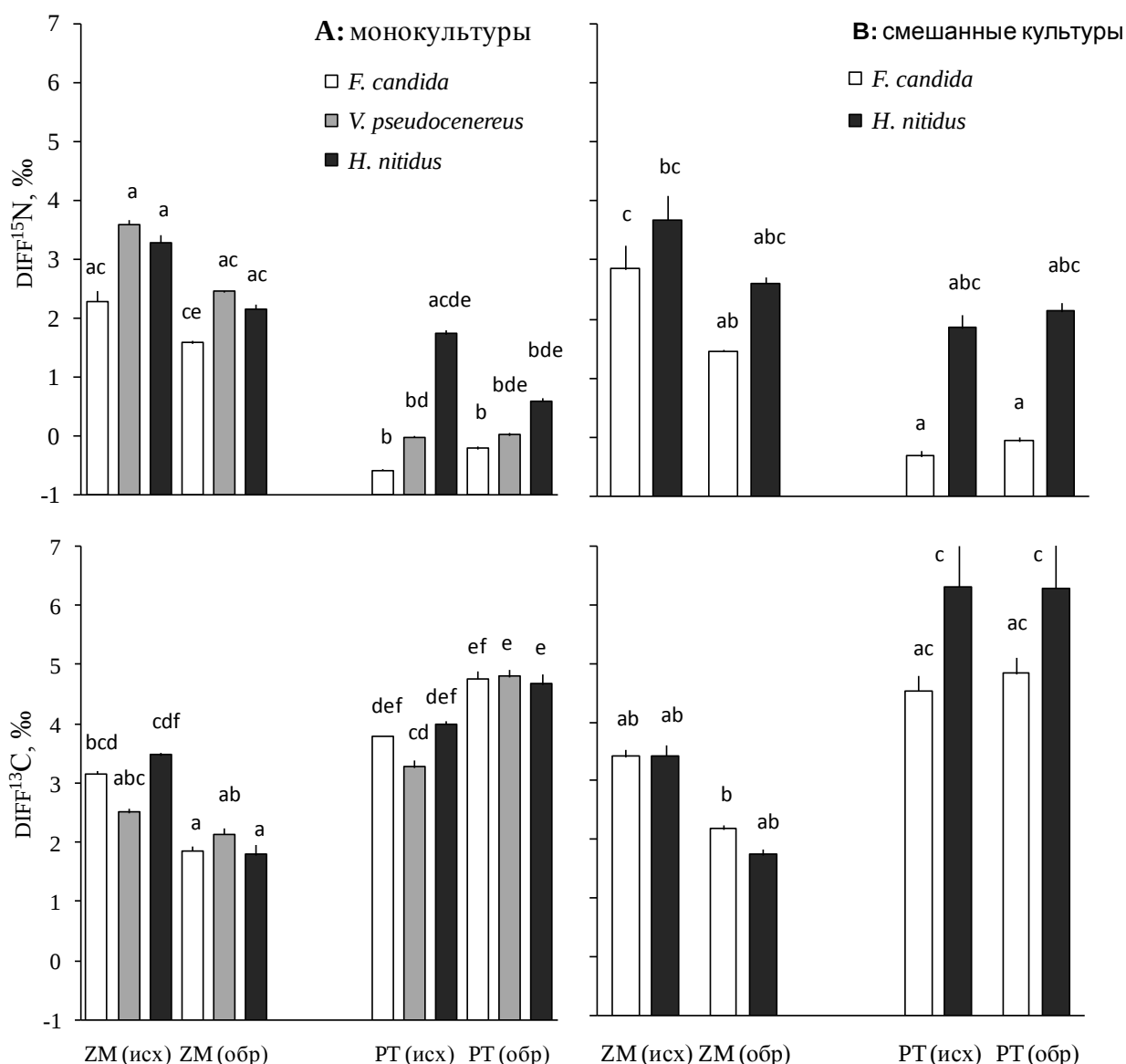


Рисунок 3.3. Разница изотопного состава азота и углерода между коллемболами и опадом (DIFF¹⁵N и DIFF¹³C) в экспериментальной системе (А: монокультуры, В: смешанные культуры). Средние значения + ошибка среднего, n = 4-5. Коллемболы кормились на исходном (исх) или обработанном горячей водой (обр) опаде кукурузы (ZM) или осины (PT). На каждом графике, разница между столбцами, подписанными одной и той же буквой, статистически не значима (unequal n HSD test, p < 0,05).

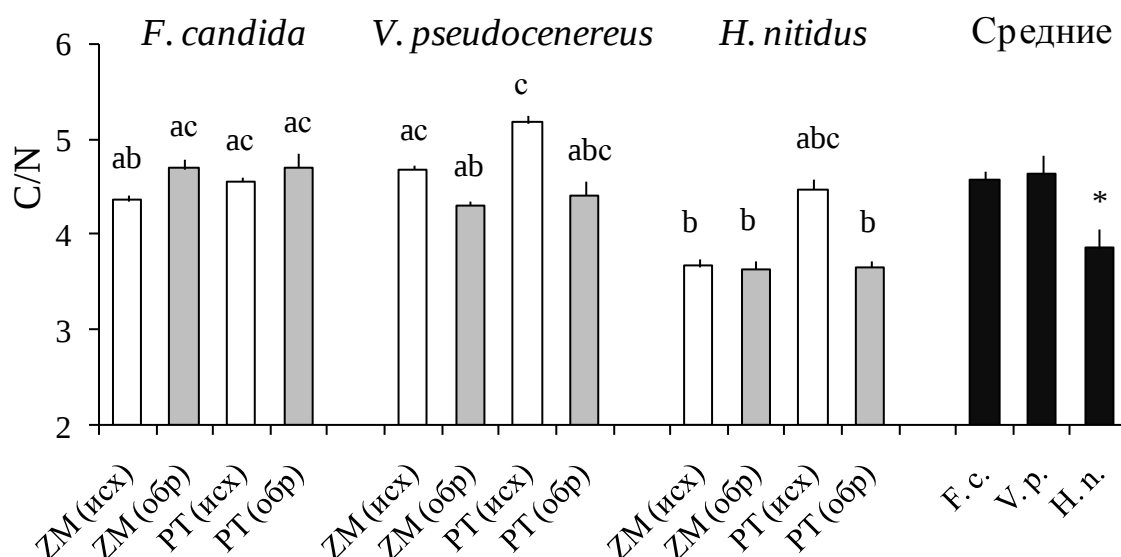


Рисунок 3.4. Отношение C/N в тканях коллембол в экспериментальной системе. Средние значения + ошибка среднего, $n = 4-8$. Коллемболы кормились на исходном (исх) или обработанном горячей водой (обр) опаде кукурузы (ZM) или осины (PT). Разница между столбцами, подписанными одной и той же буквой, статистически не значима, звездочкой (*) показана статистически значимая разница между средними для видов коллембол (unequal n HSD test, $p < 0,05$).

Обсуждение результатов

Изотопный состав сапрофагов в естественных пищевых сетях

Трофическое фракционирование - один из наиболее важных феноменов, которые необходимо учитывать при реконструкции пищевых сетей методом изотопного анализа. Величины трофического фракционирования, принятые для наземных пастбищных пищевых цепей, не применимы в детритных пищевых сетях почвы (Oelbermann and Scheu 2010), в частности, животные-сапрофаги оказываются на 2-5‰ обогащены ^{13}C по сравнению с подстилкой (Ponsard and Ardity 2000; Hyodo et al. 2010a, 2010b; Korobushkin et al. 2014). Такие величины DIFF^{13}C были неоднократно показаны и для почвенных микроартропод (Pollierer et al. 2009; Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011). В то же время, изотопный состав азота большинства подстилочных животных-сапрофагов незначительно превышает $\delta^{15}\text{N}$ опада. Так, DIFF^{15}N в 1-2‰ была предложена как граница между трофическими группами «первичных сапрофагов» и «вторичных сапрофагов» или между «сапрофагами» и «микофагами/хищниками» в исследованиях Scheu and Falca (2000), Chahartaghi et al. (2005) и Pollierer et al. (2009). Медиана значений DIFF^{15}N , рассчитанная по данным более чем 15 полевых исследований, составила 1,7-1,8‰ для основных

подстилочных семейств коллембол *Isotomidae* и *Entomobryidae* (Semenina and Tiunov 2011). Наши полевые данные также показали, что коллемболы, населяющие подстилку, обогащены относительно опада, в среднем, на 3,2‰ по $\delta^{13}\text{C}$ и 1,4‰ по $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 3.5В, табл. 4.6).

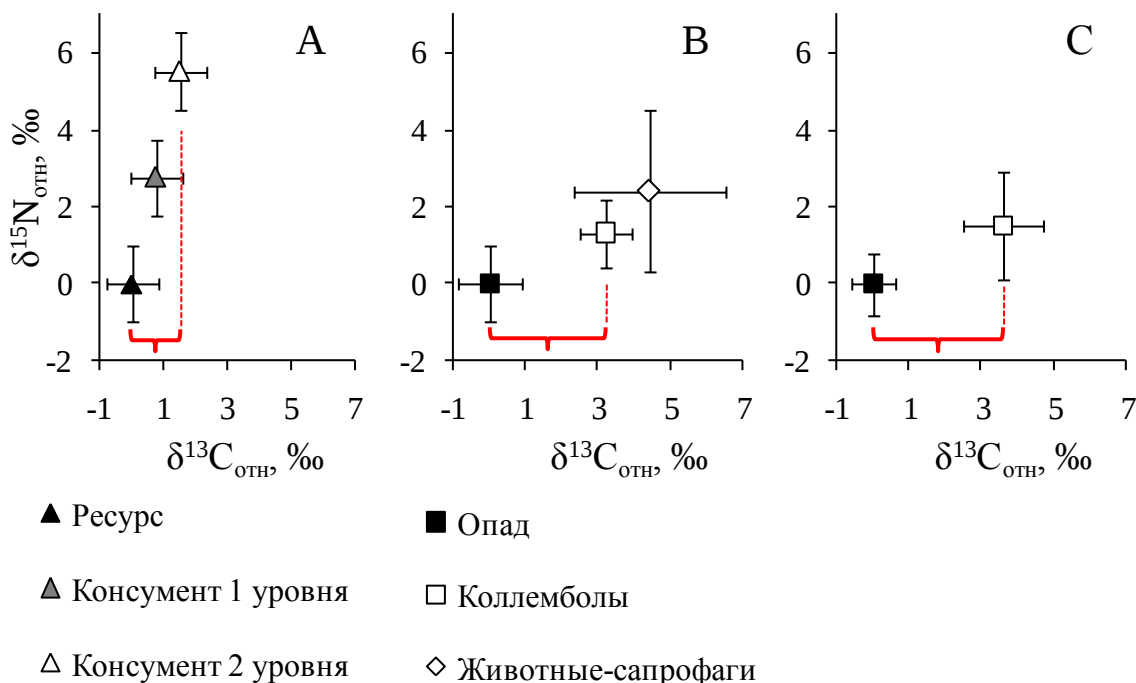


Рисунок 3.5. Изотопный состав ресурсов и консументов в разных системах. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) основного ресурса принят за 0‰. А – «идеальная» пищевая цепь (обзор McCutchan et al. 2003), В - природная почвенная система (данные по коллемболам из главы 4 данной работы, данные по животным-сапрофагам из работы Hyodo et al. 2010), С - лабораторная модельная система (модельный эксперимент). Красной 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, $n = 12-134$.

Таким образом, на базовом уровне естественных детритных пищевых цепей, наблюдаются высокие значения DIFF^{13}C и относительно низкие значения DIFF^{15}N . Данный феномен может быть обусловлен значительным участием ресурсов, отличающихся по своему изотопному составу от опада в рационе почвенных сапрофагов или же особенностями биохимических механизмов ассимиляции ОВ самого растительного опада почвенными сапрофагами или микроорганизмами.

Известно, что разные химические компоненты опада отличаются по изотопному составу. Лигнин обеднен ^{13}C относительно остальных компонентов на 3-5‰, в то время

как целлюлозы, протеины и сахара, напротив, на 1-2‰ обогащены относительно средней величины $\delta^{13}\text{C}$ опада (Fernandez et al. 2003a; Bowling et al. 2008). Pollierer et al. (2009) предположили, что животные-сапрофаги могут ассимилировать преимущественно легкодоступные химические компоненты подстилки, такие как сахара и альфа-целлюлозы. Таким образом, большинство населяющих подстилку сапрофагов получают углерод, обогащенный ^{13}C относительно средней величины $\delta^{13}\text{C}$ опада.

С другой стороны, широко принято, что большинство почвенных сапрофагов питаются микроорганизмами, а не растительными остатками (Swift et al. 1979; Wardle 2002). В полевых исследованиях было показано, что спорокарпы сапротрофных грибов, как правило, обогащены ^{13}C относительно подстилки на 3-5‰ (Kohzu et al. 1999; Henn and Chapela 2001; Mayor et al. 2009). В опубликованных исследованиях не была обнаружена разница между плодовыми телами и мицелием сапротрофных грибов (Kohzu et al. 2005; Wallander et al. 2004). Высокое содержание ^{13}C в сапротрофных грибах, скорее всего, отражает ассимиляцию углерода обогащенных ^{13}C компонентов растительного опада (например, целлюлоз). Однако данное обогащение может быть связано с рядом других факторов, например особенностями фракционирования изотопов углерода в ассимиляционных и диссимиляционных процессах разных типов грибов при разложении органического вещества (Kohzu et al. 2005). Таким образом, высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ животных-сапрофагов в естественных сообществах могут быть связаны с потреблением ^{13}C -обогащенных сапротрофных грибов и других микроорганизмов.

Некоторые другие факторы могут также приводить к повышению величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях подстилочных сапрофагов. Так, содержание ^{13}C увеличивается вниз по почвенному профилю, что отражается на $\delta^{13}\text{C}$ почвенных животных, например, дождевых червей (Schmidt et al. 2004). Однако, стабильное органическое вещество более глубоких слоев почвы навряд ли является важным источником C для живущих в подстилке животных.

Низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ почвенных сапрофагов часто связывают с потреблением (в качестве основной или дополнительной пищи) ^{15}N -обедненных субстратов. Водоросли, лишайники и мхи значительно (обычно на 5-10‰) обеднены ^{15}N относительно опада и ряд авторов выделяет трофическую группу фикофагов (альгофагов или лишайниковядных) коллембол и панцирных клещей (Schneider et al. 2004; Chahartaghi et al. 2005; Maraun et al. 2011). Потребление в качестве дополнительной пищи почвенных водорослей может объяснить низкие значения DIFF^{15}N для подстилочных животных-сапрофагов в естественных пищевых сетях.

Спорокарпы сапротрофных грибов сходны по значениям $\delta^{15}\text{N}$ с лесной подстилкой, в то время как плодовые тела микоризных грибов на несколько промилле обогащены ^{15}N относительно растительных тканей и подстилки (Hobbie et al. 1999, 2012; Henn and Chapela 2001; Mayor et al. 2009). Однако есть данные, что экстраматрикулярный мицелий микоризных грибов не так сильно обогащен ^{15}N как плодовые тела (Wallander et al. 2004; Boström et al. 2008; Е. Правдолюбова, неопубликованные данные). Так как подстилочные коллемболы, в большинстве своем, считаются микрофагами, а ткани грибов по изотопному составу азота близки к $\delta^{15}\text{N}$ опада, низкие значения DIFF^{15}N могут объясняться малым трофическим фракционированием в системе коллемболы-грибы.

Трофическое фракционирование изотопов азота и углерода в модельном эксперименте

В модельном эксперименте мы попытались симитировать разложение опада в присутствии сапротрофных микроорганизмов и животных-сапрофагов в естественных условиях. Большая часть опубликованных лабораторных исследований оценивают трофическое фракционирование в упрощенных системах пища-потребитель. Так, Briones et al. (1999) показали разницу $\delta^{13}\text{C}$ в 1,5–1,7‰ между коллемболами (*Folsomia candida* и *Proisotoma minuta*) и пищей (пекарские дрожжи). В других лабораторных экспериментах по питанию коллембол дрожжами, бактериями, грибами или водорослями $\Delta^{13}\text{C}$, как правило, была менее 1‰, иногда принимая отрицательные значения (Oelbermann and Scheu 2002; Scheu and Folger 2004; Ruess et al. 2005; Haubert et al. 2006; Potapov et al. 2013).

В нашем эксперименте разница изотопного состава углерода коллембол и опада (DIFF^{13}C) колебалась от 1,8 до 6,3‰, при среднем значении 3,6‰. Таким образом, ожидаемые величины $\Delta^{13}\text{C}$ были превышены на 2,5-3‰. С другой стороны, полученная нами средняя величина DIFF^{13}C совпала с разницей между подстилкой и подстилочными коллемболами, а также другими животными-сапрофагами, в природных сообществах (рис. 3.5B,C).

Значительное обогащение коллембол ^{13}C , похоже, не определяется изотопным составом легкодоступных компонентов опада, так как водная обработка опада не повлияла на DIFF^{13}C (табл. 3.3). Таким образом, прямая ассимиляция легкодоступных компонентов опада (гипотеза Pollierer et al. 2009) если и возможна, то не объясняет устойчивое обогащение ^{13}C почвенных животных в природных сообществах. Водорастворимые компоненты имели низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ относительно цельного опада кукурузы (рис. 3.2). Однако, к концу эксперимента, детрит кукурузы был немного обеднен

^{13}C , по сравнению с исходным опадом, заложенным в начале (табл. 3.4). Это может быть связано с относительным увеличением доли лигнина в ходе разложения опада, который значительно обеднен ^{13}C относительно целлюлозы (Bowling et al. 2008). Изотопный состав опада осины, однако, не изменился в ходе эксперимента.

Небольшие величины $\Delta^{13}\text{C}$ в простой системе пища-коллемболы говорят о том, что значительное обогащение коллембол ^{13}C относительно опада вероятно определяется высокими значениями $\Delta^{13}\text{C}$ при разложении опада сапротрофными грибами. Если это так, то высокие значения DIFF^{13}C , характерные для животных-сапрофагов свидетельствуют о микофагии (микробофагии). Этот тезис подтверждается тем, что большая часть почвенных сапрофагов гораздо менее эффективно усваивает многие полимеры растительного происхождения, чем микроорганизмы (Бызов 2005).

Полученная нами в эксперименте общая средняя величина DIFF^{15}N ($1,5 \pm 0,2\text{‰}$) характерна и для природных сообществ подстилочных коллембол. В пищевых цепях, значения $\Delta^{15}\text{N}$ обычно составляют около 3‰, однако параллельный эксперимент, поставленный Е.Э. Семениной по питанию коллембол грибами, показал средние значения $\Delta^{15}\text{N} = 1,4\text{‰}$ (Potapov et al. 2013). Сапротрофные грибы в естественных сообществах имеют $\delta^{15}\text{N}$, близкие к опад. Таким образом, величина $\delta^{15}\text{N}$, характерная для подстилочных коллембол, может также быть объяснена питанием на сапротрофных микроорганизмах (микробофагией).

В поставленном нами эксперименте, где растительный опад был единственным источником ОВ, были получены значения DIFF^{13}C и DIFF^{15}N , характерные для природных сообществ подстилочных коллембол. Это говорит о том, что населяющие подстилку животные-сапрофаги не зависят, или слабо зависят, от дополнительных источников ОВ, таких как почвенные водоросли или стабилизированное органическое вещество почвы. Таким образом, изотопный состав подстилочных коллембол в естественных биоценозах свидетельствует о том, что эти животные питаются сапротрофными микроорганизмами, а не растительными остатками.

Факторы, влияющие на величину трофического фракционирования

Значения DIFF^{13}C не зависели от вида коллембол или наличия конкурентов (рис 3.3, табл. 3.3), однако различались в системах, основанных на С4 (опад кукурузы) и С3 растениях (опад осины; $2,7 \pm 0,1$ и $4,7 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно). Сходная разница в 2‰ ранее была показана для опада кукурузы и почвы С3-происхождения (Briones et al. 1999).

Разница значений $\delta^{13}\text{C}$ между целлюлозой и лигнином обычно больше в С4, чем в С3 растениях, однако травянистые растения запасают меньше углерода в виде инертных ^{13}C -обедненных соединений, таких как лигнин (Hobbie et al. 2004). Кроме того, протеины в кукурузных листьях обеднены ^{13}C (Fernandez et al. 2003a). Низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ легкодоступных компонентов опада кукурузы могли определить меньшее накопление ^{13}C в системе с кукурузным опадом. Кроме того, опад кукурузы разлагался значительно быстрее опада осины. Снижение значений DIFF^{13}C в микрокосмах с кукурузным опадом могло быть вызвано также частичной ассимиляцией легкодоступных компонентов опада коллемболами без участия микроорганизмов (один «шаг» фракционирования).

Значения DIFF^{15}N в монокультурах достаточно сильно колебались, в зависимости от вида коллембол и опада (от -0,6 до 3,6‰). Во всех вариантах эксперимента, включая смешанные культуры, DIFF^{15}N для *H. nitidus* был выше, чем для *F. candida*, однако разница была не всегда статистически значима. Такая разница изотопного состава в коллемболах могла быть вызвана (1) потреблением разных источников органического вещества (разных видов грибов или разного соотношения грибного и растительного материала) или (2) внутренними физиологическими причинами. Разница изотопного состава была особенно выражена в смешанных культурах, где конкуренция за ресурсы могла приводить к питанию двух видов на разных субстратах, что объясняет значительную, до 2‰, разницу средних значений DIFF^{15}N у *H. nitidus* и *F. candida* (рис. 3.3). Однако конкуренция за пищу не может объяснить разницу между видами в монокультурах, где коллемболы, вероятно, могли питаться наиболее привлекательным для них субстратом. Как показывают эксперименты по выбору пищи, многие виды коллембол предпочитают сходные субстраты (Maraun et al. 2003). Таким образом, более вероятны физиологические причины разницы DIFF^{15}N между *H. nitidus* и *F. candida*. Отношение C/N было ниже у *H. nitidus*, чем у остальных видов (рис 3.4). Ранее было показано, что отношение C/N в тканях коллембол отрицательно коррелирует с $\Delta^{15}\text{N}$ (Semenina and Tiunov 2011). В нашем эксперименте наблюдалась небольшая отрицательная корреляция отношения C/N в тканях коллембол и DIFF^{15}N . Однако в целом высокое отношение C/N в тканях коллембол (от 3,6 до 5,2) свидетельствует о хороших условиях питания в монокультурах разных видов.

Показатель DIFF^{15}N был выше в вариантах эксперимента с опадом кукурузы (рис. 3.3). Более высокая численность коллембол в микрокосмах с кукурузным опадом показывает высокую пищевую ценность этого опада для коллембол, по сравнению с опадом осины. Содержание азота в исходном опаде кукурузы и осины было сходно в

начале эксперимента (отношение C/N около 40). Однако к концу эксперимента отношение C/N в опаде кукурузы упало более чем в два раза, оставаясь неизменным в опаде осины. Сходная закономерность, хотя и менее выраженная, была выявлена и для обработанного горячей водой опада (табл. 3.4). По-видимому, азот кукурузы находится в более доступной для грибов форме, что увеличивает скорость разложения опада. Наши результаты предполагают увеличение показателя DIFF^{15}N при наличии большего количества доступного азота. Зависимость трофического фракционирования изотопов азота от качества пищи (например, содержания белков) была показана в ряде лабораторных экспериментов, однако их интерпретация неоднозначна (Martinez del Rio et al. 2009; Robbins et al. 2010).

В нашем исследовании разница показателя DIFF^{15}N для систем с разным видом опада могла быть также вызвана разницей микроорганизмов, колонизировавших опад. Несмотря на то, что разные виды опада были инокулированы одинаковыми видами, реально сформировавшиеся микробные сообщества могли отличаться. Было показано, что вид гриба может влиять на величину трофического фракционирования (Potapov et al. 2013).

Заключение

В модельном лабораторном эксперименте, где листовой опад был единственным источником энергии и питательных веществ, разница изотопного состава коллембол и листового опада составила в среднем 3,6 и 1,5‰ для $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, соответственно. Такие значения изотопного состава характерны для населяющих подстилку коллембол в природных сообществах. Это говорит о том, что населяющие подстилку животные-сапрофаги почти не зависят от дополнительных источников ОВ, отличных от листового опада по изотопному составу, таких как почвенные водоросли или стабилизированное органическое вещество почвы.

Низкие значения DIFF^{15}N и высокие значения DIFF^{13}C подстилочных коллембол в естественных биоценозах совпадают с таковыми в модельной системе опад – сапротрофные грибы – коллемболы и отличаются от простых систем пища – коллемболы. Это свидетельствует о том, что эти животные питаются сапротрофными микроорганизмами, то есть являются микробофагами. Сходный изотопный состав других почвообитающих животных-сапрофагов показывает, что для них микробофагия также является основным способом питания.

Результаты эксперимента открывают перспективу разделения «подстилочного/сапротрофного» (высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ и низкие значения $\delta^{15}\text{N}$) и «корневого/микоризного» (низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ и высокие значения $\delta^{15}\text{N}$) энергетических каналов в почвенной пищевой сети, используя естественную разницу изотопного состава сапротрофных и микоризных грибов. Развитие данного подхода требует более детальной информации об изотопном составе вегетативного мицелия сапротрофных и микоризных грибов, а также других микроорганизмов в почве.

ГЛАВА 4. Микробофагия и трофическая специализация коллембол в природных сообществах.

Введение

Сообщества коллембол лесных экосистем умеренного климата насчитывают от 20 до 60 видов коллембол (Кузнецова 2005). Полифагия, характерная для большинства почвенных животных, в том числе микроартропод, ставит вопрос о механизмах сосуществования большого числа видов почвенных животных в сообществе (Anderson 1975). Фундаментальный принцип конкурентного исключения (Harden 1940, цит. по (Одум 1986) подразумевает временное, пространственное или трофическое расхождение сосуществующих видов. Несмотря на то, что «загадка разнообразия почвенных животных» до сих пор не имеет однозначного ответа, основным механизмом поддержания видового разнообразия считается высокая гетерогенность почвы, приводящая к пространственной изоляции животных в разных микрозонах почвы при ограниченной роющей деятельности многих групп (Anderson 1978a; Nielsen et al. 2010).

Считается, что популяции первичных консументов регулируются скорее хищниками, чем конкуренцией за ресурсы, таким образом, конкуренция у сапрофагов может не иметь ключевого значения в формировании сообществ (Gurevitch et al. 1992; Wardle 2002). Тем не менее, разные виды микроартропод обычно не выживают в смешанных лабораторных культурах в течение долгого времени (Longstaff 1976). Существуют косвенные указания на конкурентные взаимодействия микроартропод и в природных сообществах. Несмотря на то, что большинство коллембол предпочитают наиболее питательные грибы (например, *Cladosporium*), в лабораторном эксперименте разные виды коллембол могут отличаться по пищевым предпочтениям по отношению к разным видам грибов (Jørgensen et al. 2003). В модельном эксперименте, где в качестве среды обитания была использована почва с подстилкой, экологические ниши разных видов орибатид явно сужались в смешанных культурах относительно монокультур (Anderson 1978b). В естественных условиях, наличие явно выраженных жизненных форм коллембол и их приуроченность к разным микрообитаниям указывает на разделение разных видов, в том числе, в спектре пищевых объектов. Трофическая дифференциация, по-видимому, является одним из важных механизмов, который обеспечивает снижение степени конкуренции между видами (Jørgensen et al. 2005). Однако, степень трофической дифференциации между и особенно внутри экологических групп коллембол остается очень мало исследованной.

Наличие трофической дифференциации в пределах класса Collembola подтверждается вариабельностью ротового аппарата (Wolter 1963). Jorgensen et al. (2005) показали избирательное питание коллембол на определенных видах грибов. Исследования содержимого кишечника и изотопный анализ тканей коллембол из природных сообществ показывают, что разные виды отличаются по трофическим связям (Hagvar and Kjondal 1981; Chahartaghi et al. 2005). Последние исследования предполагают трофическую дифференциацию коллембол на уровне семейств и жизненных форм (Кузнецова и др. 2014). Однако, таксономическое положение и жизненная форма не полностью определяют трофические связи животных. Для решения задачи по выделению естественных трофических группировок (гильдий) коллембол было применено несколько подходов (табл. 4.1). Классификация Wolter (1963) делит все виды коллембол на две группы – виды семейства Neanuridae (сосущий ротовой аппарат) и все остальные коллемболы, не учитывая значительную морфологическую вариабельность и разницу жизненных форм внутри групп. Классификация по пищеварительным ферментам Berg et al. (2004) анализирует пищевое поведение разных видов, однако дает очень общее представление об их пищевых объектах. В классификациях Chahartaghi et al. (2005) и Fiera (2014) выделено три (четыре) одинаковые трофические гильдии коллембол. Однако, некоторые виды (*Parisotoma notabilis*, *Pogonognathellus flavescens*) были отнесены к разным гильдиям в этих исследованиях. Разработка данной классификации на более широком материале, а также сопоставления результатов разных методов изучения трофических связей коллембол, позволит получить более подробную информацию о пищевых объектах разных видов этих животных.

Задачей описанного в данной главе исследования было оценить степень трофической специализации и определить возможный спектр пищевых объектов разных видов, надвидовых таксонов и жизненных форм коллембол в лесных экосистемах.

Общая задача исследования была разбита на частные задачи:

- Оценить общий диапазон изотопного состава С и N разных видов коллембол в лесных биоценозах и его специфичность на уровне видов, семейств и жизненных форм.
- Оценить степень трофической специализации разных видов коллембол.
- Оценить устойчивость трофического положения разных видов, семейств и жизненных форм коллембол в разных биотопах.

- Выделить естественные трофические группировки коллембол на базе анализа изотопного состава углерода и азота и литературных данных по пищевым связям этих животных.

Таблица 4.1. Трофические группы коллембол и их пищевые объекты, выделенные разными методами.

Авторы и метод	Трофические группы	Пищевые объекты	Представители
Wolter 1963	Сосущие	Бактерии, дрожжи, растворенное ОБ	Коллемболы семейства Neanuridae
Морфология ротового аппарата	Грызущие	Грибы, подстилка, водоросли	Остальные коллемболы
Berg et al. 2004	«Пасущиеся» Микофаги и растительоядные	Неизбирательное потребление грибного мицелия и растительного ОБ	<i>Ceratophysella denticulata</i> <i>Tomocerus minor</i> <i>Isotoma viridis</i> <i>Allacma fusca</i> <i>Siera domestica</i> <i>Orchesella quinquefasciata</i> <i>Podura aquatica</i> <i>Sminthurus viridis</i>
Анализ пищеварительных ферментов (трегалаза, целлюлаза, хитиназа)	«Ищущие» Микофаги и растительоядные	Потребление активного грибного мицелия и растительного ОБ	<i>Lepidocyrtus lignorum</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Protaphorura boedvarssoni</i> <i>Isotomurus prasinus</i>
	«Пасущиеся» Микофаги	Неизбирательное потребление грибного мицелия	<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> <i>Parisotoma notabilis</i>
	«Оппортунисты» Микофаги и растительоядные или хищники	Потребление внутреннего содержимого клеток грибов, растительные клетки	<i>Neanura muscorum</i>
Chahartaghi et al. 2005	Фикофаги и фитофаги	Водоросли, лишайники, ткани растений	<i>Sminthurinus aureus</i> <i>Dicyrtomina minuta</i> <i>Dicyrtoma fusca</i>
Анализ			

изотопного состава азота ($\delta^{15}\text{N}$)	Первичные сапрофаги	Подстилка с микробной биомассой	<i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Orchesella flavescens</i> <i>Pogonognathellus longicornis</i> <i>Tomocerus flavescens</i> <i>Entomobrya muscorum</i>
	Вторичные сапрофаги	Микроорганизмы, в основном грибы	<i>Isotoma violacea</i> <i>Lepidocyrtus lignorum</i> <i>Lepidocyrtus</i> sp. <i>Parisotoma notabilis</i> <i>Hypogastrura burkilli</i> <i>Onychiuridae</i> <i>Ceratophysella denticulata</i> <i>Entomobrya corticalis</i> Отдельная подгруппа хищников объединила коллембол семейства <i>Neanuridae</i> : <i>Neanura muscorum</i> <i>Ceratophysella</i> spp. <i>Pseudachorutes</i> sp. <i>Neanura villosa</i>
Fiera 2014	Фитофаги	Водоросли и лишайники	<i>Pogonognathellus flavescens</i> <i>Ceratophysella sylvatica</i>
Анализ изотопного состава углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$)	Первичные сапрофаги	Подстилка с микробной биомассой	<i>Isotomiella minor</i> <i>Folsomia quadrioculata</i> <i>Hymenaphorura</i> sp. <i>Isotoma anglicana</i> <i>Tetrodontophora bielanensis</i> <i>Parisotoma notabilis</i> <i>Seira domestica</i> <i>Morulina verrucosa</i>
	Вторичные сапрофаги	Микроорганизмы, в основном грибы	<i>Protaphorura fimata</i> <i>Folsomia ksenemani</i>
	Хищники/ всеядные	Мелкие животные, внутреннее содержимое грибных гифов	<i>Kalaphorura paradoxa</i> <i>Thaumanura caroli</i>

Материалы и методы

Определение изотопного состава углерода и азота в телах коллембол и их потенциальных пищевых субстратах было проведено в десяти лесных биотопах (табл. 4.2).

Для отлова коллембол брали смешанные пробы лесной подстилки. Параллельно с отловом коллембол отбирались пробы опада и почвы ($n = 3-8$). Животных экстрагировали на воронках Тулльгрена. После высушивания был определен изотопный состав животных и субстратов (см. глава 2). Материал из ельника волосистоосокового, ельника-кисличника и сосняка-черничника далее рассматривается вместе («хвойный лес») из-за малого количества полученных коллембол.

Диапазон изотопного состава в пределах биотопа определяли как разницу между видами с максимальными и минимальными средними значениями $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$. Для углерода:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{диапазон}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{сред max}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{сред min}}$$

При определении диапазона изотопного состава коллембол в пределах каждого биотопа в анализ включались лишь выборки с полным набором экологических групп. Особое внимание было уделено наличию в выборке групп коллембол, резко различающихся по своему изотопному составу. При определении диапазона $\delta^{13}\text{C}$, было обязательно наличие поверхностно-обитающих коллембол (низкие значения $\delta^{13}\text{C}$) и представителей семейства Neanuridae (высокие значения $\delta^{13}\text{C}$). При определении диапазона $\delta^{15}\text{N}$, было обязательно наличие поверхностно-обитающих коллембол (низкие значения $\delta^{15}\text{N}$) и коллембол семейства Onychiuridae или Neanuridae (высокие значения $\delta^{15}\text{N}$). В выборку вошли пять биотопов из данного исследования и ряд литературных данных (табл. 4.4).

Для объединения данных по изотопному составу из разных биотопов использовалась коррекция величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ на опад:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{животное}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{опад}}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{животное}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{опад}}$$

Для оценки внутривидовой вариации значений изотопного состава были использованы виды, которые были представлены хотя бы в трехкратной повторности хотя бы в двух биотопах. Одна повторность представлена разницей между значениями 20 и 80 перцентилей в пределах одного биотопа (интерперцентильный размах), для углерода:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{вариация}} = \delta^{13}\text{C}_{0,8} - \delta^{13}\text{C}_{0,2}$$

Например, интерперцентильный размах $\delta^{13}\text{C}$ особей *Lepidocyrtus* sp. из березняка разнотравного представлял собой одну повторность внутривидовой вариации $\delta^{13}\text{C}$ для *Lepidocyrtus* sp.

Таблица 4.2. Исследованные лесные биотопы. Показаны доминирующая древесная порода, тип почвы, сроки и место отбора проб.

Биотоп	Тип почвы	Число взятых проб	Локализация и сроки
Ельник волосистоосоковый (<i>Picea abies</i>)	Дерново- подзолистая	4	Звенигородская биологическая станция МГУ
Ельник-кисличник (<i>Picea abies</i>)	Подзолистая	4	(Московская обл.) Июнь 2012
Сосняк-черничник (<i>Pinus silvestris</i>)	Подзолистая	4	
Ельник разнотравный (подрост <i>Picea abies</i>)	Дерново- подзолистая	30	Черноголовская биологическая станция ИПЭЭ РАН (Московская обл.) Сентябрь 2012
Ельник-кисличник (<i>Picea abies</i>)	Подзолистая	4	Центрально-лесной государственный заповедник
Смешанный лес (<i>Picea abies</i> , <i>Betula alba</i>)	Подзолистая	4	(Тверская обл.) Июль 2012
Березняк разнотравный (подрост <i>Betula alba</i> , <i>Populus tremula</i>)	Дерново- подзолистая	4	
Ельник-кисличник (<i>Picea abies</i>)	Подзолистая	6	Биостанция «Малинки» (Московская обл.)
Ельник мертвопокровный (<i>Picea abies</i>)	Подзолистая	60	2010-2013
Черноольшаник разнотравный (<i>Alnus glutinosa</i>)	Аллювиально- болотная	60	
Итого		180	

Ниже горизонтальной линии в середине таблицы – биотопы (биостанция «Малинки»), не вошедшие в отдельный анализ из-за нерепрезентативного (выборочный отлов collembol) набора видов, но объединенные с остальными данными в общем анализе.

Результаты

Всего было отловлено и идентифицировано 2223 особей коллембол, относящихся к 25 видам из 10 семейств (табл. 4.3). Это дало возможность провести изотопный анализ 452 проб коллембол; каждая проба включала от 1 до 43 особей. Кроме того, были проанализированы 110 проб субстратов (опад, почва, корни, живые листья). Наиболее подробный материал был собран для семейств Tomoceridae, Entomobryidae и Isotomidae ($n > 100$). В исследовании были представлены основные жизненные формы и размерные группы коллембол – от мелких *Isotomiella minor* (длина тела менее 0,5 мм), обитающих в нижней части подстилки, до крупных, активно передвигающихся по поверхности почвы *Pogonognathellus* sp. и *Orchesella flavescens* (длина тела до 10 мм).

Таблица 4.3. Основные исследованные виды коллембол, их таксономическое положение, жизненная форма, вес и размерная группа взрослых особей (по данным настоящей работы). Для веса особи указано среднее значение (сухой вес) $\pm$ ошибка среднего ($n = 5-86$). Жизненные формы: ПОВЕРХ – поверхностно-обитающая, ВЕРХПОД – верхнеподстилочная, НИЖПОД – нижнеподстилочная, ПОЧВ – почвенная.

Семейство	Вид	Жизненная форма	Вес особи, мкг	Разм. группа
Tomoceridae	<i>Pogonognathellus</i> sp.	ПОВЕРХ*	$156,8 \pm 12,2$	Крупная
Sminthuridae	Sminthuridae g. spp.	ПОВЕРХ	$33,3 \pm 8,1$	Средняя
Onychiuridae	<i>Onychiurus</i> sp.	ПОЧВ	$50,2 \pm 34,1$	Средняя
	<i>Protaphorura</i> sp.	ПОЧВ	$16,6 \pm 1,3$	Мелкая
Neanuridae	<i>Neanura muscorum</i>	ВЕРХПОД	$30,1 \pm 5,6$	Средняя
	<i>Neanuridae</i> g. sp.	ВЕРХПОД	$13,1 \pm 5,0$	Мелкая
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	ПОВЕРХ	$67,8 \pm 12,3$	Мелкая
Isotomidae	<i>Desoria</i> sp.	ВЕРХПОД	$6,4 \pm 0,5$	Мелкая
	<i>Folsomia quadrioculata</i>	НИЖПОД	$1,7 \pm 0,3$	Очень мелкая
	<i>Isotoma viridis</i>	ПОВЕРХ	$56,3 \pm 10,6$	Средняя
	<i>Isotomiella minor</i>	ПОЧВ	$1,8 \pm 0,2$	Очень мелкая
	<i>Parisotoma notabilis</i>	НИЖПОД	$2,0 \pm 0,1$	Очень мелкая
Entomo-bryidae	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	ВЕРХПОД	$9,2 \pm 1,0$	Мелкая
	<i>Orchesella bifasciata</i>	ПОВЕРХ	$122,3 \pm 45,1$	Крупная
	<i>Orchesella flavescens</i>	ПОВЕРХ	$184,5 \pm 32,0$	Крупная
	<i>Pseudosinella alba</i>	НИЖПОД	$4,4 \pm 0,5$	Мелкая
Dicyrtomidae	Dicyrtomidae g. sp.	ПОВЕРХ	$43,1 \pm 15,1$	Средняя
	<i>Ptenothrix</i> sp.	ПОВЕРХ	$22,5 \pm 10,8$	Средняя

* *Pogonognathellus* sp. относится по классификации Стебаевой (1970) к нижнеподстилочной жизненной форме, из-за малого количества глаз, однако данный вид обитает на поверхности почвы.

Так как верхнеподстилочные и нижнеподстилочные коллемболы статистически значимо не различались по изотопному составу С и N, в анализе и ниже по тексту они объединены в группу подстилочных коллембол.

Соотношение C/N варьировало для разных видов коллембол в интервале от $3,2 \pm 0,1$ (*Neanura muscorum*) до $4,7 \pm 0,2$ (*Folsomia quadrioculata*). Коллемболы отряда Symphypleona в целом имели более низкое соотношение C/N, чем остальные семейства (3,5 против 3,8, соответственно), однако эта разница не была статистически значима. Кроме того, поверхностные коллемболы имели меньшее значение C/N, чем подстилочные ($p = 0,046$), однако не отличались от почвенных ($3,7 \pm 0,1$, $4,1 \pm 0,1$ и $3,9 \pm 0,2$, соответственно). Соотношение C/N не коррелировало ни с $\delta^{13}\text{C}$, ни с $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол.

Специфичность изотопного состава разных групп коллембол

В естественных лесных сообществах мы обнаружили широкий диапазон значений изотопного состава коллембол, так как виды коллембол различались по величинам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в их тканях. Максимальная разница средних величин (диапазон изотопного состава) $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для разных видов колебалась от 3,6 до 7,4 и от 4,8 до 6,8, соответственно (средние значения $4,9 \pm 0,7$ и $5,7 \pm 0,3$, соответственно). Сопоставление наших данных с литературными, позволило нам более точно оценить средний диапазон изотопного состава внутри сообществ коллембол, который составил $4,1 \pm 0,3$ и $6,3 \pm 0,4$ для величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, соответственно (табл. 4.4).

Наименьшие значения $\delta^{13}\text{C}$ (около -29‰) были обнаружены в поверхностных коллемболах *Ptenothrix* sp., *Sminthuridae* g. sp. и *Isotoma viridis*, а также коллемболах рода *Orchesella*. Наибольшие значения $\delta^{13}\text{C}$ (около -23‰) были обнаружены в коллемболах семейства Neanuridae, имеющих специфический изотопный состав во всех исследованных биотопах (приложения, табл. 2п).

Наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ (около -4,5‰) были обнаружены в коллемболах семейства *Sminthuridae* и некоторых других семейств отряда Symphypleona. Наибольшие значения $\delta^{15}\text{N}$ (около 4,3‰) были характерны для коллембол семейств Neanuridae и Onychiuridae (приложения, табл. 3п). Набор видов в исследованных биотопах отличался, однако изотопный состав некоторых доминирующих видов (*Parisotoma notabilis*, *Pogonognathellus* sp., *Lepidocyrtus* sp., *Orchesella flavescens*, *Isotomiella minor*, *Protaphorura* sp., *Neanura muscorum*) был изучен почти во всех биотопах (рис. 4.1).

Таблица 4.4. Диапазон изотопного состава (разница между видами с максимальными и минимальными средними величинами $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$) внутри сообществ коллембол по нашим и литературным данным. В анализе использованы лесные биотопы, в которых представлен достаточный спектр экологических групп (см. материалы и методы) и виды, с повторностью $n > 1$.

Авторы	Биотоп	$\delta^{13}\text{C}_{\text{диапазон,}}\%$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{диапазон,}}\%$
Данная работа	Хвойный лес*	3,9	5,6
	Березняк разнотравный	4,8	4,4
	Смешанный лес	4,0	5,0
	Ельник-кисличник	3,9	5,9
	Ельник разнотравный	2,5	6,8
Scheu and Falca 2000	Буковый лес (Gottinger)		5,5
Chahartaghi et al. 2005	Буковый лес (Gottinger)		4,9
	Буковый лес (Solling)		8,0
	Буково-дубовый лес (Kranichsteiner)		6,8
Hishi et al. 2007	Кипарисовиковый лес	4,3	7,0
Pollierer et al. 2009	Буково-дубовый лес		8,5
Fiera 2014	Буково-еловый лес (Busteni)	5,2	7,2
	Буково-еловый лес (Sinaia)		6,2
Среднее значение		4,1	6,3
Стандартное отклонение		0,8	1,2

*Хвойный лес на Звенигородской биологической станции - объединены данные с 3 площадок: ельник разнотравный, ельник-кисличник и сосняк-черничник.

Для вычисления средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для семейств коллембол были использованы средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для видов. Каждое семейство было представлено от 1 до 5 видами (табл. 4.3). В пределах одного биотопа, было исследовано от 1 до 4 вида одного семейства. Величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ принимали низкие значения (2-3 и 0-1‰, соответственно) для семейств Tomoceridae, Dicyrtomidae, Isotomidae и Entomobryidae и высокие (5-6 и около 5‰, соответственно) – для семейств Onychiuridae и Neanuridae (абсолютные значения представлены в таблице 3п приложений).

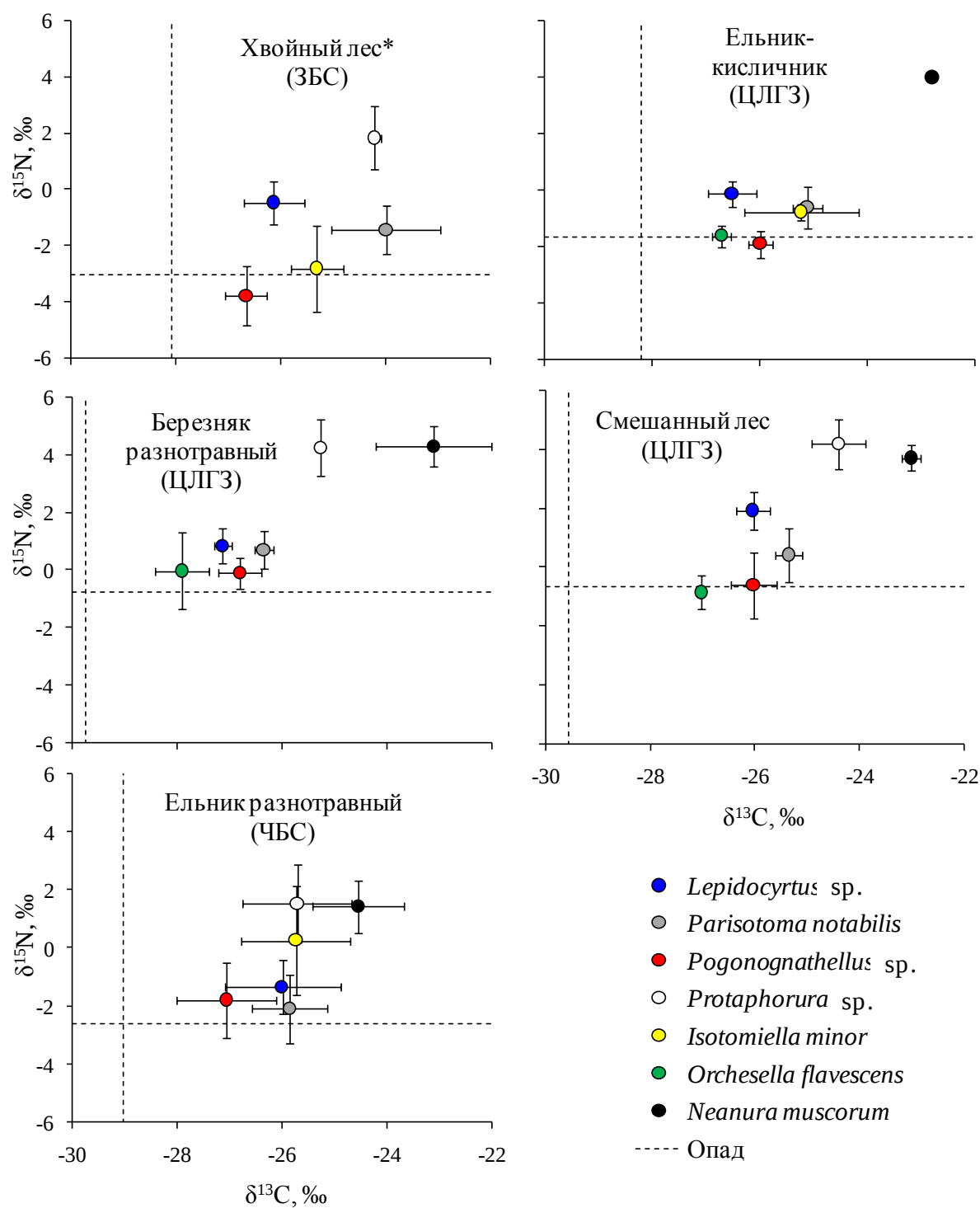


Рисунок 4.1. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) опада и наиболее многочисленных видов коллембол в лесных биотопах. Для опада показаны средние величины, для коллембол показаны средние величины и стандартное отклонение ($n = 3-21$). *Хвойный лес на Звенигородской биологической станции - объединены данные с 3 площадок: ельник разнотравный, ельник-кисличник и сосняк-черничник.

Для вычисления средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для жизненных форм коллембол, были использованы средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для видов. Так как верхнеподстилочные и нижнеподстилочные коллемболы статистически значимо не отличались по изотопному составу С и N, в анализе они объединены в группу подстилочных коллембол. Каждая жизненная форма была представлена от 3 до 8 видами (табл. 4.3). В пределах одного биотопа, было исследовано от 1 до 8 видов одной жизненной формы. Из-за специфического изотопного состава коллембол семейства Neanuridae (высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$), которые представлены подстилочными и поверхностно-обитающими коллемболами, нами было проведено два параллельных анализа – с включением видов этого семейства в анализируемые данные, и без них.

В большинстве биотопов было обнаружено последовательное увеличение $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ коллембол с глубиной обитания, особенно выраженное в анализе без видов семейства Neanuridae. 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). Включение в анализ видов семейства Neanuridae увеличивало величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ поверхностно-обитающих и подстилочных коллембол (абсолютные значения представлены в таблице 4п приложений).

Изотопный состав обитающих на разной глубине коллембол

Для того, чтобы более точно оценить зависимость изотопного состава коллембол от глубины их обитания, нами был разработан численный показатель вертикальной локализации вида коллембол (Н). Известно, что с глубиной обитания у коллембол уменьшается пигментация, количество глаз, размер, длина конечностей и прыгательная вилка (Стебаева 1970; Rusek 2007). Эти пять признаков равнозначно были использованы при оценке показателя Н. Каждая характеристика оценивалась от 0 до 1 (табл. 4.5). Таким образом, показатель Н мог принимать значения от 0 (глубокопочвенные виды) до 5 (поверхностно-обитающие виды). Высокий показатель Н имели поверхностно-обитающие коллемболы, средний – подстилочные и низкий – почвенные. Наиболее высокий показатель Н (4,5-5) был у *Orchesella flavescens*, *Pogonognathellus* sp. и *Isotoma viridis*, а наиболее низкий – у *Onychiurus* sp., *Protaphorura* sp. и *Isotomiella minor* (табл. 4.6).

Средние (по все биотопам) величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ видов коллембол статистически значимо зависели от показателя Н, увеличиваясь с глубиной. Из-за специфического изотопного состава коллембол семейства Neanuridae (высокие значения

$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$), которые представлены подстилочными и поверхностно-обитающими коллемболами, они были исключены из данного анализа.

Таблица 4.5. Признаки, использованные для оценки вертикальной локализации видов коллембол (показатель Н). Выраженность признака и соответствующие ей баллы от 0 до 1.

Пигментация	Количество глаз	Прыгательная вилка	Размер взрослых особей (мм)	Длина конечностей
Отсутствует	0	Отсутствует	< 1	Короткие
Слабая	0,35	Средняя	1-2	Средние
Средняя	0,65	Длинная	2-3	Длинные
Яркая	1		3-5	
			> 5	

Таблица 4.6. Оценки признаков, использованные для определения показателя Н, показатель Н и изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) разных видов коллембол. Объединены данные из разных биотопов. Каждый признак оценивался от 0 до 1. ПИГ – пигментация, ГЛА – количество глаз, ВИЛ – длина прыгательной вилки, РАЗ – размер тела, КОН – длина конечностей.

	ПИГ	ГЛА	ВИЛ	РАЗ	КОН	Сумма (Н)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$
<i>Orchesella flavescens</i>	1	1	1	1	1	5	1,1	-0,7
<i>Isotoma viridis</i>	1	1	1	1	0,5	4,5	1,5	-0,7
<i>Pogonognathellus</i> sp.	1	0,75	1	1	1	4,75	1,9	-0,3
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	0,65	1	1	0,75	0,5	3,9	2,8	0,6
<i>Pseudosinella alba</i>	0,35	0,25	1	0,5	0,5	2,6	3,1	0,7
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0,35	0,25	1	0,25	0,5	2,35	3,1	1,0
<i>Isotomiella minor</i>	0	0	1	0	0,5	1,5	3,2	1,7
<i>Desoria</i> sp.	1	1	1	0,5	0,5	4	3,4	1,7
<i>Parisotoma notabilis</i>	0,35	0,5	1	0,25	0,5	2,6	3,5	1,8
<i>Onychiurus</i> sp.	0	0	0	0,75	0	0,75	3,5	4,3
<i>Protaphorura</i> sp.	0	0	0,5	0,5	0	1	3,9	4,5
Виды, не включенные в анализ (семейство Neanuridae)								
<i>Neanura muscorum</i>	1	0,5	0	0,75	0	2,25	5,4	4,5
<i>Pseudocharutes</i> sp.	1	1	0	0,5	0	2,5	4,6	4,8

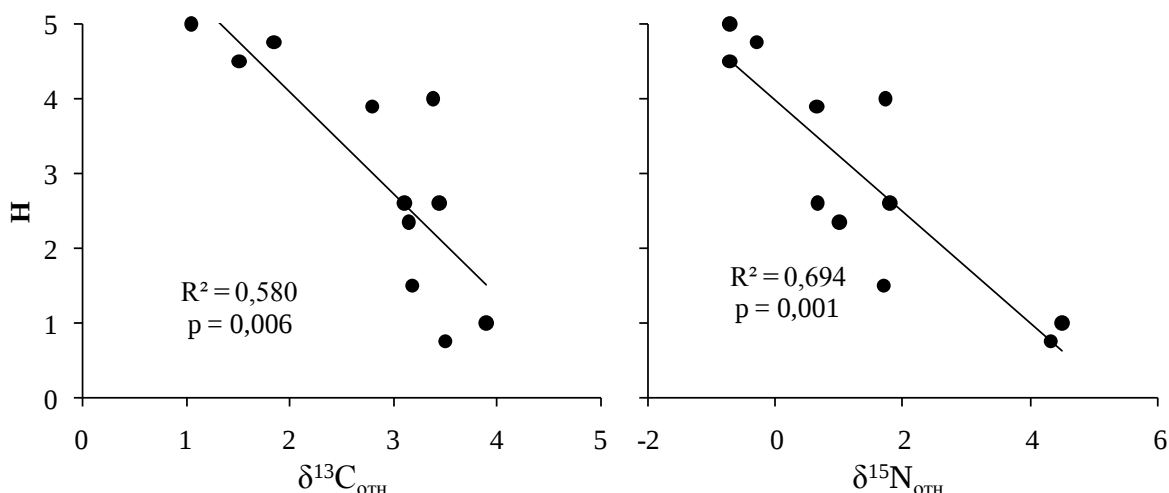


Рисунок 4.2. Зависимость изотопного состава ($\delta^{13}C_{отн}$ и $\delta^{15}N_{отн}$, ось абсцисс) разных видов коллембол от показателя их вертикальной локализации (H, ось ординат). Одна точка показывает среднее значение изотопного состава для вида ($n = 5-116$). Объединены данные из разных биотопов. Анализ был проведен исключая коллембол семейства Neanuridae.

Степень трофической специализации разных видов коллембол

Для оценки степени трофической специализации, мы сравнивали внутривидовую вариацию изотопного состава разных видов коллембол. Чем выше вариация изотопного состава в пределах вида, тем более разнородный по изотопному составу пищевой материал он потребляет, то есть разные особи этого вида могут питаться разными пищевыми объектами. Соответственно, чем меньше вариация изотопного состава, тем более трофически специализирован данный вид. Внутривидовая вариация значений $\delta^{13}C$ была минимальна для *Lepidocyrtus* sp. и *Orchesella flavescens* и максимальна для *Protaphorura* sp. (0,7 и 1,5‰, соответственно). Внутривидовая вариация значений $\delta^{15}N$ была минимальна для Dicyrtomidae g. sp. и максимальна для *Protaphorura* sp. (0,6 и 1,9‰, соответственно). В среднем, внутривидовая вариация величин $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ в пределах вида коллембол составила 0,9 и 1,6‰, соответственно (табл. 4.7).

Устойчивость трофического положения коллембол в разных биотопах

Нормированный на опад изотопный состав ($\delta^{13}C_{отн}$ и $\delta^{15}N_{отн}$) отдельных видов коллембол, в целом, сохранял свою специфичность в разных биотопах (рис. 4.2). Однако изменчивость изотопного состава между биотопами была в разной степени выражена для разных видов. Фактор «биотоп» не влиял на значения $\delta^{13}C_{отн}$ для *Isotomiella minor* и на значения $\delta^{15}N_{отн}$ для *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Protaphorura* sp. и *Neanura*

muscorum. В разных биотопах наиболее устойчивым был изотопный состав *Isotomiella minor* и *Protaphorura* sp., а наименее устойчивым - *Orchesella flavescens*, *Pogonognathellus* sp. и *Lepidocyrtus* sp. (табл. 4.8). Разница изотопного состава, показанная для коллембол разных семейств и жизненных форм сохранялась в разных биотопах. Наиболее устойчивыми были величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ подстилочных коллембол и $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ семейства Isotomidae (рис. 4.4, 4.5).

Таблица 4.7. Внутривидовая вариация (интерперцентильный размах между 20 и 80 перцентилем) величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных видов коллембол. При анализе видов были использованы отдельные особи коллембол из одного биотопа (n = 3-59).

Вид	n	Вариация $\delta^{13}\text{C}$	SD	Вариация $\delta^{15}\text{N}$	SD	Суммарная вариация
Dicyrtomidae g. sp.	2	1,0	0,2	0,6	0,1	1,6
<i>Neanura muscorum</i>	2	0,9	0,8	0,9	0,1	1,8
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	6	0,7	0,4	1,1	0,5	1,8
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	0,8	0,7	1,4	0,6	2,2
<i>Orchesella flavescens</i>	5	0,7	0,5	1,7	0,9	2,4
<i>Pogonognathellus</i> sp.	8	0,9	0,4	1,6	0,7	2,5
<i>Orchesella bifasciata</i>	2	0,8	0,1	1,7	0,7	2,5
<i>Protaphorura</i> sp.	2	1,5	0,7	1,9	0,4	3,4
Среднее	44	0,9	0,5	1,6	0,9	2,5

Таблица 4.8. Влияние биотопа на изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) наиболее многочисленных видов коллембол (результаты однофакторного дисперсионного анализа). В анализе использован изотопный состав отдельных особей коллембол (n = 13-116); использованы все биотопы, в которых был представлен анализируемый вид (n = 4-8). Серым цветом выделено статистически не значимое влияние (p > 0,05).

Вид	d.f.	$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$		$\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$		$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$	
		F	p	F	p	F	p
<i>Orchesella flavescens</i>	5	6,7	<0,0001	15,4	<0,0001	10,4	<0,0001
<i>Pogonognathellus</i> sp.	7	33,7	<0,0001	3,3	0,0035	14,1	<0,0001
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	7,7	<0,0001	4,2	0,0052	5,7	<0,0001
<i>Isotomiella minor</i>	3	0,4	0,7652	2,0	0,2211	1,0	0,4834
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	4,5	0,0029	1,2	0,3402	2,6	0,0107
<i>Protaphorura</i> sp.	3	3,9	0,0271	0,7	0,5799	1,7	0,1491
<i>Neanura muscorum</i>	3	7,1	0,0094	2,9	0,0968	4,4	0,0084

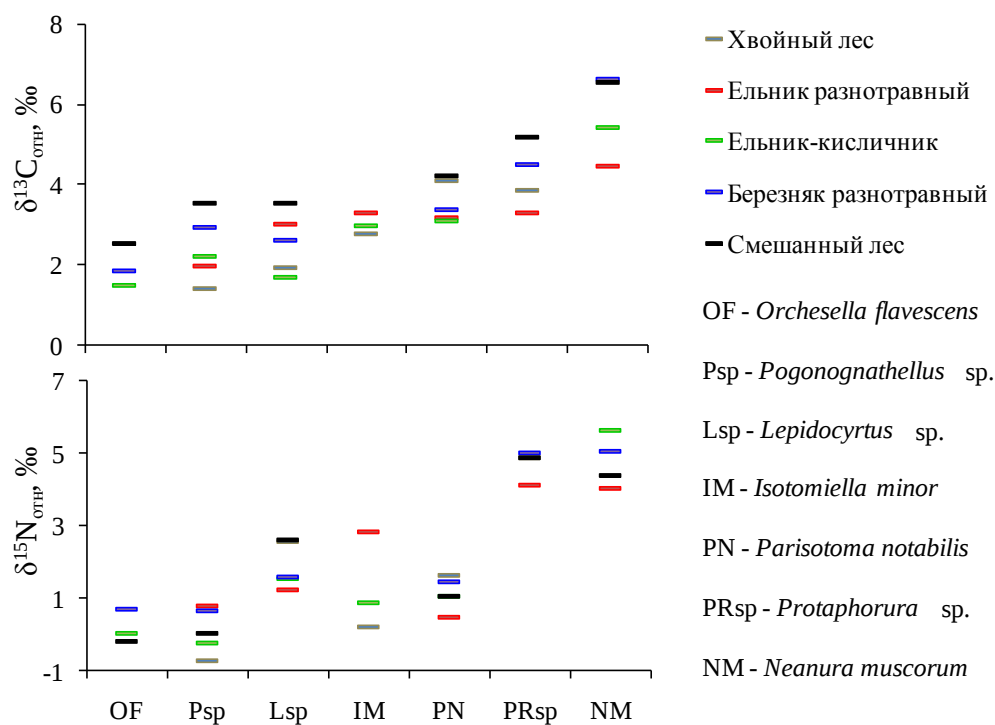


Рисунок 4.3. Сравнение изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, верхний график) и азота ($\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, нижний график) коллембол в лесных биотопах. Средние величины ($n = 3-21$).

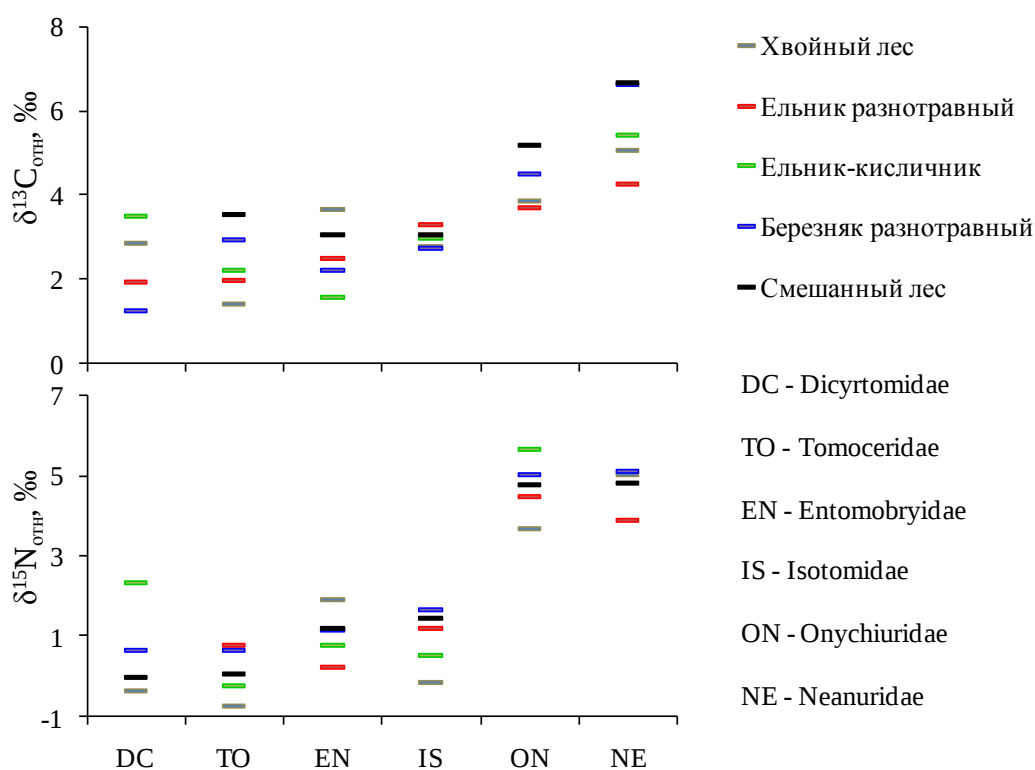


Рисунок 4.4. Сравнение изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) наиболее многочисленных семейств коллембол в разных лесных биотопах. Средние величины ($n = 1-4$).

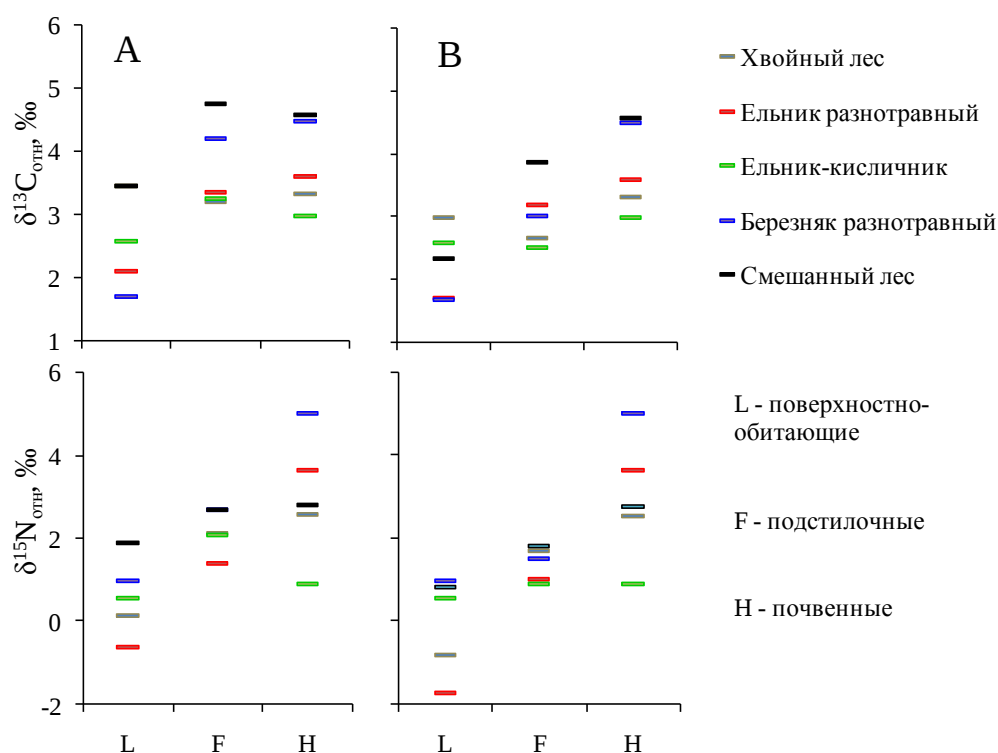


Рисунок 4.5. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) разных жизненных форм коллембол в лесных биотопах. Общий анализ (А) и анализ, исключая виды семейства Neanuridae (В). Средние величины ($n = 1-8$).

Таблица 4.9. Средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ разных семейств и жизненных форм коллембол. Данные из всех исследованных лесных биотопов объединены. В анализе жизненных форм исключены виды семейства Neanuridae. SD – стандартное отклонение. Группы, помеченные одной буквой, в пределах одного раздела статистически значимо не различаются (homogenous groups, unequal N HSD-test, $p < 0,05$). Одна статистическая повторность (n) представлена средней величиной $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ или $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для вида в биотопе.

Семейство	n	Среднее $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$	SD		Среднее $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$	SD	
Sminthuridae	3	2,2	1,4	a	0,3	1,9	a
Tomoceridae	8	2,4	0,9	a	-0,1	0,6	a
Dicyrtomidae	9	2,4	1,2	a	-0,1	2,3	a
Entomobryidae	18	2,4	1,4	a	0,5	1,5	a
Isotomidae	20	3,0	0,9	a	0,9	1,3	a
Onychiuridae	6	4,1	0,7	ab	4,4	0,7	b
Neanuridae	8	5,5	1,0	b	4,6	0,7	b
<i>Жизненная форма</i>							
Поверхностно-обитающие	36	2,2	1,2	a	-0,1	1,6	a
Подстилочные	21	3,2	0,7	b	1,3	0,8	b
Почвенные	10	3,8	0,7	b	3,1	1,9	c

Данные из разных биотопов были объединены для общего анализа. Для вычисления средних по всем биотопам значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для семейств и жизненных форм коллембол, были использованы средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для видов в биотопе. В анализе были использованы данные из всех исследованных биотопов (табл. 4.2). Исследованные семейства коллембол объединились в две большие группы по изотопному составу. Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и особенно значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ были выше для семейств Neanuridae и Onychiuridae, чем для остальных семейств. Разные жизненные формы коллембол статистически значимо различались по изотопному составу – содержание ^{13}C и ^{15}N повышалось с глубиной обитания, хотя значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ были сходны для подстилочных и почвенных коллембол (табл. 4.9, рис. 4.6).

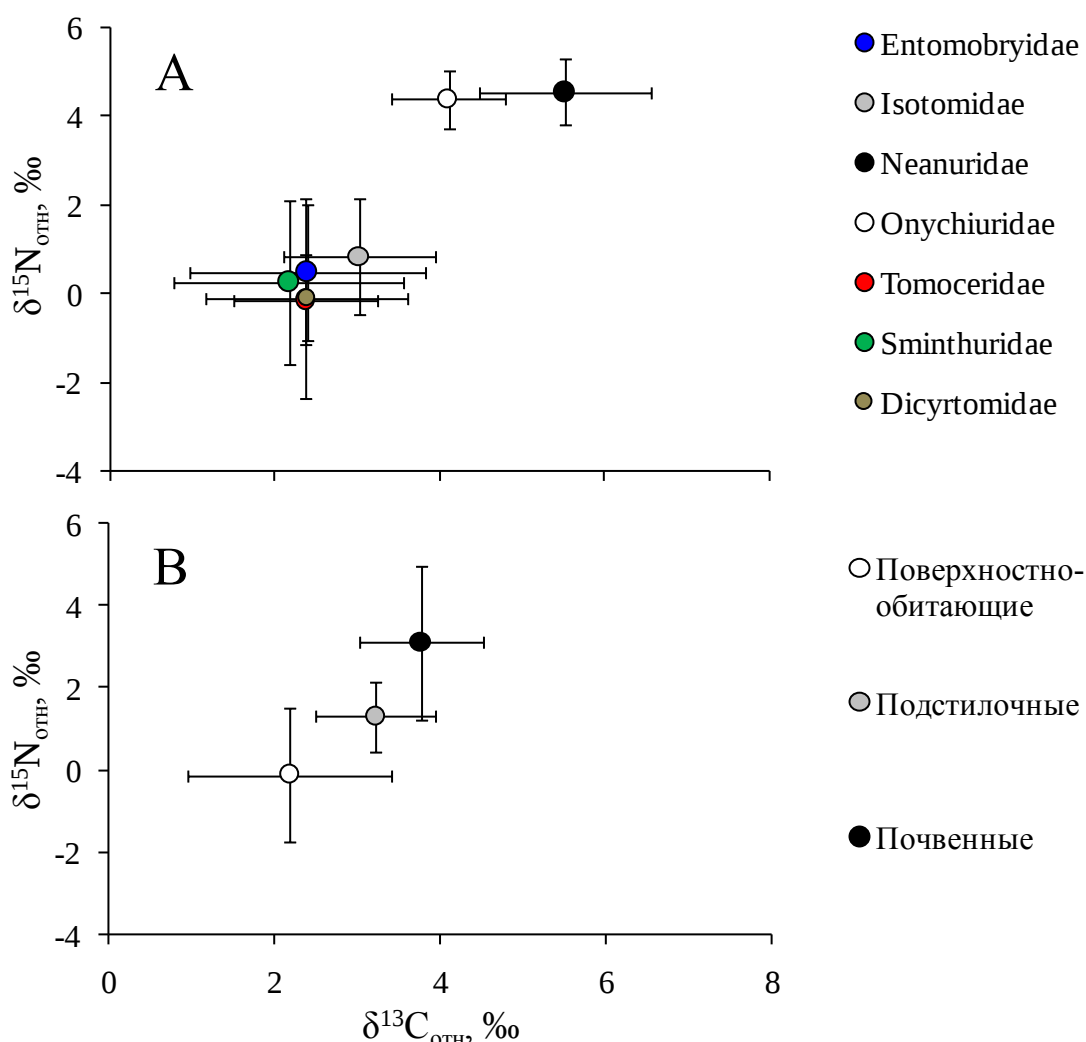


Рисунок 4.6. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) коллембол разных семейств (А, n = 3-20) и жизненных форм (В, n = 10-21). Объединены данные из всех исследованных биотопов. Показаны средние величины и стандартное отклонение.

Трофические группировки коллембол

По литературным данным о питании, а также особенностям изотопного состава разных видов коллембол, мы выделили четыре основные трофические группировки коллембол (рис. 4.7). Средние величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для трофических группировок коллембол, были вычислены путем усреднения средних значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для видов. Некоторые виды одного семейства, относящиеся к разным жизненным формам, были отнесены в разные трофические группировки (например, поверхностно-обитающая *Orchesella flavescens* и подстилочный *Lepidocyrtus* sp.; поверхностно-обитающая *Isotoma viridis* и почвенная *Isotomiella minor*). В то же время коллемболы семейства Neanuridae были выделены в отдельную группу, так как имели изотопный состав, характерный для хищников. Все выделенные трофические группировки, кроме почвенных сапрофагов и подстилочных хищников, статистически значимо отличались по $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ (табл. 4.10). Последние две группы были выделены, так как виды, которые их представляют, обитают в разных горизонтах подстилки и имеют разный тип ротового аппарата. Разница изотопного состава между выделенными нами трофическими группировками сохранялась в разных биотопах (рис. 4.8).

Трофическая группировка **эпигейных фикофагов/микробофагов** объединила виды, обитающие на поверхности почвы, в свежем опаде или активно перемещающиеся по растениям. 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. В эту группировку вошли поверхностно-обитающие коллемболы семейств Tomoceridae, Entomobryidae, Isotomidae и отряда Symphypleona: *Orchesella flavescens*, *Orchesella bifasciata*, *Isotoma viridis*, *Pogonognathellus* sp., *Ptenothrix* sp., Dicyrtomidae g. spp., Sminthuridae g. spp. и Katiannidae g. sp.

Это, в большинстве своем, крупные подвижные коллемболы с развитым зрением, пигментацией и прыгательной вилкой. Мандибулы с развитой молярной пластинкой. 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 могут ассимилировать легкодоступные органические соединения на живых растениях (нектар, пыльца, экссудаты) и свежем опаде (растворимые компоненты, пептиды), а также питаться эпифитными микроорганизмами и ранними колонизаторами опада. Эпифитные дрожжи осваивают экссудаты живых растений (Глушакова 2006) и могут служить одним из пищевых ресурсов эпигейных фикофагов. Долю в рационе данной группировки может играть падь тлей, попадающая на поверхность почвы (Seeger and Filser 2008). Ассимиляция

свежезафиксированного растениями С была показана для данной группировки (глава 5). Низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ эпигейных фикофагов относительно других коллембол могут быть объяснены тем, что поедая несосудистые растения, они осваивают углерод, зафиксированный в припочвенном слое воздуха, который обеднен ^{13}C (Brooks et al. 1997).

Анализ ферментативной активности кишечника *Tomocerus minor* и *Isotoma viridis* показал хитиназную и трегалазную активность, что свидетельствует о способности переваривать клеточные стенки грибов, а также внутреннее содержимое клеток грибов, лишайников, актиномицетов и некоторых бактерий (Berg et al. 2004).

В кишечнике крупной поверхностно-обитающей коллемболы *Tomocerus varius* было обнаружено 65% материала растительного происхождения и 35% - грибного (Hasegawa and Takeda 1995). Anderson and Healey (1972) обнаружили в желудке *Orchesella flavescens*, *Tomocerus minor* и *Tomocerus (Pogonognathellus) longicornis* 9, 39 и 46% грибного материала среди частиц более 10 мкм, соответственно. Это свидетельствует о возможной трофической неоднородности группы (*O. flavescens* явно меньше питается грибами, чем виды рода *Tomocerus* [*Pogonognathellus*]). Anderson and Healey (1972) связывают разницу в доле поглощенного грибного материала с предпочтениями к разным микрообитаниям. Действительно, в нашем исследовании, *Orchesella flavescens* имела, в среднем, более низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, чем *Pogonognathellus* sp. и более высокий коэффициент Н (табл. 4.6). Неоднородность трофической группировки поверхностных фикофагов подтверждается широким диапазоном значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$: разница между видами с максимальными и минимальными значениями $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в пределах биотопа составляет в среднем $2,2 \pm 0,3$ и $2,9 \pm 0,5\%$, соответственно (что, по крайней мере, в два раза превышает разницу между видами в других трофических группировках). Возможно, впоследствии из данной группировки будут выделены атмобионтные коллемболы, активно перемещающиеся по растениям: виды рода *Orchesella*, а также ряд видов отряда Symphypleona, для которого характерны низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ (Кузнецова и др. 2014). Однако, для этого необходимы более подробные данные по питанию и изотопному составу перечисленных видов.

Chahartaghi et al. (2005) отнесли коллембол отряда Symphypleona (*Sminthurinus aureus*, *Dicyrtomina minuta* и *Dicyrtoma fusca*) к группе фикофагов и фитофагов, тогда как *Orchesella flavescens* и *Pogonognathellus longicornis* – к группе первичных сапрофагов (питание подстилкой и микроорганизмами). Наши данные, однако, не показали значительной разницы между вышеназванными группами. В исследовании Fiera (2014) *Pogonognathellus longicornis* был классифицирован как фитофаг.

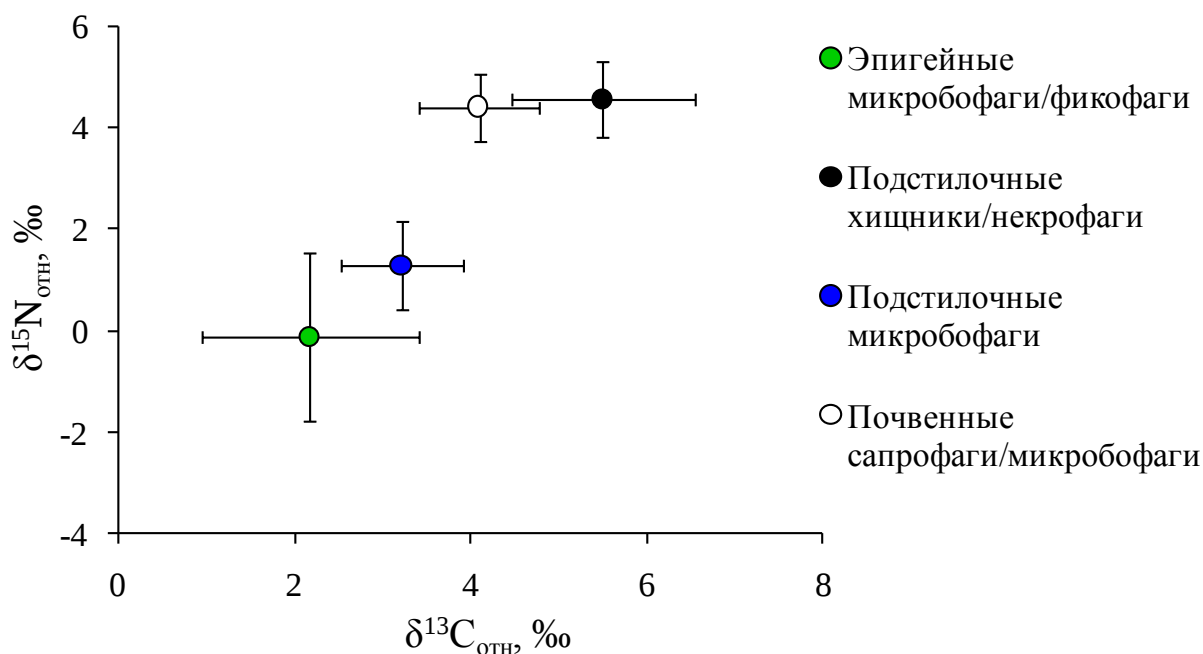


Рисунок 4.7. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) коллембол разных трофических группировок ($n = 6-36$). Объединены данные из всех исследованных биотопов. Показаны средние величины и стандартное отклонение.

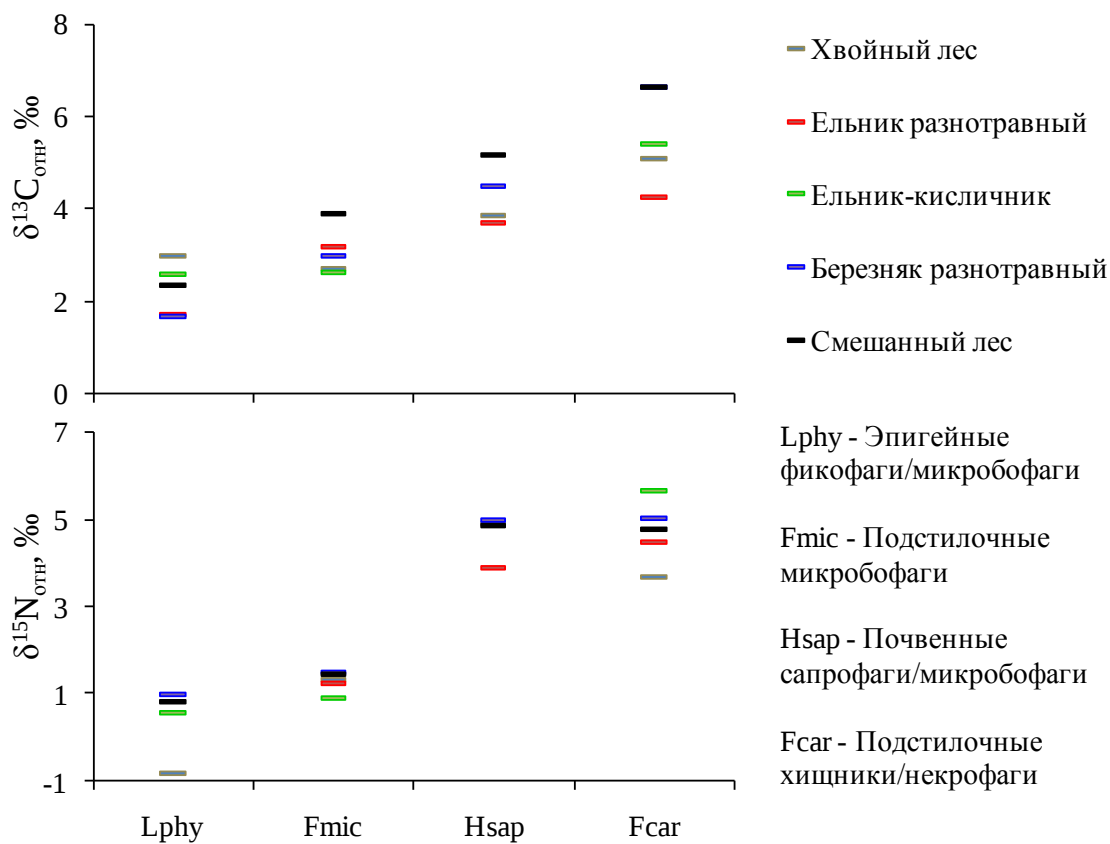


Рисунок 4.8. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) трофических группировок коллембол в лесных биотопах. Средние величины ($n = 1-8$).

Таблица 4.10. Средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ коллембол разных трофических группировок. Данные из всех исследованных лесных биотопов объединены. SD – стандартное отклонение. Группы, помеченные одной буквой, в пределах одного раздела статистически значимо не различаются (homogenous groups, unequal N HSD-test, $p < 0,05$). Одна статистическая повторность (n) представлена средней величиной $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ или $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для вида в биотопе.

Трофическая группировка	n	Среднее $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$	SD		Среднее $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$	SD	
Эпигейные фиикофаги/микробофаги	36	2,2	1,2	a	-0,1	1,6	a
Подстилочные микробофаги	25	3,2	0,7	b	1,3	0,9	b
Почвенные сапрофаги/микробофаги	6	4,1	0,7	bc	4,4	0,7	c
Подстилочные хищники/некрофаги	8	5,5	1,0	c	4,6	0,7	c

В общей компартментализации почвенной трофической сети, Pollierer et al. (2009) отнесли виды *Orchesella villosa* и *Dicyrtoma minuta* к группе сапрофагов, а *Tomocerus* spp. ($\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ около 4‰) – к микофагам/хищникам. В этом исследовании перечисленные виды коллембол были обогащены ^{13}C относительно опада примерно на 3‰, тогда как по нашим данным коллемболы, объединенные в группу поверхностных фиикофагов, имели более низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, являющиеся индикатором потребления углерода несосудистых растений.

Трофическая группировка **подстилочных микробофагов** объединила большую часть видов, населяющих подстилку. 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. В эту группировку вошли коллемболы, в основном относящиеся к семействам Entomobryidae и Isotomidae: *Parisotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *Desoria* sp., Isotomidae g. sp., *Lepidocyrtus* sp., *Pseudosinella alba*, Arrhopalitidae g. sp., Hypogastruridae g. sp. Кроме того, в эту группировку вошел почвенный вид *Isotomiella minor*, так как изотопный состав этого вида был характерен для подстилочных микробофагов.

Данная группа объединила наиболее многочисленные виды коллембол лесных почвенных сообществ. Это мелкие и среднего размера коллемболы, обитающие в толще подстилки, в основном в ферментативном горизонте (F). Мандибулы с молярной пластинкой. Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, характерные для данной группы, свидетельствуют

о питании сапротрофными микроорганизмами (в модельной детритной пищевой цепи, средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ коллембол были 3,6 и 1,5‰, глава 3). Прямая трофическая зависимость подстилочных коллембол от сапротрофных микроорганизмов – деструкторов опада подтверждается одинаковыми значениями $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в разных биотопах (рис. 4.5, 4.8).

По данным Berg et al. (2004) многие коллемболы данной группы имеют целлюлазную активность, однако изотопный состав свидетельствует, что непосредственная ассимиляция ОВ опада играет для них гораздо меньшую роль, чем ассимиляция ОВ микроорганизмов. Кроме того, Berg et al. (2004) предполагают, что разные виды коллембол могут использовать разные пищевые стратегии. Например, *Lepidocyrtus lignorum* ищет активный мицелий, в то время как *Parisotoma notabilis* может питаться и неактивным. В нашем исследовании, эти два вида (*Lepidocyrtus* sp. являлся *Lepidocyrtus lignorum*, либо очень близким видом) достаточно сильно отличались по значениям $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, что, вероятнее всего, отражает вертикальное распределение – *Lepidocyrtus* sp. более поверхностный вид, чем *Parisotoma notabilis* (показатель Н = 3,9 и 2,6, соответственно). Кроме того, *Lepidocyrtus* sp., в отличие от *Parisotoma notabilis* мог немного менять трофическую позицию, в зависимости от биотопа (табл. 4.8). Вероятно, разные виды внутри трофической группировки подстилочных микробофагов, при сходных пищевых объектах, могут использовать разные пищевые стратегии.

Анализ кишечника *Lepidocyrtus lignorum* показал увеличение доли потребляемого грибного материала относительно поверхностно-обитающих видов (одинаковые доли материала растительного и грибного происхождения в кишечнике, Hasegawa and Takeda 1995). В кишечнике коллембол *Lepidocyrtus cyaneus*, *Parisotoma notabilis* и *Isotomiella minor* преобладали грибные гифы и споры, присутствовал аморфный растительный материал (Hagvar and Kjondal 1981).

Не смотря на то, что в кишечнике подстилочных микробофагов часто обнаруживают растительные остатки, изотопный состав этих коллембол предполагает, что прямая ассимиляция органических веществ растительного происхождения имеет значительно меньшее значение, чем ассимиляция микробной биомассы. Измельченные растительные остатки выходят из кишечника и вновь служат пищевым субстратом для микроорганизмов (Wardle and Lavelle 1997). Группировка подстилочных микробофагов представляет собой «классических» сапрофагов. Сходные с данной группировкой виды были выделены в трофическую гильдию первичных сапрофагов Fiera (2014). Автор считает, что эти коллемболы питаются подстилкой с микробной биомассой, в нашем же

исследовании они классифицированы как микробофаги. Аналогичным образом, виды, которые к ней относятся, классифицировались ранее как первичные и вторичные сапрофаги (Scheu and Falca 2000; Chahartaghi et al. 2005). Сходные значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ часто характерны для клещей отряда Oribatida, классифицируемых также как первичные и вторичные сапрофаги (Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011).

Трофическая группировка **почвенных сапрофагов/микробофагов** объединила виды семейства Onychiuridae, которые обитают в нижних слоях подстилки и гумусовом горизонте почвы. 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. В эту группировку вошли коллемболы: *Protaphorura* sp., *Onychiurus* sp., Onychiuridae g. sp.

Эти коллемболы лишены пигментации, глаз и имеют короткие конечности, в связи с почвенным образом жизни. Мандибулы с молярной пластинкой. Высокое содержание ^{15}N и ^{13}C почвенных сапрофагов, 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 преимущественно питаются сапротрофными микроорганизмами. Jorgensen et al. (2005) показали активное питание *Protaphorura armata* на плесневом грибе *Aspergillus niger*. С другой стороны, сильное обогащение ^{15}N и широкая внутривидовая вариация величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ *Protaphorura* sp. (табл. 4.7) свидетельствует о том, что почвенные сапрофаги осваивают разные пищевые ресурсы. Вероятно, почвенные коллемболы могут получать часть азота от микоризных грибов (высокие значения ^{15}N). Питание микоризными грибами отчасти подтверждают результаты нашего другого эксперимента, где свежезафиксированный C активно ассимилировался почвенными коллемболами семейства Onychiuridae (глава 5).

По-видимому, почвенные сапрофаги/микробофаги питаются как сапротрофными микроорганизмами, которые осваивают опад высокой степени разложенности и стабилизированное органическое вещество почвы, так и микоризными грибами.

Исследования кишечника данной трофической группировки показывают высокую долю потребляемого растительного детрита. Hagvar and Kjondal (1981) обнаружили значительное содержание аморфного материала наряду с гифами и спорами грибов в кишечнике *Onychiurus absoloni* и *Onychiurus armatus*. Hasegawa and Takeda (1995) обнаружили, что 82% материала в кишечнике *Onychiurus flavescens* имеет растительное происхождение. В нижней части подстилки грибная биомасса представлена в основном

мицелием, так что высокая доля растительного материала, вероятно, попадает в кишечник коллембол из-за невозможности отделить микроорганизмы от субстрата.

Изотопный состав данной группировки не исключает хищный образ жизни – возможность потребления животной пищи показана для некоторых видов Onychiuridae (Чернова и др. 2007). Ранее, коллемболы семейства Onychiuridae были классифицированы как вторичные сапрофаги или микофаги/хищники (Chahartaghi et al. 2005; Pollierer et al. 2009; Fiera 2014). *Protaphorura boedvarssoni* показала высокую трегалазную активность, что авторы связали с потреблением метаболически активного мицелия грибов (Berg et al. 2004).

Трофическая группировка **подстилочных хищников/некрофагов** объединила виды семейства Neanuridae, представленные в нашем исследовании подстилочными и поверхностно-обитающими формами подсемейств Neanurinae и Psedocharutinae: *Neanura muscorum*, *Pseudachorutes* sp., Neanuridae g. sp. Они обогащены ^{13}C в среднем на $5,5 \pm 0,3\text{‰}$ и ^{15}N на $4,6 \pm 0,2\text{‰}$ относительно опада.

Представители семейства Neanuridae обитают, в основном, в верхней части подстилки. Это среднего размера и крупные коллемболы, как правило, темно-серого или темно-синего цвета. Основная отличительная черта этого семейства - отсутствие молярной пластинки на мандибулах, при этом ротовой аппарат сильно видоизменен (Cassagnau 1968). Внутри семейства наблюдается изменчивость морфологии ротовых частей: Dunger (1964) выделил «кусательный» тип у родов *Friesea* и *Anurida* и колюще-сосущий тип у коллембол подсемейств Neanurinae и Psedocharutinae, изученных в нашем исследовании. Специфика ротового аппарата предполагает, что семейство Neanuridae имеет тип питания отличный от других коллембол, что подтверждается и изотопным составом – у коллембол данной группировки всегда высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$. Характерный представитель этой группировки, *Neanura muscorum*, проявляет высокую пищевую специализацию (табл. 4.7). Вероятно, подстилочные хищники осваивают какой-то определенный ресурс.

Большинство авторов предполагают, что коллемболы данного семейства питаются внутренним содержимым клеток и тканей и другими питательными субстратами в виде растворов, всасывая их - в кишечнике Neanuridae отсутствует грубый материал (Singh 1969). Berg et al. (2004) не обнаружили хитиназной активности у коллембол семейства Neanuridae и предположили, что они питаются внутренним содержимым мицелия, прокалывая его. Однако, большинство коллембол, для которых обнаружена микофагия, не

имеют таких высоких значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$. Однако, есть сведения, что протеины в грибах обогащены ^{13}C и ^{15}N относительно хитина клеточных стенок (Hobbie et al. 2012).

Немного более низкое отношение C/N (в среднем 3,7), относительно других группировок говорит о богатой азотом пище. В исследованиях изотопного состава коллембол, чаще всего предполагают хищный образ жизни Neanuridae (Chahartaghi 2005; Fiera 2014; Кузнецова и др. 2014). Малая вариация значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ указывает на определенный вид жертв. Пищевую избирательность подтверждает то, что в коллемболах вида *Neanura muscorum* не был обнаружен углерод корневых выделений, который часто обнаруживался в телах хищных клещей, вероятно, полифагов (см. глава 5). Так как Neanuridae обитают в подстилке, их потенциальной жертвой могут быть подстилочные микробофаги. *Neanura muscorum* была обогащена относительно наиболее многочисленной в подстилке *Parisetoma notabilis* на 3,5‰ по $\delta^{15}\text{N}$ и на 1,9‰ по $\delta^{13}\text{C}$. Такая разница значений $\delta^{15}\text{N}$ характерна в системе хищник-жертва, однако разница значений $\delta^{13}\text{C}$ очень высока. Наиболее вероятно хищничество Neanuridae на подстилочных нематодах и энхитреидах. Для почвенных червей характерны высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ (Pollierer et al. 2009). В исследовании Schmidt et al. (2004) энхитреиды в среднем на 5‰ были обогащены ^{13}C относительно растительного материала. Кроме того, было показано, что энхитреиды в меньшей степени, чем другие почвенные животные зависят от облегченного ^{13}C «корневого» углерода (Ostle et al. 2007). Питание Neanuridae на пищевом объекте, который непосредственно связан с опадом, подтверждается тем, что нормирование на опад значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол этого семейства значительно снижает дисперсию общего среднего по биотопам (табл. 4.8). Прямые доказательства хищничества подсемейств Neanurinae и Pseudocharutinae, которые были исследованы в данной работе, отсутствуют, однако есть свидетельства питания коллембол подсемейства Friesinae на коловратках, других коллемболах и их яйцах (Petersen 1971; Christian 1989; Deharveng and Bedos 1991). Малоподвижность и отсутствие специальных конечностей, которые позволяли бы удерживать жертву, характерные для большинства Neanuridae, ставят под сомнение вывод о хищном образе жизни этих коллембол. Возможно, они питаются уже мертвыми животными, то есть являются некрофагами. Данное предположение также не было проверено для Neanurinae и Pseudocharutinae, хотя было показано, что *Friesia mirabilis* не проявляет интерес к мертвым телам других коллембол (Poole 1959).

Существует критика колюще-сосущего принципа действия ротового аппарата Neanuridae (Adams 1976). Детальное исследование ротовых частей *Ceratrimera leleupi* (Neanuridae) под сканирующим электронным микроскопом показало, что ротовые части

этой коллемболы скорее способны к обратнопоступательному движению. Проанализировав морфологию ротового аппарата, Adams (1976) пришел к выводу, что эта коллембола может питаться бактериями или спорами грибов. Однако питание микроорганизмами не объясняет специфичности изотопного состава Neanuridae.

Таким образом, наиболее вероятно специализированное питание группировки подстилочных хищников на мелких подстилочных червях-сапрофагах, или других организмах, обогащенных ^{13}C относительно подстилки. Для окончательного выяснения пищевых объектов коллембол семейства Neanuridae требуются дополнительные лабораторные эксперименты в микрокосмах по питанию и исследованию поведения этих коллембол в природе.

Обсуждение результатов

Микробофагия и трофическая специализация коллембол

Анализ изотопного состава C и N помогает идентифицировать вероятные пищевые объекты животных, а диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в пределах сообщества - их разнообразие. В исследованных нами природных сообществах разные виды коллембол имели разные величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, что предполагает неоднородность группы по пищевым связям. Величина $\delta^{15}\text{N}$ в тканях животного, в значительной степени, определяется трофическим уровнем, которое оно занимает, в то время как величина $\delta^{13}\text{C}$ определяется осваиваемыми ресурсами. Широкий диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ в сообществах коллембол указывает на то, что разные виды коллембол относятся к разным трофическим уровням, а широкий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ – на освоение разных базовых ресурсов. Данное заключение имеет некоторые допущения, например, разные ресурсы могут значительно отличаться по значениям $\delta^{15}\text{N}$, а сильное трофическое фракционирование $\delta^{13}\text{C}$ показано для детритных трофических цепей (см. глава 3). Средний шаг трофического фракционирования N для коллембол был оценен в 3,9‰ (Semenina and Tiunov 2011). Однако «слепое» применение величины трофического фракционирования $\delta^{15}\text{N}$ не подходит для почвенных сообществ, которые базируются на широком спектре ресурсов (Oelbermann and Scheu 2010). На базовом уровне детритных трофических сетей трофическое фракционирование N гораздо ниже (см. глава 3).

Колебания диапазона средних величин $\delta^{15}\text{N}$ разных видов коллембол в одном сообществе от 4,4 до 8,5 предполагает, что в разных экосистемах дифференциация видов коллембол по трофическим уровням может быть выражена в разной степени. Разница трофических позиций между видами больше выражена в развитых устойчивых

сообществах, что делает возможным использование диапазона значений изотопного состава при оценке устойчивости сообщества (см. глава 6). Кроме того, колебания диапазона значений $\delta^{15}\text{N}$ могут отражать доступность разных ресурсов в конкретном биотопе. Так, мхи, лишайники и водоросли значительно обеднены ^{15}N (Solga et al. 2005). Их наличие в рационе определенных видов коллембол может сильно влиять на среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ вида, расширяя или сужая общий диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ в сообществе за счет снижения минимальных величин $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 4.10). Действительно, наибольший диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ в нашем исследовании был обнаружен в ельнике разнотравном – древостой в данном биотопе был достаточно сильно разрежен, что позволяло активно развиваться наземным бриофитам и водорослям (рис. 4.9).

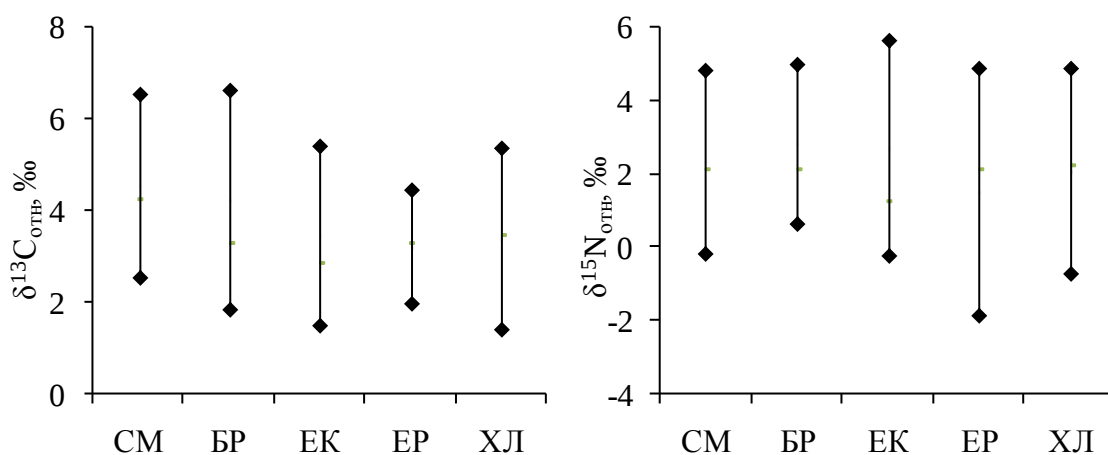


Рисунок 4.9. Минимальные, максимальные и средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в коллемболах разных биотопов. В анализе использованы средние величины изотопного состава для видов и лесные биотопы, в которых представлен достаточный спектр экологических групп (см. материалы и методы). СМ – смешанный лес, БР – березняк разнотравный, ЕК – ельник-кисличник, ЕР – ельник разнотравный, ХЛ – хвойный лес.

Большая, по сравнению с трофическим фракционированием, разница значений $\delta^{13}\text{C}$ между пищевыми субстратами позволяет различить организмы, которые относятся к разным пищевым цепям или потребляют разные химические компоненты органического вещества, отличные по $\delta^{13}\text{C}$ (Bowling et al. 2008). При микробном разложении растительных остатков, трофическое фракционирование принимает высокие значения (3,6‰, см. главу 3). Это позволяет нам отделить коллембол, которые потребляют сапротрофные микроорганизмы (высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$), от коллембол, которые питаются непосредственно растительным материалом, водорослями или

микроорганизмами, которые входят в пастбищные цепи (низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, рис. 4.10). Большинство подстилочных видов коллембол обогащены относительно опада более чем на 3‰, что говорит о микробофагии на сапротрофных микроорганизмах как об основной пищевой стратегии этой группы. С другой стороны, ряд видов коллембол имеет более низкие величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$. Можно предположить, что эти виды осваивают углерод живых растений (низшие растения, прижизненные выделения высших растений), питаясь автотрофными или биотрофными микроорганизмами. Средний диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ в разных сообществах коллембол составил $4,1 \pm 0,3\text{‰}$, что близко к разнице между сапротрофными грибами и растительным материалом. Сдвиг в сторону низких значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, обнаруженный нами в ельнике разнотравном, может свидетельствовать о большей интенсивности пастбищных пищевых цепей почвы в этом биотопе относительно других сообществ (рис. 4.9).

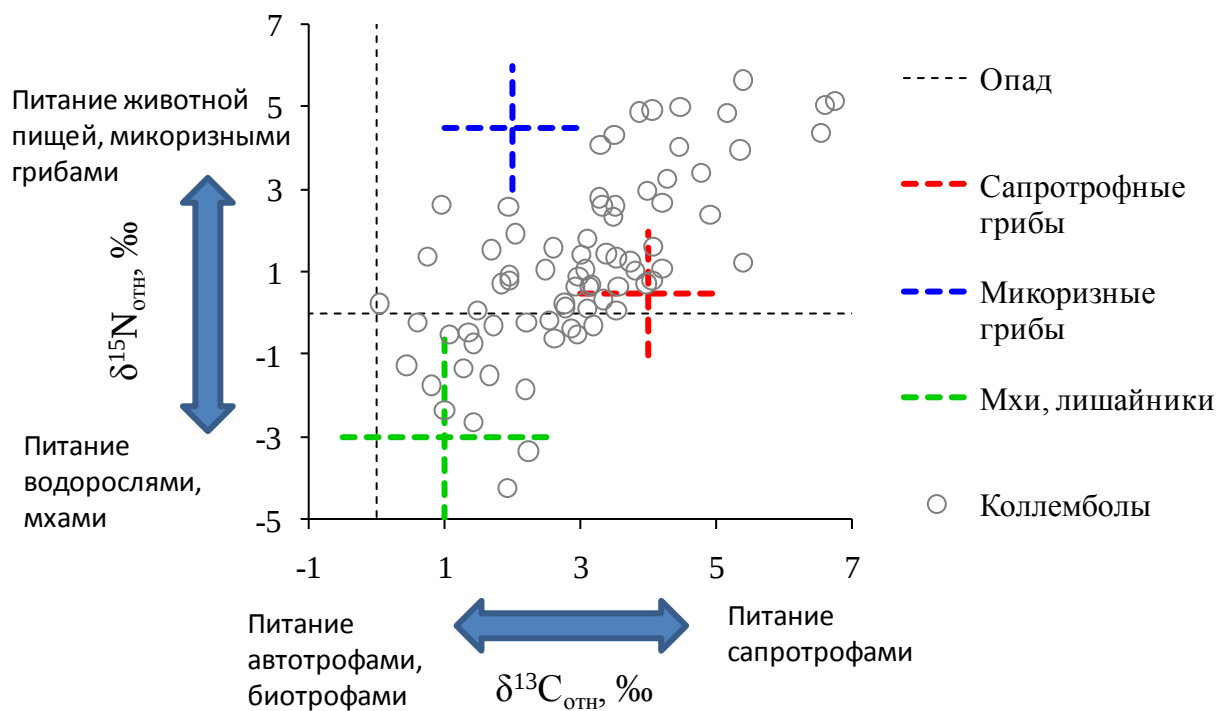


Рисунок 4.10. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) разных видов коллембол и их потенциальных пищевых ресурсов. Для коллембол каждая точка показывает средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для вида в биотопе. Для грибов показаны тривиальные величины изотопного состава, нормированные на опад (Mayor et al. 2009); для мхов и лишайников показаны приблизительные величины изотопного состава (Solga et al. 2005; Liu et al. 2008).

На изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) животных может влиять ряд факторов, которые можно разделить на две основные группы: (1) изотопный состав пищевых ресурсов и (2) физиологические особенности. В лабораторных исследованиях показано, что на величину трофического фракционирования (соответственно и на $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) может влиять вид коллемболы, вид пищи и условия питания (глава 3). Показана корреляция отношения C/N с величинами $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол (Post et al. 2007; Semenina and Tiunov 2011). Разные виды коллембол, собранные в естественных сообществах, статистически значимо не отличались по отношению C/N. Кроме того, в нашем исследовании величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ не зависели от отношения C/N в телах коллембол. Допуская сходные условия питания и близкие значения трофического фракционирования для разных видов коллембол, в дальнейшем анализе мы предполагали, что решающее значение в формировании $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол в рамках одного сообщества играет спектр пищевых объектов исследуемого животного.

Изотопный состав коллемболы интегрирует ее питание за последние несколько недель (Larsen et al. 2009; Potapov et al. 2013). Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ зависят от набора и соотношения пищевых ресурсов в диете животного. При изменениях пищевых связей, начинают изменяться и значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Кроме того, изотопный состав животного может изменяться вместе с изотопным составом его пищевых объектов. Например, изотопный состав хищника меняется вместе с изотопным составом его жертв. Изотопный состав животных-фикофагов меняется вместе со значениями $\delta^{15}\text{N}$ наземных бриофитов и водорослей, которые зависят от азота, выпадающего с осадками из атмосферы, содержание ^{15}N в котором непостоянно (Solga et al. 2005; Liu et al. 2008).

Базовым источником питательных элементов для большинства почвенных животных считается растительный опад. Сапротрофные грибы, потребляющие опад, оказываются обогащены ^{13}C относительно субстрата примерно на 4‰, в то время как эктомикоризные обогащены лишь на 2‰ (Taylor et al. 2003; Hobbie et al. 2012). Такая разница обусловлена разными путями получения углерода: сапротрофные грибы получают углерод в процессе разложения опада и грибного мицелия других видов, тогда как микоризные получают большую часть углерода от растения-хозяина (Taylor 2008). С другой стороны, значения $\delta^{15}\text{N}$ микоризных грибов превышают значения $\delta^{15}\text{N}$ сапротрофных грибов и опада на 5-6‰, что связано с остаточным обогащением мицелия после передачи ^{15}N -облегченного азота растению-хозяину. Разница изотопного состава между микоризными и сапротрофными грибами в среднем составляет -2,3‰ для $\delta^{13}\text{C}$ и +5,3‰ для $\delta^{15}\text{N}$ (Mayor et al. 2009, рис. 4.10).

Считается, что коллемболы в природных сообществах могут потреблять почвенные водоросли и лишайники (Rusek 1998). В кишечнике коллембол находят остатки водорослей и бриофитов (Hodkinson et al. 1994; Castano-Meneses et al. 2004). Кроме того, коллемболы успешно развиваются в лабораторных экспериментах на культурах водорослей (Scheu and Folger 2004). Низкие величины $\delta^{15}\text{N}$, характерные для некоторых видов коллембол, связывают с питанием бриофитами, лишайниками и почвенными водорослями (Chahartaghi et al. 2005; Maraun et al. 2011). Так, по нашим данным средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ водоросли *Trentepohlia* sp., собранной со ствола дерева в черноольшанике, были $-30,7 \pm 0,1\text{‰}$ и $-11,8 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} = -2,3\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} = -10,6\text{‰}$). Мхи и лишайники активно растут на поверхности разных субстратов в лесных биоценозах и доступны подвижным поверхностно-обитающим коллемболам, а почвенные водоросли могут достигать высокой численности в верхних слоях подстилки (Алексахина и Штина 1984).

Высокие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ некоторых видов коллембол, могут быть объяснены участием животной пищи в их рационе. Хищники в природных сообществах обогащены примерно на 3‰ относительно сапрофагов (Pollierer et al. 2009; Hyodo et al. 2010a). В кишечнике коллембол обнаруживают части клещей и нематод, а в лабораторных условиях показана возможность активного хищничества коллембол (Lee and Widden 1996; Castano-Meneses et al., 2004; Чернова и др. 2007). Впрочем, пока нет однозначных доказательств, что хищничество может быть основной пищевой стратегией какого-либо вида коллембол в природных сообществах.

Известно, что величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ органического вещества увеличиваются с глубиной в почвенном профиле (Wynn 2007; Макаров 2009). Обогащение гумусового горизонта ^{15}N относительно подстилки особенно характерно для лесных биоценозов, так как оно во многом обусловлено трансфером ^{15}N -обедненных азотных соединений эктомикоризными грибами растению-хозяину (обогащение в среднем на 9,6‰). Кроме того, увеличение ^{15}N с глубиной обусловлено остаточным накоплением тяжелого изотопа в реакциях азотного цикла (Hobbie and Ouimette 2009). Увеличение содержания ^{13}C может достигать 2-4‰, а ^{15}N 4-8‰ в верхних 10 сантиметрах почвенного профиля (Wynn 2007; Hobbie and Ouimett 2009). Градиент изотопного состава органического вещества в почвенном профиле отражается на изотопном составе коллембол, населяющих разные горизонты (Hishi et al. 2007). В нашем исследовании поверхностно-обитающие виды отличались от почвенных почти на 3‰ по $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и на 5‰ по $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, что может быть объяснено увеличением этих величин в органическом веществе почвы.

Трофическая специализация коллембол проявлялась не только на уровне видов, но также на уровне семейств, и для разных жизненных форм (табл. 4.9). Специфичная трофическая позиция семейств Onychiuridae и Neanuridae подтвердила данные мета-анализа, проведенного Кузнецовой и др. (2014). Наличие экологической целостности надвидовых таксонов является дискуссионным вопросом (Чернов 2008). В сообществах лесных экосистем на уровне семейств коллембол выделяются по крайней мере три группы, обособленные по трофическим связям, которые они образуют. Такое разделение вероятно связано с определяющими трофику морфологическими признаками: коллемболы семейства Neanuridae отличаются морфологией ротового аппарата, что является таксономическим признаком данного семейства наряду с семейством Odontellidae (коллемболы Odontellidae редки и не были исследованы в нашей работе). Коллемболы семейства Onychiuridae не имеют принципиальных отличий от других семейств по строению ротового аппарата, однако имеют специфичную морфологию, характерную для почвенных видов (табл. 4.6). У коллембол этого семейства часто встречаются анальные выросты, что, вероятно, позволяет им перемещаться в более глубоких и плотных слоях, чем коллемболам остальных семейств и иметь доступ к дополнительным пищевым ресурсам. Таким образом, некоторые ключевые признаки могут определять экологическую целостность семейств коллембол по пищевым связям. Данное заключение, разумеется, требует обработки более обширного материала по разным видам коллембол. Подробное обсуждение пищевых связей семейств Onychiuridae и Neanuridae обсуждается в разделе трофических группировок.

Нехищные коллемболы разных жизненных форм явно различаются по изотопному составу. Эта закономерность, вероятно, отражает различия изотопного состава пищевых ресурсов, доступных на разной глубине обитания. Так, изотопный состав, характерный для поверхностно-обитающих коллембол, может быть обусловлен питанием автотрофными несосудистыми растениями (рис. 4.11). Мхи, лишайники и почвенные водоросли осваивают обедненный ^{15}N атомами азот атмосферных поступлений, и получают углерод атмосферного CO_2 . Низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ обусловлены (1) малоэффективной ассимиляцией CO_2 в процессе теневого фотосинтеза и (2) фиксацией CO_2 , поступающего из почвы, который обеднен ^{13}C относительно атмосферного углерода. Эти два процесса приводят к тому, что в плотных древостоях $\delta^{13}\text{C}$ листьев растений нижних ярусов существенно ниже, чем в верхней части крон («эффект лесного полога», Brooks et al. 1997).

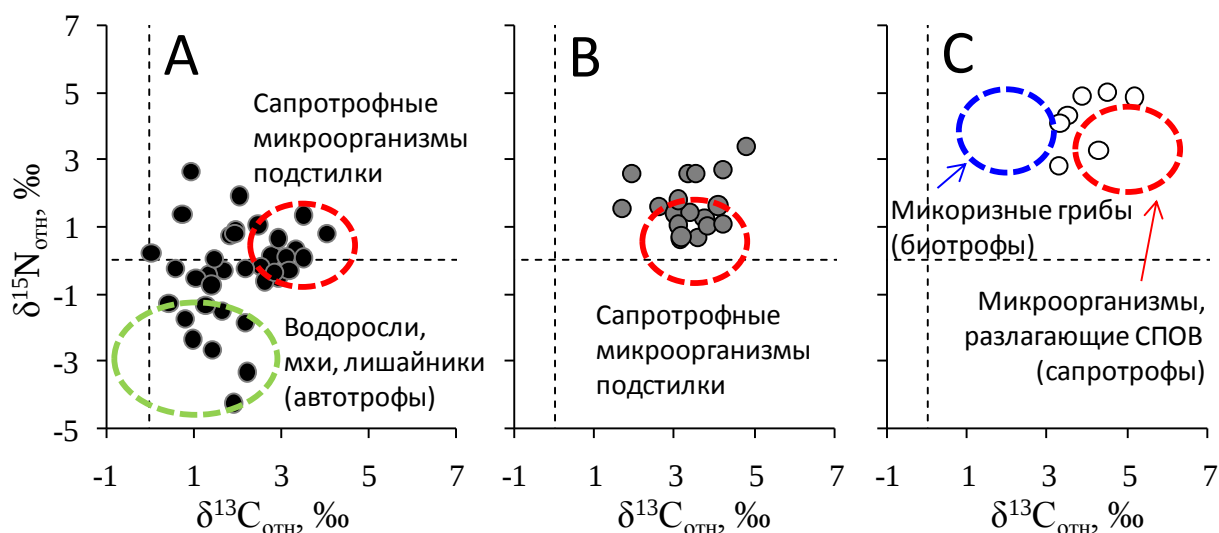


Рисунок 4.11. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) поверхностно-обитающих (А), подстилочных (В) и почвенных (С) коллембол и их предполагаемые пищевые ресурсы. Для коллембол каждая точка показывает средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для вида в биотопе. Пунктирными кругами показаны приблизительные значения изотопного состава пищевых ресурсов: зеленым цветом показаны автотрофные, красным - сапротрофные и синим – биотрофные организмы. СПОВ – стабилизированное органическое вещество почвы.

Основным источником пищи для подстилочных коллембол являются сапротрофные микроорганизмы, о чем свидетельствуют высокие (+3,2‰) значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$. Высокие, относительно поверхностно-обитающих коллембол, значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ могут отражать отсутствие (малую долю) почвенных водорослей в их рационе и отражают питание сапротрофными грибами (см. глава 3, рис. 4.11).

Пищевым объектом почвенных коллембол, скорее всего, служат сапротрофные микроорганизмы, разлагающие стабилизированное органическое вещество почвы, обогащенное ^{13}C и ^{15}N . Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ почвенных и подстилочных коллембол схожи, не смотря на увеличение содержания ^{13}C вниз по почвенному профилю. Это может объясняться тем, что почвенные коллемболы получают ^{13}C -обедненный углерод, питаясь биотрофными организмами (микоризными грибами), которые населяют нижние слои подстилки (Clemmensen et al. 2013, рис. 4.11).

Степень трофической специализации и пищевые стратегии разных видов

Внутривидовая вариация изотопного состава может быть вызвана рядом причин. Одной из таких причин является вариабельность изотопного состава пищевых объектов

вида. Например, в нашем исследовании, значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ опада могли варьировать в пределах 2‰ на одной пробной площадке (10 x 10м). Сапротрофные грибы, колонизирующие опад с разным изотопным составом, соответственно, будут различаться по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Кроме того, разные виды грибов могут иметь разные величины трофического фракционирования (Potapov et al. 2013). Таким образом, даже специализированные на определенной группе сапротрофных грибов коллемболы потребляют гетерогенный по изотопному составу материал. Несмотря на то, что величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ интегрируют пищевые связи во времени, вариабельность изотопного состава пищевого объекта может влиять на внутривидовую вариацию величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$.

Вышеперечисленные причины вариабельности $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в коллемболах являются, скорее всего, общими для разных видов. Однако рассчитанная нами внутривидовая вариация значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ значительно различались между видами коллембол (табл. 4.5). Следовательно, вариация изотопного состава отражает и пищевой спектр вида – виды с большой вариацией значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ осваивают более разнообразные по изотопному составу пищевые ресурсы, чем виды с меньшей вариацией. Таким образом, данный показатель дает приблизительную оценку трофической специализации вида или группы видов коллембол. Ранее похожий показатель был использован Кузнецовой и др. (2014) для оценки трофической специализации вида как критерия устойчивости сообщества.

Для разных видов коллембол внутривидовая вариация величины $\delta^{13}\text{C}$ отличалась не сильно, принимая значения около 0,8-1‰. Такая малая вариация может объясняться несколькими причинами: (1) большинство видов коллембол осваивает углерод не более одного базового ресурса, (2) освоение углерода нескольких базовых ресурсов происходит очень равномерно во времени и в разных биотопах и (3) разные базовые ресурсы, осваиваемые видом, не отличаются по изотопному составу. Анализ изотопного состава естественных сообществ не позволяет разделить питание ресурсами, которые сходны по изотопному составу, однако основные потенциальные пищевые ресурсы коллембол различаются по величинам $\delta^{13}\text{C}$ (рис. 4.10). Наибольшая вариация величины $\delta^{13}\text{C}$ была у *Protaphorura* sp., почвенной коллемболы, разные особи которой могли питаться как сапротрофными микроорганизмами, так и микоризными грибами, отличными по $\delta^{13}\text{C}$. Это подтверждает ранее высказанную гипотезу о питании почвенных коллембол на разных функциональных группах микроорганизмов (рис. 4.11).

Вариация величины $\delta^{15}\text{N}$ разных видов различалась сильнее, принимая значения от 0,6 до 1,9‰ (4,0‰ в группе видов семейства Sminthuridae). При этом более узкая пищевая специализация была характерна для типичных подстилочных видов *Parisotoma notabilis* и

Lepidocyrtus sp., а также для *Neanura muscorum* (имеющей колюще-сосущий ротовой аппарат) и поверхностно-обитающей Dicyrtomidae g. sp. Остальные поверхностно-обитающие виды, а также почвенная *Protaphorura* sp. имели большую вариацию величины $\delta^{15}\text{N}$. Большие значения вариации величины $\delta^{15}\text{N}$ у поверхностных коллембол могут объясняться их подвижностью, т.е. доступом к разным пищевым ресурсам, или высокой изменчивостью величины $\delta^{15}\text{N}$ наземных несосудистых растений. Большая вариация величины $\delta^{15}\text{N}$ *Protaphorura* sp. также может объясняться питанием на сапротрофных и микоризных грибах.

Chahartaghi et al. (2005), исследовав сообщества коллембол в трех буковых лесах, обнаружили, что некоторые виды могут изменять трофическую позицию в разных биотопах, а другие сохраняют одинаковые значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$. Наши данные показали, что наиболее изменчивые значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в разных биотопах характерны для поверхностных видов *Orchesella flavescens* и *Pogonognathellus longicornis*, а также для верхнеподстилочного вида *Lepidocyrtus* sp. (табл. 4.6). Chahartaghi et al. (2005) также отметили неустойчивость величин $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ *Tomocerus* (*Pogonognathellus*) *longicornis*, однако *Lepidocyrtus lignorum*, напротив, имел сходные значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в разных биотопах. В то же время, оба исследования показали устойчивые значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ *Neanura muscorum* в разных биотопах.

Интересно, что *Lepidocyrtus* sp. (вероятнее всего, *lignorum*), который в нашем исследовании имел неустойчивую трофическую позицию в разных биотопах, был отнесен Berg et al. (2004) в подгруппу «ищущих» коллембол, которые питаются в основном на активном грибном мицелии. *Parisotoma notabilis*, которая, напротив, имела устойчивые значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в разных биотопах, была отнесена в группу «грызущих» микрофагов, которые могут потреблять неактивный мицелий. Вероятно, некоторые виды коллембол питаются устойчивым во времени и достаточно однородным в пространстве пищевым материалом (неактивный мицелий), тогда как другие избирательно потребляют более привлекательные пищевые субстраты, которые могут больше отличаться между биотопами.

Основываясь на внутривидовой вариации величин $\delta^{15}\text{N}$ (оценка пищевой специализации вида) и зависимости значений $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ от биотопа (оценка устойчивости трофической позиции вида в разных сообществах), мы предположили наличие нескольких пищевых стратегий у коллембол. Если внутривидовая вариация величин $\delta^{15}\text{N}$ была выше 1,5‰, такой вид считался полифагом, если ниже, то специалистом. Если значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ вида зависели от биотопа (факторный анализ), такой вид считался изменчивым по

трофической позиции, если не зависели, то устойчивым. Применяв этот подход, мы выделили четыре *трофические стратегии* у коллембол:

Виды с узкой специализацией и устойчивой трофической позицией занимают определенную трофическую нишу в сообществах («специалисты»). Среди исследованных нами видов такая пищевая стратегия была характерна для *Parisotoma notabilis*, которая является основным доминантным видом во всех исследованных биотопах и *Neanura muscorum*.

Высокая специализация, наряду с неустойчивой трофической позицией («ищущие специалисты»), оказалась характерна для *Lepidocyrtus* sp. Это верхнеподстилочный вид, достаточно крупный и подвижный, вероятно, активно перемещающийся в поиске питательных пищевых объектов (Berg et al. 2004). Однако, выбор или представленность пищевых объектов данного вида может изменяться в разных биотопах. Возможно, в разных биотопах, он питается разными видами сапротрофных грибов в подстилке.

Низкая специализация и неустойчивая трофическая позиция («оппортунисты») характерна для поверхностных коллембол *Orchesella flavescens*, *Pogonognathellus* sp. данные виды активно перемещаются и могут потреблять широкий спектр пищевых объектов, который варьирует в разных биотопах. С другой стороны, как было отмечено выше, $\delta^{15}\text{N}$ этих видов может колебаться в зависимости от $\delta^{15}\text{N}$ азота в несосудистых растениях.

Низкая специализация и устойчивая трофическая позиция (т.е. широкий, но неизменный в разных биотопах, диапазон $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) характерна для коллембол, имеющих постоянный, но широкий спектр пищевых объектов («устойчивые полифаги»). В нашем исследовании к этой группе относится *Protaphorura* sp., которая, вероятно, питается как микоризными, так и сапротрофными грибами, отличными по изотопному составу.

Следует отметить, что данная классификация пищевых стратегий основана на условно проведенных границах и требует дальнейшей разработки.

Заключение

Диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, характерный для естественных сообществ коллембол, подтверждает освоение этими животными широкого спектра пищевых ресурсов. Данные изотопного анализа, наряду с натурными наблюдениями и анализом литературных данных, свидетельствуют о том, что разные виды коллембол отличаются как по спектру осваиваемых пищевых объектов, так и по ширине и устойчивости этого

спектра в разных биотопах. Наше исследование показало, что большинство коллембол трофически тесно связаны с сапротрофными микроорганизмами. Это вполне ожидаемо, поскольку основная часть первичной продукции в лесных экосистемах поступает в почву в виде надземных и подземных растительных остатков (Litton et al. 2007). С другой стороны, в лесных экосистемах умеренного климата большую биомассу имеют биотрофные микоризные грибы (Dahlberg et al. 1997; Högborg and Högborg 2002). Однако результаты нашего исследования, вопреки недавно опубликованным результатам Pollierer et al. (2007, 2012) не показали тесной и устойчивой трофической связи подстилочных и эпигейных коллембол с микоризными грибами. Напротив, изотопный состав эпигейных коллембол предполагает питание автотрофными микро- (почвенными водорослями) и макроорганизмами (лишайниками и бриофитами).

Специфичность пищевых объектов оказалась характерна для надвидовых таксонов и разных жизненных форм коллембол. В частности, был обнаружен выраженный градиент изменения пищевых объектов с глубиной обитания. Особенности изотопного состава и анализ доступной информации по другим методам, показали, что среди коллембол выделяются по крайней мере четыре трофические группировки: эпигейные фикофаги/микробофаги, подстилочные микробофаги, почвенные сапрофаги/микробофаги и подстилочные хищники/некрофаги. Трофическая позиция разных видов, семейств, жизненных форм и трофических группировок, в общих чертах, сохраняется в разных биотопах. Трофическая специализация коллембол, вероятно, является важным механизмом поддержания высокого видового разнообразия сообществ этих животных.

Разные виды коллембол отличаются по степени пищевой специализации – большинство подстилочных видов (например, *Neanura muscorum*, *Parisotoma notabilis*) питаются узким кругом пищевых объектов, тогда как поверхностно-обитающие виды осваивают широкий круг пищевых объектов. Варьирование степени специализации и устойчивости трофической позиции в разных биотопах предполагает, что разные виды коллембол могут отличаться не только по пищевым объектам, но и по стратегиям освоения этих объектов (Berg et al. 2004).

Дальнейшее накопление данных по изотопному составу разных видов коллембол позволит уточнить и расширить предложенную нами систему трофических группировок. Так, в анализ почти не вошли коллемболы семейства Hypogastruridae, отрывочны данные по разным семействам отряда Symphyleona. Более подробное изучение изотопного состава поверхностно-обитающих коллембол, возможно, позволит выделить отдельную группировку атмобионтных коллембол. Для окончательного выяснения основных

пищевых объектов коллембол семейства Neanuridae требуются дополнительные лабораторные эксперименты в микрокосмах по питанию и исследованию поведения этих коллембол в природе. Разработанная структура трофических группировок на классе Collembola может быть применена к близким группам почвообитающих животных-сапрофагов.

ГЛАВА 5. Освоение коллемболами разных пулов органического вещества почвы

Введение

В лесных экосистемах коллемболы могут осваивать углерод (энергию) нескольких пулов органического вещества (ОВ): (1) мертвое органическое вещество, поступающее в почву с наземным и подземным опадом высших растений, (2) стабилизированное органическое вещество почвы (3) прижизненные корневые выделения растений и (4) фитомасса автотрофных несосудистых растений (мхи, лишайники и почвенные водоросли). Первые три пула органического вещества осваиваются, в первую очередь, микроорганизмами. Разные группы сапротрофных бактерий и грибов ассимилируют опад и стабилизированное ОВ, а прижизненные выделения растений ассимилируются бактериями ризосферы и микоризными грибами. Субстратная специфичность и пространственная изоляция разных групп микроорганизмов приводит к частичному разделению потоков энергии, базирующихся на разных пулах ОВ. Однако для многих почвенных животных характерна полифагия; можно полагать, что коллемболы и другие почвенные микробофаги служат узловым звеном, которое объединяет разные энергетические потоки. С другой стороны, разные виды, семейства и жизненные формы коллембол проявляют трофическую специализацию (глава 4). Роль разных таксономических и экологических групп коллембол в освоении и объединении разных пулов органического вещества в почве остается неизученной.

Разные пулы ОВ в почве представлены разными типами органического материала (табл. 5.1). Основным источником энергии для сообществ животных-сапрофагов в лесных биоценозах, является растительный опад, составляющий основу подстилки. Коллемболы активно участвуют в процессах разложения растительных остатков в почве, как потребляя сам растительный материал, так и регулируя рост сапротрофных микроорганизмов (Norpin 1997). Стабилизированное органическое вещество почвы составляет самый большой пул органического вещества, хотя механизмы, регулирующие его минерализацию, остаются не до конца понятны. Тем не менее, этот пул может служить важным источником энергии для животных-микробофагов, так как известно, что микроорганизмы активно осваивают углерод стабилизированного ОВ (Kramer and Gleixner 2006; Brookes et al. 2008). Важным источником энергии для многих групп почвенных членистоногих служат корневые выделения древесных растений (Pollierer et al. 2007). Растения транслоцируют в почву от 25 до 60% зафиксированного атмосферного

углерода (Litton et al. 2007). Значительная доля этого углерода в течение нескольких суток попадает в почвенные пищевые сети через корневые выделения и микоризу (Högberg et al. 2010). Эти поступления обычно объединяют в группу «корневые выделения». Такой углерод может активно ассимилироваться коллемболами, однако его значимость для разных видов и групп этих животных не была оценена (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2012). Корневые выделения входят в более широкое понятие – ризодепозиты, которые объединяют процессы поступления углерода из корней в почву (Jones et al. 2009).

Таблица 5.1. Пулы органического вещества, которые служат источником энергии для почвенных микроартропод и виды, в котором углерод этих пулов может попадать в почвенные пищевые сети (по Jones et al. 2009; Гончаров и Тиунов 2013).

Пул органического вещества	Виды органического материала
Растительный опад Отмирающий растительный материал, поступающий в почву	<i>Листовой опад</i> – отмирающие листья, опавшие на поверхность почвы <i>Древесный опад</i> – отмирающие ветки и другой древесный материал <i>Корневой опад</i> – отмирающие клетки корней
Корневые выделения Органические соединения, выделяемые из живых корней растений в почву	<i>ОВ микоризы</i> - поток ОВ к ассоциированным с корнями микоризным грибам <i>Корневые экссудаты</i> – выделения растворенных органических веществ клетками корня в почву <i>Муслияж</i> - нерастворимые полимерные органические вещества на поверхности корня
Ткани растений Живые ткани корней, листьев и других органов сосудистых растений	
Несосудистые растения Бриофиты, лишайники и почвенные водоросли	
СПОВ Стабилизированное почвенное органическое вещество	

Пищей для микроартропод также могут служить почвенные водоросли и наземные несосудистые растения (Rusek 1998; Castano-Meneses et al. 2004). Высокая численность и разнообразие коллембол в тундровых и арктических сообществах (Babenko 2000, 2010) говорят о том, что мхи и лишайники могут быть потенциально важным ресурсом питания коллембол. Ряд авторов выделяют трофическую группу фитофагов или альгофагов в сообществах микроартропод умеренного климата (Chahartaghi et al. 2005; Maraun et al. 2011; глава 4).

В данной главе мы провели анализ данных по освоению коллемболами разных пулов ОВ. Особое внимание было уделено исследованию корневых выделений как источника углерода для почвенных микроартропод. Мы провели полевой эксперимент по оценке вклада корневых выделений в энергетику разных таксономических и экологических групп коллембол, используя метку $^{13}\text{CO}_2$. Кроме того, в полевом описании, мы исследовали, какие последствия для почвенных сообществ имеет исключение корневых выделений из доступных пулов ОВ.

Материалы и методы

Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол

В ходе полевого эксперимента мы смотрели распределение в сообществе почвенных микроартропод углерода корневых выделений. Эксперимент был проведен в 2012 году на территории Черноголовской биологической станции ИПЭЭ РАН им. Северцова (Московская обл.). 25 мая вокруг пяти молодых елей (*Picea abies*), возраст 15-20 лет (определен по числу мутовок) сделано ограждение из жести, вкопанное в почву на 35 см и описывающее круг радиусом 1,5-1,7 м вокруг ствола. В период 5-15 сентября каждая ель была изолирована камерой из деревянного каркаса со стенами из полипропиленовой пленки (толщина 180 мкм). Нижняя поверхность камеры была на 35 см приподнята над почвой. В каждой камере было установлено 4 вентилятора для циркуляции воздуха. Объем камеры составлял 24 м³ или 36 м³, в зависимости от высоты конкретного дерева. Таким образом, крона деревьев оказались изолирована в камере, а почвенное сообщество вокруг ствола – за ограждением (рис. 5.1).

В день начала эксперимента 1-2 л (в зависимости от размера ели) меченого ^{13}C углекислого газа (99 ат%) добавляли в камеру вокруг кроны. Через 2 суток после внесения меченого газа камеры разбирали. 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. Во все сроки также отбирали пробы корней, живой хвои и грибного мицелия ($n = 3-4$). Также на 1, 30 и 200 сутки после начала эксперимента были отобраны пробы опада и почвы. Животных экстрагировали на воронках Тулльгрена. После высушивания материала был определен изотопный состав животных и субстратов (см. глава 2).



Рисунок 5.1. Полипропиленовая камера, установленная вокруг кроны ели в эксперименте.

Зафиксированный хвоей ели ^{13}C частично транслонировался в корни и выделялся в почву. В связи с временными рамками исследования, мы предполагаем, что основная часть меченого углерода попала в почву через прижизненные выделения растений (ОВ микоризы и корневые экссудаты, табл. 5.1). Ниже по тексту мы используем термин

корневые выделения для описания ^{13}C -обогащенного ОБ, попавшего в почвенное сообщество в нашем эксперименте.

Получившими метку (то есть обогащенный ^{13}C -углерод) считались пробы (животные), величина $\delta^{13}\text{C}$ которых превышала максимальные естественные значения, зафиксированные нами ранее. Эти критические значения $\delta^{13}\text{C}$ составили: для коллембол - эпигейных фикофагов $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 5,4\text{‰}$, для подстилочных микробофагов $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 5,5\text{‰}$, для почвенных сапрофагов $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 5,7\text{‰}$ и для подстилочных хищников/некрофагов $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 7,4\text{‰}$, (см. главу 4). Для клещей отряда Oribatida помеченными считались животные со значениями $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 5,7\text{‰}$, для клещей отряда Mesostigmata $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 7,4\text{‰}$. Данные об естественном изотопном составе клещей в данном местообитании были получены при исследовании контрольных проб почвы, взятых до внесения изотопной метки.

Эксперимент был проведен совместно с сотрудниками лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии ИПЭЭ РАН.

Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных

После засушливого лета 2010 года на территории биостанции «Малинки» ИПЭЭ РАН им. Северцова (Московская обл.) короедами *Hylurgops palliatus* и *Pityogenes chalcographus* был атакован лес. В течение последующих нескольких сезонов были уничтожены большие массивы ели европейской (*Picea abies*) - на площади около 1 км², жуками была повреждена большая часть древесной растительности верхнего яруса (рис. 5.2), оставив сухие стволы елей с нижним ярусом древесного подроста (*Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*) и травянистой растительностью (в основном, *Oxalis acetosella*). Это позволило нам отобрать материал для оценки значимости корневых выделений древесных растений на трофическую структуру сообщества коллембол и других почвенных животных.

28 июня 2013 года было отобрано по 6 смешанных проб для отлова коллембол с трех площадок: нетронутого ельника-кисличника (контроль) и двух площадок 25x25 метров, все ели на которых были мертвы в результате деятельности короедов. Параллельно с отловом коллембол отобрали пробы опада, корней, почвы и листьев кислицы ($n = 3$). Животных экстрагировали на воронках Туллыгрена. После высушивания материала, был определен изотопный состав животных и субстратов (см. глава 2).



Рисунок 5.2. Еловый лес, пораженный короедами.

Результаты

Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол

В ходе полевого эксперимента было отобрано 152 пробы коллембол, 101 проба клещей, 126 проб субстратов (еловый опад, зеленая хвоя, тонкие корни ели, мицелий микоризных грибов).

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 резко (на 25‰) повысилось содержание ^{13}C -атомов лишь на 3 сутки. Изотопная метка была распространена неравномерно – обогащенными ^{13}C оказалась лишь часть корней. Извлеченные из почвы гифы грибов были обогащены, начиная с 3 суток с момента внесения изотопной метки (рис 5.3). Значения $\delta^{13}\text{C}$ опада и почвы на экспериментальных участках не изменились даже через 200 суток после начала эксперимента.

В ходе эксперимента было отловлено 30 видов микроартропод из 17 семейств. В выборке были представлены все основные жизненные формы и трофические группировки коллембол, сапротрофные и хищные клещи (табл. 5.2). Способность ассимилировать

углерод корневых выделений была обнаружена у 9 из 20 исследованных видов коллембол, однако в среднем лишь в 9,2% проб была обнаружена метка. Метка была распределена неоднородно по различным семействам коллембол – значительно больше случаев обнаружения высокого содержания ^{13}C было для коллембол семейства Onychiuridae (20%), а также коллембол семейства Sminthuridae. Примерно в 20% случаев метка обнаружилась в коллемболах трофических группировок эпигейных фикофагов и почвенных сапрофагов. Подстилочные микробофаги и хищники, напротив, редко содержали изотопную метку (табл. 5.3).

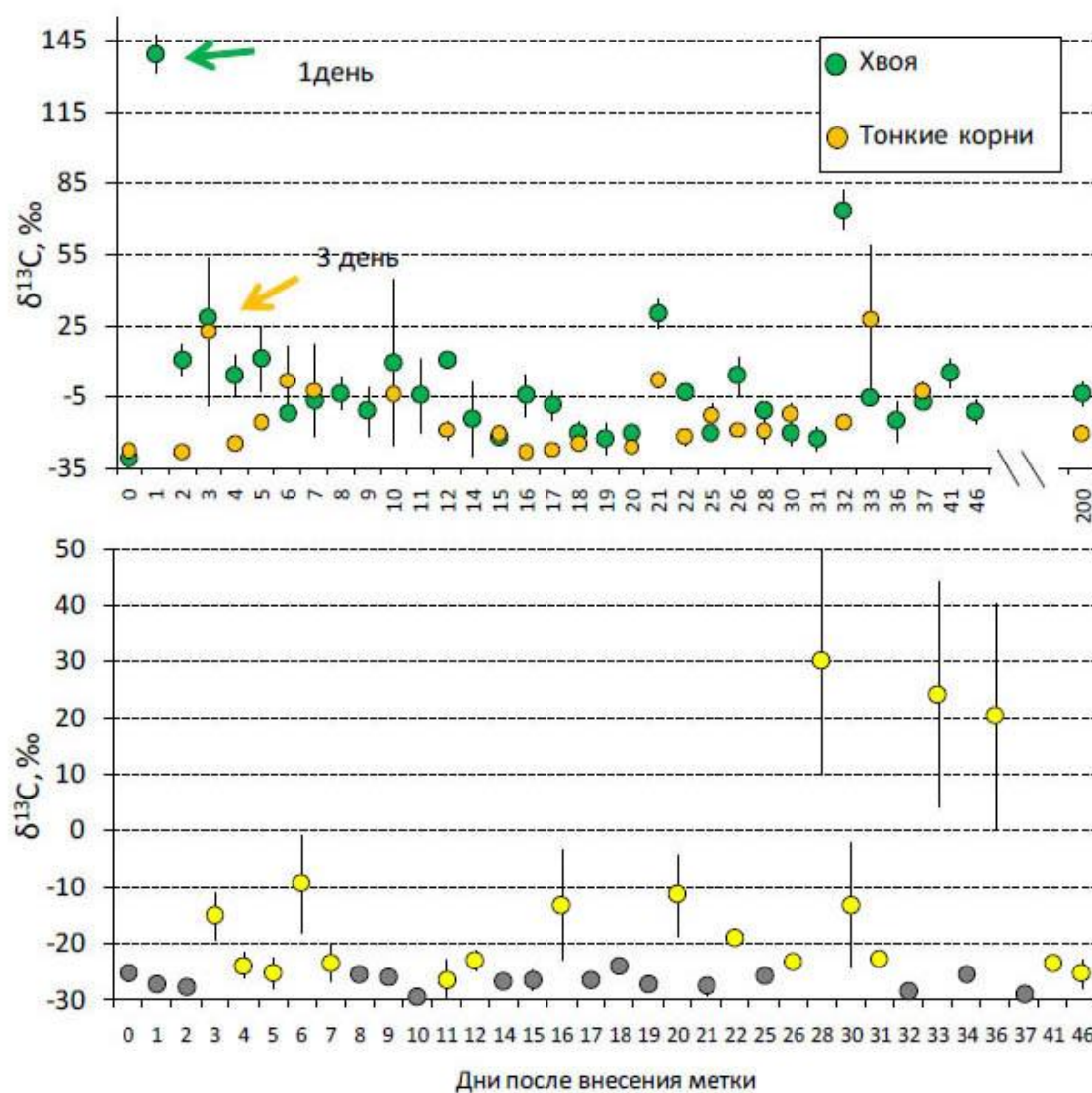


Рисунок 5.3. Динамика изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$) хвои и тонких корней ели (верхний график) и гифов грибов (нижний график) в полевом эксперименте по обогащению ^{13}C кроны. Светлым цветом на нижнем графике показаны сутки, когда были обнаружены обогащенные ^{13}C пробы (графики взяты из диссертации А. Гончарова 2014).

Таблица 5.2. Исследованные виды клещей и коллембол. Количество отловленных особей и проб на анализ изотопного состава, доля проб с меткой. Полужирным шрифтом выделены виды и таксоны, для которых было обнаружено обогащение изотопной меткой.

Отряд	Семейство	Вид	Число особей	Число проб	Доля проб с меткой
Oribatida	Ceratozetidae	<i>Diapterobates humeralis</i>	82	18	0,06
	Damaeidae	<i>Epidamaeus</i> sp.	37	14	
	Euzetida	<i>Euzetes globulus</i>	21	13	
	Liacaridae	<i>Adoristes ovatus</i>	12	3	
	Nothridae	<i>Nothrus silvestris</i>	44	10	
	Peloppiidae	<i>Ceratoppia bipilis</i>	6	4	0,50
	Неопределенные виды	g. spp.	33	11	0,09
Mesostigmata	Parasitidae	<i>Pergamasus</i> sp.	25	11	0,18
	Parasitidae	g. spp.	26	12	0,33
	Uropodidae	<i>Urodiaspis tecta</i>	7	5	
Symphyleona	Dicyrtomidae	g. sp.	1	1	
	Katiannidae	g. sp.	3	1	
	Sminthuridae	g. spp.	19	11	0,18
Entomobryomorpha	Entomobryidae	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	22	10	0,10
	Entomobryidae	<i>Orchesella flavescentis</i>	1	1	
	Entomobryidae	<i>Orchesella</i> sp.	1	1	1
	Entomobryidae	<i>Pseudosinella alba</i>	116	26	0,04
	Entomobryidae	g. sp.	1	1	
	Isotomidae	<i>Folsomia quadrioculata</i>	26	6	
	Isotomidae	<i>Isotoma notabilis</i>	170	22	0,05
	Isotomidae	<i>Isotomiella minor</i>	56	6	0,17
	Isotomidae	g. sp.	78	10	
	Tomoceridae	<i>Pogonognathellus</i> sp.	12	11	0,09
Poduromorpha	Hypogastruridae	g. sp.	8	3	
	Neanuridae	<i>Neanura mucorum</i>	1	1	
	Neanuridae	<i>Pseudachorutes</i> sp.	8	8	
	Neanuridae	g. sp.	9	3	
	Onychiuridae	<i>Onychiurus</i> sp.	33	7	0,14
	Onychiuridae	<i>Protaphorura</i> sp.	62	21	0,24
	Onychiuridae	g. sp.	5	2	
Все микро-артроподы			925	253	9,5

Таблица 5.3. Частота обнаружения изотопной метки в разных таксономических группах микроартропод и коллемболах разных трофических группировок.

<i>Таксономическая группа</i>	Пробы с меткой	Всего проб	% меченых проб
Oribatida	4	73	5,5
Mesostigmata	6	28	21,4
Onychiuridae	6	30	20,0
Isotomidae	2	44	4,5
Entomobryidae	2	39	5,1
Tomoceridae	1	11	9,1
Sminthuridae	2	11	18,2
Neanuridae	0	11	0,0
Коллемболы	14	152	9,2
Клещи	10	101	9,9
Все микроартроподы	24	253	9,5
<i>Трофическая группировка коллембол</i>			
Эпигейные фикофаги/микробофаги	4	22	18,2
Подстилочные микробофаги	4	88	4,5
Почвенные сапрофаги/микофаги	6	30	20,0
Подстилочные хищники/микофаги	0	12	0,0

Половина исследованных видов клещей осваивали углерод корневых выделений, но только в 10% проб была обнаружена метка. Метка обнаруживалась значительно чаще в хищных клещах отряда Mesostigmata, чем в клещах отряда Oribatida (21,4 против 5,5%, табл. 5.3).

Первые меченые микроартроподы были отловлены нами на 2 сутки после внесения ^{13}C -обогащенного углекислого газа. На 2, 9 и 10 сутки после внесения, метка была обнаружена в клещах из семейства Parasitidae, а на 6 сутки – в поверхностных и почвенных коллемболах (*Orchesella* sp., Sminthuridae g.sp., *Protaphorura* sp. и *Onychiurus* sp.). С 12 по 18 сутки метка была обнаружена в 2 пробах коллембол семейства Entomobryidae и 2 пробах клещей отряда Oribatida. Через месяц, и более, после начала эксперимента, было обнаружено повышенное содержание ^{13}C в коллемболах семейств Isotomidae, Sminthuridae и Onychiuridae и клещах отряда Oribatida и Mesostigmata (рис. 5.4).

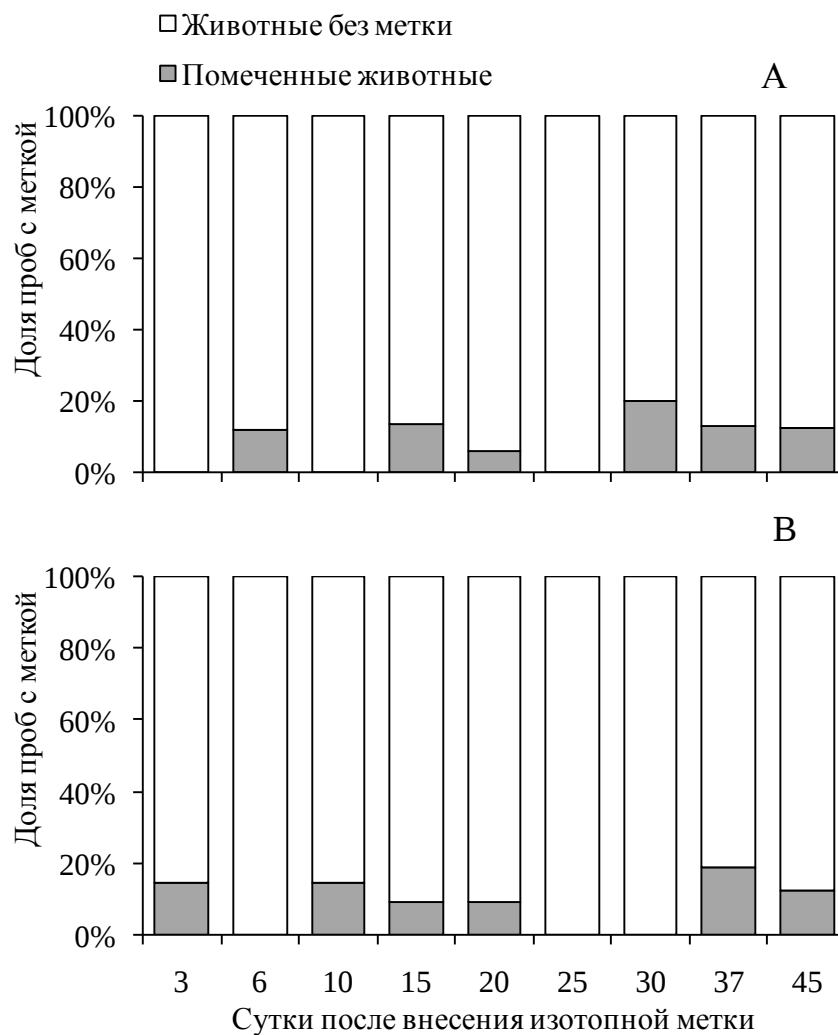


Рисунок 5.4. Динамика доли проб коллембол (А) и клещей (Б), обогащенных ^{13}C . По оси абсциссы указаны сутки после внесения метки (например, столбец «10 сутки» представляет материал, собранный в период с 7 по 10 сутки и т.д.).

Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных

С двух площадок ельника-кисличника, пораженных короедом, и контрольной площадки, было отобрано в общей сложности 128 проб на изотопный анализ, из которых 71 проба коллембол, 21 проба хищных членистоногих (пауки, многоножки и хищные клещи) и 36 проб различных субстратов.

Общий разброс средних значений $\delta^{13}\text{C}$ в исследованных материалах составил от $-36,1 \pm 0,3\text{‰}$ (кислица на контрольной площадке) до $-24,8 \pm 0,3\text{‰}$ (хищные членистоногие на площадках, пораженных короедом). Общий разброс средних значений $\delta^{15}\text{N}$ составил от -3‰ (почва и корни контрольной площадке) до $3,6\text{‰}$ (хищные членистоногие на обоих видах площадок).

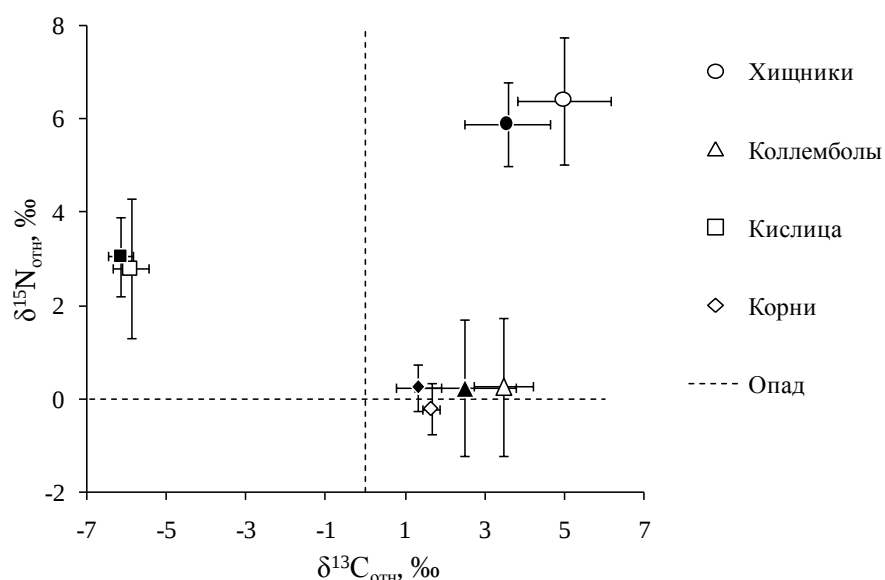


Рисунок 5.5. Изотопный состав углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) разных компонентов экосистемы с площадок, пораженных короедом (темные символы) и контрольной площадки (светлые символы). Средние значения и стандартные отклонения, $n = 3-36$.

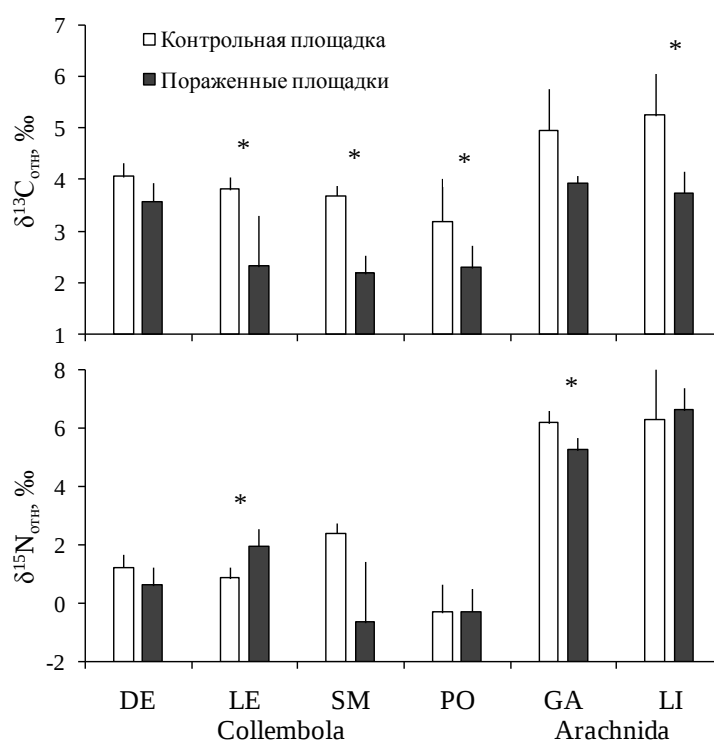


Рисунок 5.6. Изотопный состав углерода (верхний график) и азота (нижний график) некоторых видов коллембол и хищных членистоногих с площадок, пораженных короедом, и контрольной площадки. Средние значения и стандартное отклонение. Звездочкой (*) показана статистически значимая разница между средними значениями (unequal N HSD test). DE – *Desoria* sp., LE – *Lepidocyrtus* sp., SM – *Sminthuridae* g. sp., PO – *Pogonognathellus* sp., GA – клещи группы Gamasoidea, LI – пауки семейства Linyphiidae.

Опад и почва имели более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ на площадках, пораженных короедом ($p = 0,038$ и $0,002$, соответственно). Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ в коллемболах исследованных животных на площадках, пораженных короедом, были меньше относительно контрольной площадки в среднем на $1,2 \pm 0,2\text{‰}$ (рис. 5.5). Разница была достоверна как для коллембол ($p = 0,0001$), так и для хищников ($p = 0,0182$). У отдельных групп статистически значимые отличия были выявлены для *Lepidocyrtus* sp., *Sminthuridae* g. sp., *Pogonognathellus* sp. и пауков семейства Linyphiidae (рис. 5.6). Разница значений $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для разных групп животных между контрольной и пораженными площадками в среднем была $-0,5 \pm 0,6\text{‰}$, но постоянного отличия обнаружено не было (рис. 5.5, 5.6).

Обсуждение результатов

Использование прижизненных корневых выделений ели разными группами коллембол

Углерод ризодепозитов поступает в сообщества почвенных животных благодаря прямой ризофагии, через микроорганизмы ризосферы или микоризу. Прижизненные корневые выделения растений почвенные животные могут получать при потреблении как грибов, так и бактерий (Pollierer et al. 2012). Как было показано ранее в экспериментах с изотопной меткой, прижизненные корневые выделения растений и другие ризодепозиты играют важную роль для многих групп почвенных животных (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007; Högberg et al. 2010; Gilbert et al. 2014).

Группа германских и швейцарских исследователей (Pollierer et al. 2007) провела эксперимент на территории проекта «Swiss Canopy Crane», где на участке дубово-букового леса с 2000 года в кроны деревьев верхнего яруса постоянно выпускали ^{13}C -обедненный CO_2 (Korner et al. 2005). Углерод, поступающий из деревьев в виде опада и ризодепозитов, на данном участке был обеднен ^{13}C . Дополнительно, на части экспериментальных площадок был использован ^{13}C -обедненный лиственный опад. Всего было рассмотрено четыре варианта: (1) меченые корни и опад, (2) помечены только корни, (3) помечен только опад и (4) контроль без метки. Эксперимент продолжался 3 года. Метка корней (1 и 2 варианты эксперимента) повлияла на значения $\delta^{13}\text{C}$ большинства почвенных животных, тогда как в 3 варианте эксперимента изменился только изотопный состав *Glomeris* spp. (Diplopoda), *Euzetes globulus* (Oribatida) и Entomobryidae g. spp. (Collembola). Все исследованные коллемболы кроме *Onychiurus* sp. (Entomobryidae g. spp.,

Tomocerus sp. и *Dicyrtoma minuta*) статистически значимо изменили свой изотопный состав в присутствии метки корней, то есть осваивали углерод ризодепозитов.

Ostle et al. (2007) провели эксперимент с «пульсовой» (одномоментной) меткой в луговой экосистеме. В акриловые камеры с травостоем был внесен $^{13}\text{CO}_2$, а затем в течение 20 дней отбирали почвенные пробы для отлова животных. Через 2 недели во всех изученных группах животных (коллемболы, клещи, энхитреиды и дождевые черви) был обнаружен углерод корневых выделений. Коллемболы активнее осваивали такой углерод, чем остальные изученные группы животных. Авторы отметили, что наиболее многочисленная коллембола в исследовании была *Folsomia quadriculata*.

В нашем эксперименте мы вносили пульсовую метку в лесной экосистеме. Способность осваивать углерод корневых выделений была обнаружена у половины исследованных видов микроартропод. Из коллембол метка была обнаружена в представителях всех исследованных семейств, кроме Neanuridae. Коллемболы этого семейства имеют узкую пищевую специализацию и, по-видимому, не связаны с прижизненными выделениями растений (см. глава 4). Углерод прижизненных выделений корней елей неравномерно распределялся в сообществе почвенных животных. У коллембол метка гораздо чаще обнаруживалась в почвенных сапрофагах и эпигейных фикофагах, чем в подстилочных микробофагах и хищниках. Следовательно, населяющие подстилку коллемболы незначительно зависят от прижизненных корневых выделений.

Исследованные почвенные коллемболы семейства Onychiuridae, напротив, активно осваивали C корневых выделений. Ранее в лабораторном эксперименте было показано, что *Protaphorura fimata* (Onychiuridae) при наличии в микросомах корней живого растения и листового опада, получает углерод и азот с корневыми выделениями кукурузы (*Zea mays*), а не из опада райграса (*Lolium perenne*, Endlweber et al. 2009). Почвенные сапрофаги могут потреблять микроорганизмы, ассоциированные с корнями, например, микоризные грибы. Данное предположение, как и прямая ризофагия, однако, не подтверждается относительно высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ почвенных сапрофагов, в то время как микоризные грибы и корни растений имеют невысокие значения $\delta^{13}\text{C}$. Однако пищевым ресурсом для Onychiuridae также могут служить сапротрофные организмы, развивающиеся в ризосфере или на отмирающем мицелии микоризных грибов (Ekblad et al. 2013).

Неожиданным фактом стало активное использование свежезафиксированного углерода коллемболами - поверхностными фикофагами. Из-за пространственной изоляции представляется маловероятным, что поверхностно-обитающими коллемболами могут

непосредственно использоваться корневые выделения. То, что камера была изолирована от поверхности почвы, исключает фиксацию $^{13}\text{CO}_2$ (метки) наземными несосудистыми растениями, вероятно служащими важным пищевым ресурсом для поверхностных фикофагов. Однако лишайники, растущие на стволе ели, вполне могли получить изотопную метку. Коллемболы этой трофической группировки способны перемещаться по стволам деревьев (Fjellberg 2007) и, вероятно, питаются эпифитными микроорганизмами и лишайниками. Одним из пищевых объектов этих коллембол могут быть эпифитные дрожжи, активно развивающиеся на поверхности листьев, в том числе зеленой хвое (Глушакова 2006). Кроме того, после снятия камеры, соки ели могли поступать на поверхность почвы в виде пади тлей; ранее было показано, что почвенные животные могут использовать такую падь (Seeger and Filser 2008).

По результатам нашего эксперимента, 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, вероятно, получают долю углерода через надземные пастбищные цепи, а почвенные – через подземные (корневые выделения).

Использование углерода прижизненных корневых выделений клещами зависело от трофической группы. Большинство помеченных клещей относились к отряду хищных клещей Mesostigmata, тогда как в подстилочных клещах-сапрофагах отряда Oribatida, метки обнаружено почти не было. С другой стороны, *Ceratoppia bipilis* (Peloppiidae: Oribatida) получил метку в 50% проб, что говорит о приуроченности данного вида к углероду корневых выделений. Несмотря на то, что хищные Mesostigmata населяют подстилку, они, в отличие от коллембол Neanuridae (которые, предположительно, тоже являются хищниками), получали углерод корневых выделений. Это может быть связано с тем, что эти клещи осваивают широкий спектр пищевых объектов, куда могут попадать как почвенные, так и поверхностно-обитающие коллемболы, а также другие животные, которые активно осваивают С прижизненных выделений.

Свежезафиксированный растением углерод в течение нескольких дней выделяется в виде почвенного дыхания и может составлять значительную его долю (65%, Ekblad and Högberg 2001). В нашем эксперименте первые помеченные животные (хищные клещи) были отловлены уже на вторые сутки после внесения метки. Это свидетельствует о том, что уже через двое суток фиксированный древесными растениями углерод атмосферного CO_2 может быть обнаружен в высших звеньях почвенных трофических сетей. Сходная

динамика была зафиксирована в исследовании Högberg et al. (2010), где в течение 2-4 дней после внесения меченого $^{13}\text{CO}_2$ метка была обнаружена в микроорганизмах, плодовых телах грибов и коллемболах. Эксперимент проводился в молодом сосновом лесу.

Подробное исследование путей перемещения свежезафиксированного углерода было проведено Carbone et al. (2007), которые смотрели на распределение изотопной метки в экосистеме в течение месяца после однократного внесения $^{14}\text{CO}_2$ в растение. Эксперимент был проведен в естественном лесном сообществе (молодая черная ель *Picea mariana*) в августе-сентябре. За весь срок исследования (месяц) в ризосферу было выделено 20% обнаруженной метки. Метка в ризосфере обнаруживалась в течение всего срока отбора проб CO_2 , начиная с 3-4 суток. Авторы отмечают, что значительная доля углерода, выделяемого растением в ризосферу, может быть не свежезафиксированным, а поступать из запасов растения. В нашем исследовании около половины видов микроартропод оказались способны осваивать углерод корневых выделений, однако лишь в 9,5% пробах животных была обнаружена метка. Данная оценка значимости корневых выделений может быть занижена по причинам (1) отмеченной нами неоднородности поступления метки в корни и (2) наличия значительной доли ранее запасенного растением углерода в прижизненных выделениях.

Свежезафиксированный углерод быстро попадает в почву и может быть утилизирован широким кругом почвенных животных, однако разные группы микроартропод в разной степени зависят от этого источника энергии. Вывод группы Pollierer et al. (2007, 2012) о критической важности С ризодепозитов для большинства групп почвенных животных, в том числе коллембол и клещей, вероятно связан с тем, что они исследовали поверхностно-обитающие и почвенные виды коллембол.

Влияние прижизненных корневых выделений на трофические связи почвенных животных

Исследованный еловый лес, пораженный короедом, представлял собой систему, где отсутствуют прижизненные корневые выделения основной древесной породы. Похожие системы ранее были смоделированы рядом исследовательских групп с помощью подрезки флоэмы деревьев (Högberg et al. 2001; Kaiser et al. 2011). Исключение прижизненных корневых выделений деревьев из пулов ОБ почвенного сообщества привело к снижению почвенного дыхания более чем в 2 раза в течение 1-2 месяцев после подрезки (Högberg et al. 2001). В исследованиях Högberg et al. (2001) и Nordgren et al. (2003) рассматривается изменение изотопного состава и объема выделяемого почвой CO_2 (почвенное дыхание) в

отсутствие прижизненных корневых выделений. В первое время после подрезки корни растения начинают использовать запасы крахмала, а в почве активируется сапротрофное разложение отмирающих корней и эктомикоризы. Микоризные грибы на 5-10‰ обогащены ^{15}N и на 2-3‰ ^{13}C относительно растений-хозяев (Zeller et al. 2007). После подрезки наблюдалось увеличение значений $\delta^{13}\text{C}$ выделяемого почвой CO_2 и увеличения значений $\delta^{15}\text{N}$ в кустарничках, что Nordgren et al. (2003) трактовали как высвобождение C и N мицелия микоризных грибов. Окончательная оценка показала, что 65% CO_2 , выделяемого почвой, было ассоциировано с прижизненными корневыми выделениями растений.

Корневые выделения растений рассматриваются как субстрат, инициирующий микробный рост в почве (Кузюakov et al. 2000; Ekblad et al. 2013) и его отсутствие понижает активность биотрофных микоризных грибов и бактерий ризосферы. Так как микроорганизмы служат ведущим пищевым ресурсом для многих почвенных животных, подавление большой группы микроорганизмов вероятно отражается на всем почвенном сообществе. Однако, если разные виды микроартропод специализированы на разных видах микроорганизмов (Jorgensen et al. 2003, 2005; Семенина 2010; глава 4), подавление группы микоризных грибов может нести разные последствия для разных групп этих животных (Remén et al. 2010). Remén et al. (2008) обнаружили сильную зависимость сообществ клещей Oribatida от корневых выделений растений. На подрезанных участках елового леса численность доминирующего вида орибатид *Opiella nova* уменьшилась примерно в 10 раз. Авторы работы связывают это с зависимостью данного вида от микоризных грибов как пищевого ресурса. В исследованиях Schneider et al. (2004) и Maraun et al. (2011) показано, то для Oribiidae характерно высокое содержание ^{15}N , что позволяет подозревать трофическую связь с микоризными грибами, однако авторы этих исследований предположили хищный образ жизни, из-за высокой величины $\delta^{13}\text{C}$. В полевом эксперименте Fujii et al. (2014) было показано, что присутствие живых корней влияет на видовой состав и структуру сообщества коллембол, причем в первую очередь на численность доминирующих видов. Авторами работы было отмечена положительная связь между численностью *Folsomia octoculata* (нижнеподстилочная жизненная форма), *Onychiurus flavescens* (почвенная), *Tetracanthella sylvatica* (поверхностно-обитающая) и *Desoria sensibilis* (верхнеподстилочная) и фитомассой живых листьев.

В исследованном нами еловом лесу, который был поражен короедом, в первое время, вероятно, активировалось сапротрофное разложение корней и мицелия микоризных грибов. При этом ожидалось подавление активности и снижение биомассы

микроорганизмов и животных, ассоциированных с прижизненными корневыми выделениями. Так как большинство почвенных животных, в том числе коллемболы, способны к полифагии, мы предположили, что в изменившихся условиях поменяются их пищевые объекты и, соответственно, изотопный состав. Значения $\delta^{13}\text{C}$ почвенных животных действительно уменьшились на пораженных короедом площадках (рис. 5.5, 5.6). Хотя разница средних значений $\delta^{13}\text{C}$ была достоверна не для всех исследованных групп, общий тренд уменьшения $\delta^{13}\text{C}$ свидетельствует о некоторых системных изменениях в трофических связях почвенных животных. Универсальность данного тренда для разных групп говорит о влиянии прижизненных корневых выделений в целом на почвенное сообщество.

Снижение значений $\delta^{13}\text{C}$ почвенных животных могло быть спровоцировано высвобождением большого пула углерода, относительно обедненного ^{13}C . Корни ели имеют повышенное содержание лигнина (который обеднен ^{13}C относительно легкодоступных компонентов опада) относительно свежей хвои опада (Berg and McClaugherty 2008). Кроме того, плодовые тела микоризных грибов имеют значения $\delta^{13}\text{C}$ в среднем примерно на 2‰ ниже, чем плодовые тела сапротрофных грибов (Mayor et al. 2009). Массовое потребление животными отмирающих корневых тканей или мицелия микоризных грибов могло повлечь за собой увеличение относительного содержания ^{12}C в почвенной пищевой сети. Лишенные поступления органических веществ от растения-хозяина, микоризные грибы, возможно, становятся менее токсичными для животных-микофагов (Duhamel et al. 2013). Однако азот, высвобождающийся из мицелия микоризных грибов, обогащен ^{15}N относительно корней и опада растения. Нам не удалось обнаружить закономерного увеличения содержания ^{15}N в исследованных компонентах сообщества, как было обнаружено в исследовании Högberg et al. (2001).

Уменьшение значений $\delta^{13}\text{C}$ в телах коллембол на пораженных участках по сравнению с контролем также может быть связано с увеличением доли потребления почвенных водорослей или поступлением ОВ, ассоциированных с приземными растениями. Так, кислица (*Oxalis acetosella*) была значительно обеднена ^{13}C , что связано с низкой концентрацией ^{13}C в углекислом газе припочвенного воздуха (так называемый, «эффект лесного полога», Brooks et al. 1997). Потребление обедненного ^{13}C органического вещества, депонируемого кислицей в ризосферу, могло привести к уменьшению $\delta^{13}\text{C}$ в сообществе почвенных животных.

Так как в нашем полевом эксперименте было показано, что разные группы коллембол в разной степени зависят от прижизненных корневых выделений (табл. 5.3), мы

ожидали, что изотопный состав разных видов неодинаково изменится в отсутствии этого пула ОВ. Все виды, собранные на пробных площадках относились к поверхностно-обитающим или верхнеподстилочным жизненным формам, что ограничивает вывод о универсальности влияния прижизненных корневых выделений на коллембол. Для прояснения специфичности реакции коллембол на исключение пула прижизненных выделений необходим отбор дополнительного материала.

Освоение коллемболами разных пулов органического вещества

Для того чтобы оценить зависимость разных видов коллембол и их трофических группировок от энергии, поступающей из разных пулов ОВ, мы использовали несколько подходов. Сводные данные представлены в таблице 5.4.

Зависимость коллембол от ОВ листового опада оценивалась по двум критериям: (1) обитание в толще подстилки (подстилочная жизненная форма) и (2) устойчивость изотопного состава относительно листового опада в разных биотопах. Для оценки устойчивости мы сравнивали дисперсии исходных ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) и нормированных на опад ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) значений изотопного состава особей вида. Если $S^2(\delta^{13}\text{C}) > S^2(\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}})$, и (или) $S^2(\delta^{15}\text{N}) > S^2(\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}})$, то есть нормирование на опад уменьшало дисперсию, такой вид считался зависящим от ОВ опада. Если оба критерия давали положительный результат (вид обитает в подстилке и нормирование уменьшает дисперсию), такой вид получал индекс ** в таблице. Если положительный результат давал один критерий – индекс *. Зависимость трофической группировки определялась усреднением результатами анализа для видов, входящих в данную группировку.

Зависимость коллембол от ОВ корневых выделений оценивалась по результатам полевого эксперимента (табл. 5.3). Виды, в которых была обнаружена метка более чем в 15% случаев, получили индекс ** в таблице. Виды, в которых была обнаружена метка 5-15% случаев получили индекс *. Виды, получившие метку менее, чем в 5% случаев, не получили индекс. Поверхностно-обитающие коллемболы не получили индекса вследствие пространственной изоляции от корней.

Зависимость коллембол от ОВ несосудистых растений оценивалась по изотопному составу азота, так как водоросли, лишайники и мхи имеют низкие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ (Solga et al. 2005). Виды со средними величинами $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} < -0,5\text{‰}$, получили индекс ** в таблице. Виды со средними величинами $-0,5\text{‰} < \delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} < 0\text{‰}$, получили индекс *.

Зависимость коллембол от стабилизированного органического вещества почвы оценивалась по двум критериям: (1) обитание в нижней части подстилки и гумусовом

горизонте (почвенная жизненная форма) и (2) изотопный состав. Значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ увеличиваются вниз по почвенному профилю (Billings and Richter 2006). Мы приняли значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 3,5$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} > 3,5\text{‰}$, как критерий использования СПОВ (при условии, что данный вид не относится к семейству Neanuridae, то есть является потенциальным хищником). Величина $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ была использована, чтобы разделить пулы СПОВ и корневого углерода микоризных грибов, которые также имеют высокие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$, однако отличаются низкими значениями $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ (Zeller et al. 2007; Mayor et al. 2009). Если оба критерия давали положительный результат (вид обитает в нижней части подстилки или гумусовом горизонте и $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} > 3,5$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} > 3,5\text{‰}$), такой вид получал индекс ** в таблице. Если положительный результат давал один критерий – индекс *.

Таблица 5.4. Зависимость трофических группировок и наиболее многочисленных видов коллембол от разных пулов органического вещества. (**) – высокая степень зависимости, (*) – наличие зависимости, () – зависимости не обнаружено или она очень мала (пояснения выше по тексту).

ЛО – листовой опад, КВ – корневые выделения, НСР – несосудистые растения, СПОВ – стабилизированное почвенное органическое вещество.

Трофическая группировка	ЛО	КВ	НСР	СПОВ
Эпигейные фикофаги/микробофаги	*		**	
Подстилочные микробофаги	**			
Почвенные сапрофаги/микробофаги	*	**		**
Подстилочные хищники/микофаги	**			
<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>	**			

Эпигейные фикофаги получают значительную долю энергии из фитомассы несосудистых растений. Часть видов этой группировки, населяющие верхнюю часть подстилки, вероятно, зависят от ОВ листового опада. Подстилочные микробофаги почти

полностью зависят от листового опада. Почвенные сапрофаги активно осваивают корневые выделения растений и углерод СПОВ, скорее всего получая часть С из разлагающегося листового опада. Подстилочные хищники, похоже, полностью зависят от углерода листового опада (табл. 5.4).

Большинство видов коллембол зависят по крайней мере от двух пулов ОВ. Таким образом, несмотря на пищевую специализацию, коллемболы могут частично интегрировать разные потоки энергии в почвенных трофических сетях.

Заключение

Корневые выделения растений играют важную роль в энергетике почвенных трофических сетей. Все, или большая часть, исследованных почвенных животных реагировало на отсутствие этого пула ОВ. В полевом эксперименте удалось обнаружить, что около 50% видов почвенных микроартропод может осваивать углерод прижизненных выделений, хотя лишь 9,5% проб животных было помечено. Свежезафиксированный елью углерод уже через 2-3 суток обнаруживался на верхних уровнях трофических пищевых сетей почвы.

Разные виды коллембол и клещей в разной степени осваивают свежезафиксированный углерод растений. Зависимость от этого ресурса была характерна для почвенных сапрофагов (семейство Onychiuridae) и поверхностных фикофагов (семейства Tomoceridae и Sminthuridae). Подстилочные микробофаги почти не зависят от углерода прижизненных выделений, а для группировки подстилочных хищников не было обнаружено ни одного случая использования данного ресурса. Среди клещей хищные формы (представители отряда Mesostigmata) гораздо чаще получали С корневых выделений, чем клещи отряда Oribatida. Внутри группы сапротрофных клещей Oribatida метка также распределялась неоднородно – вид *Ceratoppia bipilis* (Peloppiidae) получил метку в 50% проб, что говорит о значительной зависимости его от корневых выделений.

Сводные данные по потреблению коллемболами разных пулов органического вещества показали, что наиболее специализированы подстилочные коллемболы, которые осваивают почти исключительно углерод листового опада. Однако многие виды из других трофических группировок осваивают углерод нескольких пулов ОВ, что подтверждает роль коллембол как узлового звена, связывающего разные потоки энергии в почвенных пищевых сетях.

Для получения подробной количественной оценки освоения коллемболами разных пулов ОВ, необходимы дополнительные полевые описания и эксперименты. Пока отсутствуют оценки вклада несосудистых растений в энергетику коллембол и в целом почвенного сообщества, нет однозначных сведений об освоении почвообитающими организмами стабилизированного органического вещества почвы. В то же время, эти знания позволят лучше понять механизмы функционирования и регуляции почвенных сообществ.

ГЛАВА 6. Устойчивость трофических связей коллембол во времени

Введение

Сезонные изменения температуры и влажности являются важным фактором, определяющим функционирование наземных и почвенных сообществ умеренного климата (Berg and Bengtsson 2007). 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. 1998a; Berg et al. 1997; Кузнецова 2005). В зависимости от сезона, стадии сукцессии и конкретных климатических условий меняются ключевые функциональные параметры почвенных биосистем, такие как интенсивность поступления и деструкции ОБ (Epron et al. 2001; Ермоленко 2002; Cheng et al. 2006; Högberg et al. 2010; Epron et al. 2011) и состав микробного сообщества (Myers et al. 2001; Brant et al. 2006; Moore-Kucera and Dick 2008; Högberg et al., 2010). Можно ожидать, что такие изменения отражаются и на трофических связях почвенных животных-микробофагов (Ferlian et al. 2012). Кроме того, изменения температуры и влажности определяют жизненные циклы почвенных животных и их поведение (Christiansen 1964; Siepel 1994), что показано и для коллембол (Huhta and Mikkonen 1982; Potapov 2001; Fjellberg 2007).

В более масштабной временной шкале, структура и функциональные связи в почвенных системах изменяются на разных уровнях развития сообщества. На разных стадиях сукцессии численность и видовой набор коллембол может значительно отличаться (Hopkin 1997; Кузнецова 2005). В ходе сукцессии увеличивается биологическое разнообразие и устойчивость сообщества. Также формируются постоянные функциональные взаимодействия, что приводит к сужению трофических ниш многих видов. В недавнем исследовании было предложено применить анализ изотопного состава С и N для оценки ширины трофических ниш отдельных видов как критерия устойчивости сообщества (Кузнецова и др. 2014). Мы решили использовать данный подход для оценки устойчивости сообществ на разных стадиях вторичной сукцессии.

Наличие временных изменений в функциональных связях почвенных беспозвоночных было отмечено в отдельных исследованиях (Neilson et al. 1998; Ikeda et al. 2010). Остается не изученным, насколько трофическая позиция коллембол устойчива во времени. В данном исследовании мы оценивали устойчивость трофических связей коллембол в течение вегетационного сезона и на разных стадиях вторичной сукцессии.

Общая задача исследования была разбита на частные задачи:

- Исследовать закономерности сезонных изменений изотопного состава С и N коллембол на примере поверхностно-обитающих видов.
- Оценить, в какой степени меняются трофические позиции разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии зарастания залежи.
- Оценить устойчивость сообществ коллембол на разных стадиях вторичной сукцессии (зарастающая пашня, березняк разнотравный, смешанный лес, ельник-кисличник), по степени внутривидовой вариации величины $\delta^{15}\text{N}$ видов коллембол.

Материалы и методы

Сезонные изменения трофических связей коллембол

Исследование проводили в лесных биоценозах в окрестностях биостанции «Малинки» ИПЭЭ РАН им. Северцова (Московская обл.) – ельнике мертвопокровном и черноольшанике разнотравном с мая по октябрь 2010 г. Исследовали изотопный состав трех поверхностно-обитающих видов коллембол – *Pogonognathellus longicornis* и *Orchesella flavescens* из черноольшаника и *Isotoma viridis* из ельника.

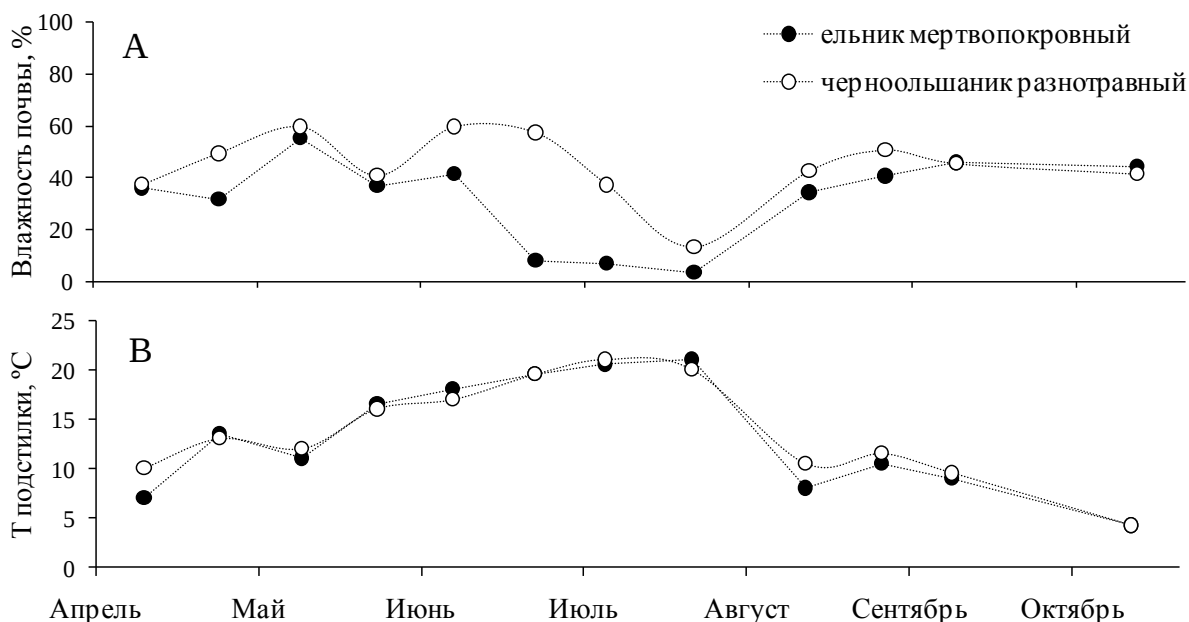


Рисунок 6.1. Изменения влажности почвы (А) и средней температуры подстилки (В) в течение вегетационного сезона (2010 г.) в ельнике мертвопокровном и черноольшанике разнотравном.

Сбор материала происходил каждые две недели на однородных площадках 10 x 10 м. В каждый срок на площадке отбирали четыре смешанные пробы объемом $\sim 2500 \text{ см}^3$ для отлова коллембол на изотопный анализ. Коллембол отлавливали эксгаустером. Вместе с коллемболами отбирали листовой опад на изотопный анализ ($n = 3$), пробы почвы (30-35 г) для измерения влажности и измеряли температуру подстилки. Отобранная почва была высушена до воздушно-сухого состояния (120 часов при 50°C). Влажность почвы (% сухого веса) определяли по разнице между исходной и высушенной навеской. Температуру подстилки измеряли электронными термометрами «Термохрон». Самая высокая температура и минимальная влажность наблюдалась в середине лета (Июль-Август, $20-22^\circ\text{C}$, рис 6.1).

Изменение трофических связей разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии

Материал был отобран в Центральном Лесном Государственном Заповеднике (Тверская обл.) 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*), в июле 2012 года.

В каждом биотопе было отобрано по 10 проб на количественный учет коллембол, 4 смешанные пробы для отлова коллембол на изотопный анализ, а также по 3 пробы листового опада и почвы (на заброшенной пашне были отобраны только пробы почвы). После экстракции на воронках Тулльгрена, был определен изотопный состав животных и субстратов (см. главу 2).

Результаты

Сезонные изменения трофических связей коллембол

Значения $\delta^{13}\text{C}$ листового опада статистически значимо не различались в черноольшанике и ельнике ($-28,4 \pm 0,2$ и $-29,4 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно). Значения $\delta^{15}\text{N}$ листового опада были одинаковы в обоих исследованных биотопах (среднее значение $-1,2 \pm 0,1$). Изотопный состав опада слабо и незакономерно изменялся в течение вегетационного сезона.

Все исследованные коллемболы (*P. longicornis*, *O. flavescens* и *I. viridis*) относятся к трофической группировке эпигейных фикофагов. Предположительно, эти виды имеют сходные пищевые ресурсы, что подтверждается их близким изотопным составом (средние значения для трех исследованных видов $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}} = 1,0 \pm 0,2$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}} = -0,4 \pm 0,1$).

Сезонные изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были похожи для разных видов, немного отличаясь в двух биотопах (рис. 6.2). Максимальное содержание ^{13}C и ^{15}N в телах коллембол было обнаружено поздним летом и ранней осенью, а минимальное – весной. Часто также наблюдалось снижение величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ поздней осенью.

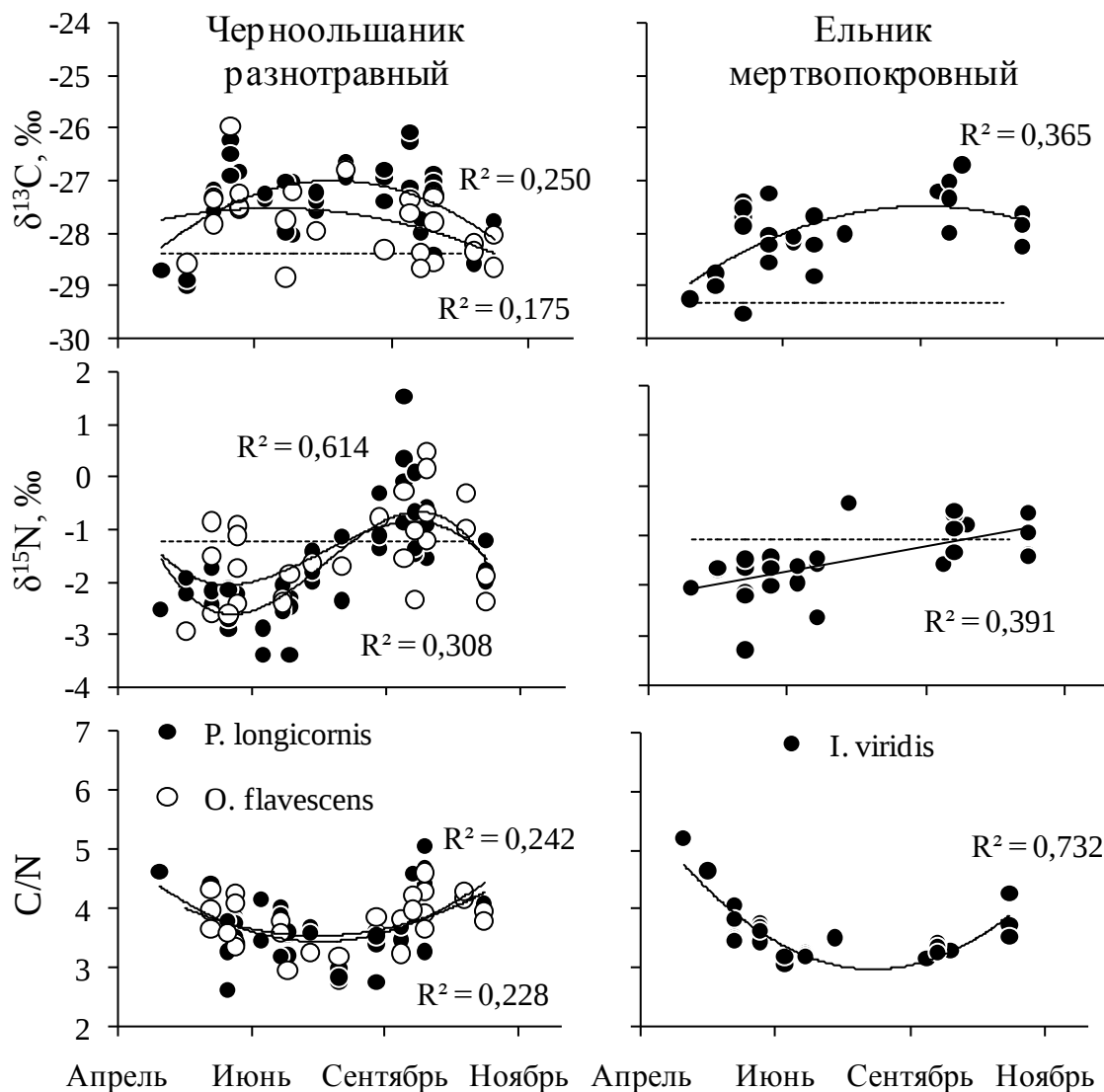


Рисунок 6.2. Сезонные изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол. Каждая точка – одна проба. *P. longicornis* и *O. flavescens* были собраны в черноольшанике, *I. viridis* была собрана в ельнике. Пунктирная линия показывает средние значения изотопного состава опада ($n = 7$). Целые линии показывают аппроксимацию значений (функции вида $y = Ax$, $y = Ax^2 + Bx + C$ или $y = Ax^3 + Bx^2 + Cx + D$).

Отношение C/N статистически значимо не отличалось для исследованных видов (общее среднее $\text{C/N} = 3,7 \pm 0,1$, $n = 148$). Отношение C/N изменялось одинаково во всех коллемболах, достигнув минимума поздним летом (рис. 6.2). Значения $\delta^{15}\text{N}$ положительно

коррелировали с отношением C/N только для *O. flavescens* ($R = 0,480$, $p = 0,013$, $n = 26$). Значения $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно коррелировали с отношением C/N для всех исследованных видов коллембол (*P. longicornis* $R = -0,572$, $p < 0,001$, $n = 57$; *O. flavescens* $R = -0,235$, $p = 0,027$, $n = 26$; и *I. viridis* $R = -0,554$, $p = 0,002$, $n = 28$, рис. 6.3).

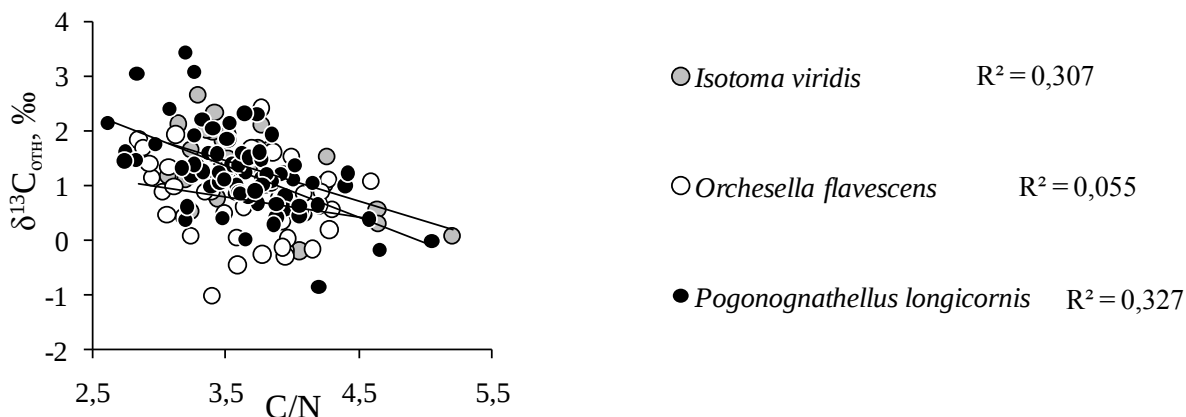


Рисунок 6.3. Зависимость изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$) от отношения C/N в телах исследованных видов коллембол. Данные всех сборов, каждая точка – одна проба. Корреляции статистически значимы при $p < 0,01$.

Изменение трофической позиции разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии

На пробных площадках в ЦЛГЗ были обнаружены 24 вида коллембол. На брошенной пашне было обнаружено 17 видов, в березняке разнотравном 13 видов, в смешанном лесу 16 видов и в ельнике-кисличнике 17 видов. Наименьшая численность коллембол была обнаружена в березняке разнотравном (10259 ± 1666 особей/м²), а наибольшая – в смешанном лесу и ельнике-кисличнике (около 21500 особей/м²). На брошенной пашне численность коллембол составила 17850 ± 1409 особей/м². Соотношение видов, а также их набор менялся в ходе вторичной сукцессии, однако во всех исследованных биотопах доминировал вид *P. notabilis* семейства Isotomidae (рис. 6.4).

На анализ изотопного состава была отобрана 21 проба почвы и опада, 104 пробы коллембол, из них 11 с брошенной пашни, 28 из березняка разнотравного, 32 из смешанного леса и 33 из ельника-кисличника. Почти во всех биотопах были обнаружены: *I. viridis*, *Lepidocyrtus* sp., *P. notabilis*, *Pogonognathellus* sp., *O. flavescens* и *N. muscorum* (табл. 6.1). Для нормирования на опад величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол брошенной пашни мы вычислили изотопный состав опада, используя изотопный состав почвы из этого

биотопа и среднюю разницу между почвой и опадом в других биотопах. Для углерода: $\delta^{13}\text{C}_{\text{опад}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{почвы}} + \Delta$, где Δ – средняя разница между значениями $\delta^{13}\text{C}$ опада и почвы в других исследованных биотопах.

Таблица 6.1. Исходный и нормированный на опад изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) наиболее многочисленных видов коллембол из разных биотопов, представляющих стадии вторичной сукцессии. n – количество проб изотопного состава, se – стандартная ошибка среднего.

Биотоп/виды	n	$\delta^{13}\text{C}$	se	$\delta^{15}\text{N}$	Se	$\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$	se	$\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$	se
Брошенная пашня									
<i>Isotoma viridis</i>	4	-27,3	0,3	5,9	0,4	2,9	0,3	4,0	0,4
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	2	-27,2	0,0	4,5	0,4	3,0	0,0	2,5	0,4
<i>Parisotoma notabilis</i>	2	-26,8	0,2	7,1	1,3	3,4	0,2	5,1	1,3
Почва	3	-27,8	0,0	6,0	0,1	2,4	0,0	4,0	0,1
Опад (вычисленные значения)	3	-30,2	0,1	1,9	0,2	0,0	0,1	0,0	0,2
Березняк разнотравный									
<i>Isotoma viridis</i>	2	-27,7	0,4	1,2	0,6	2,1	0,4	1,9	0,6
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	6	-27,1	0,1	0,8	0,2	2,6	0,1	1,6	0,2
<i>Neanura muscorum</i>	2	-23,1	0,8	4,3	0,5	6,6	0,8	5,0	0,5
<i>Orchesella flavescens</i>	4	-27,9	0,3	0,0	0,7	1,8	0,3	0,7	0,7
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	-26,4	0,1	0,7	0,3	3,4	0,1	1,4	0,3
<i>Pogonognathellus</i> sp.	7	-26,8	0,2	-0,1	0,2	2,9	0,2	0,6	0,2
Почва	3	-27,5	0,0	3,5	0,2	2,3	0,0	4,2	0,2
Опад	3	-29,7	0,3	-0,7	0,1	0,0	0,3	0,0	0,1
Смешанный лес									
<i>Isotoma viridis</i>	1	-28,6		2,0		1,0		2,6	
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,0	0,1	1,9	0,3	3,5	0,1	2,6	0,3
<i>Neanura muscorum</i>	3	-23,0	0,1	3,7	0,2	6,6	0,1	4,4	0,2
<i>Orchesella flavescens</i>	3	-27,0	0,0	-0,9	0,3	2,6	0,0	-0,2	0,3
<i>Parisotoma notabilis</i>	7	-25,4	0,1	0,4	0,3	4,2	0,1	1,1	0,3
<i>Pogonognathellus</i> sp.	9	-26,0	0,1	-0,6	0,4	3,5	0,1	0,1	0,4
Почва	3	-26,6	0,2	3,9	0,3	2,9	0,2	4,6	0,3
Опад	3	-29,6	0,3	-0,7	0,4	0,0	0,3	0,0	0,4
Ельник-кисличник									
<i>Isotoma viridis</i>	2	-25,1	0,1	-1,6	0,1	3,1	0,1	0,1	0,1
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,5	0,2	-0,1	0,2	1,7	0,2	1,5	0,2
<i>Neanura muscorum</i>	2	-22,8	0,0	4,0	0,1	5,4	0,0	5,6	0,1
<i>Orchesella flavescens</i>	3	-26,7	0,1	-1,6	0,2	1,5	0,1	0,0	0,2
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	-25,1	0,1	-0,6	0,3	3,1	0,1	1,0	0,3
<i>Pogonognathellus</i> sp.	7	-26,0	0,1	-1,9	0,2	2,2	0,1	-0,2	0,2
Почва	3	-26,3	0,2	1,6	0,3	1,9	0,2	3,3	0,3
Опад	3	-28,2	0,1	-1,7	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1

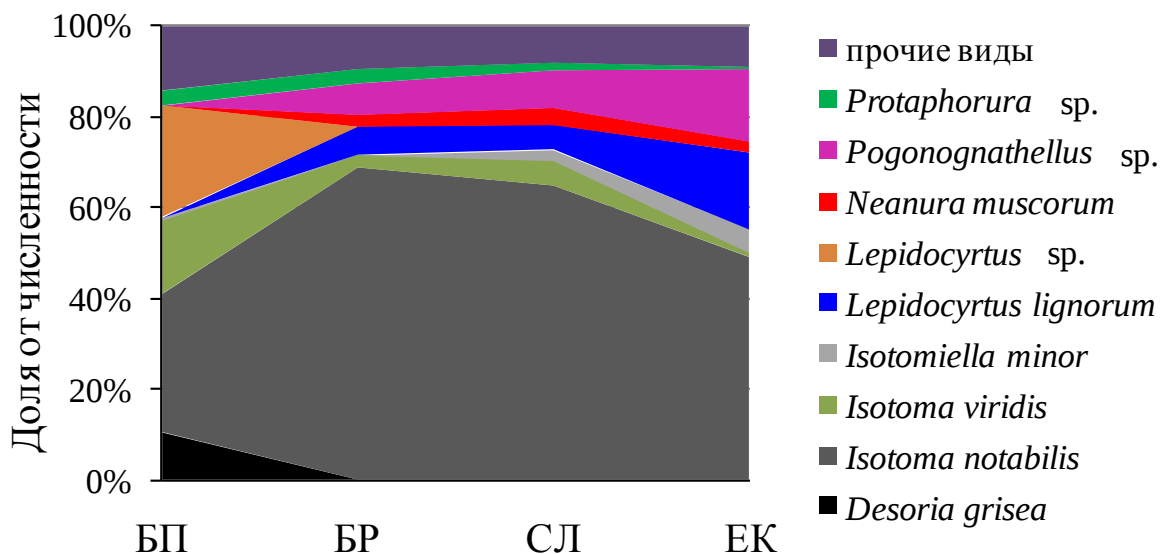


Рисунок 6.4. Доля разных видов коллембол от общей численности в биотопах, представляющих разные стадии вторичной сукцессии. $n = 4$. БП – брошенная пашня, БР – березняк разнотравный, СЛ – смешанный лес, ЕК – ельник-кисличник.

Из-за того, что изотопный состав опада варьирует и может изменяться в зависимости от выборки, нами было проведено два анализа – с нормированными и ненормированными на опад величинами изотопного состава. Значения $\delta^{13}\text{C}$ опада были статистически значимо выше в ельнике-кисличнике относительно других биотопов (во всех случаях попарного сравнения p не превышало 0,01, рис. 6.6). Большинство исследованных видов коллембол (*Lepidocyrtus* sp., *P. notabilis*, *Pogonognathellus* sp. и *O. flavescens*) в ельнике-кисличнике и смешанном лесу имели более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$, чем в березняке разнотравном и на брошенной пашне. После нормирования на опад, статистически значимо выше были величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ в коллемболах смешанного леса относительно других биотопов.

Высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ были характерны для коллембол брошенной пашни, а низкие – для коллембол ельника-кисличника. После нормирования на опад, в большинстве случаев, не наблюдалось изменений значений $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в ходе вторичной сукцессии, хотя *P. notabilis* и *I. viridis* по-прежнему были статистически значимо обогащены ^{15}N на брошенной пашне относительно ельника-кисличника. Изотопный состав *N. muscorum* не отличался в березняке разнотравном, смешанном лесу и ельнике-кисличнике (рис. 6.5).

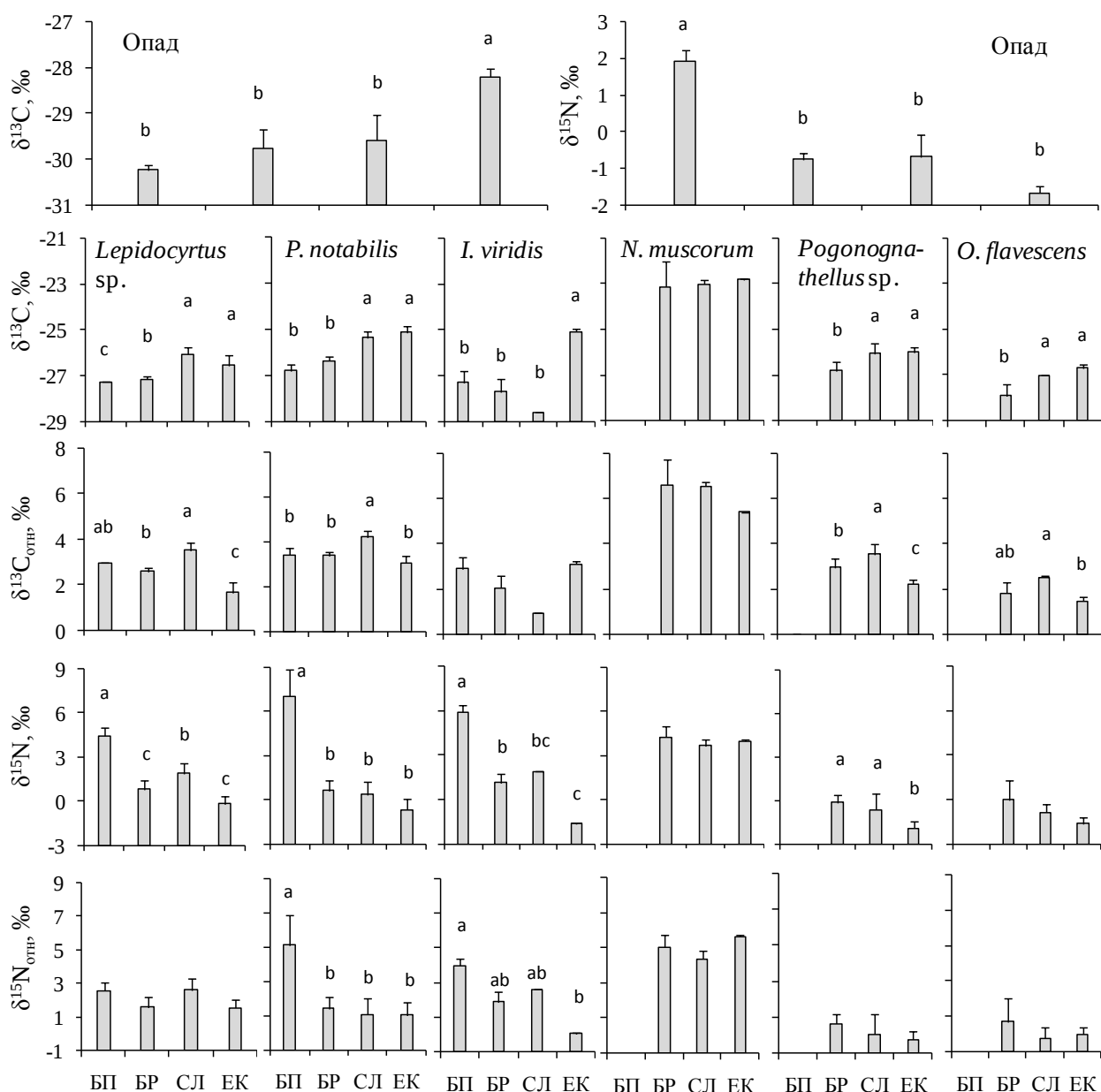


Рисунок 6.5. Исходный ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) и нормированный на опад ($\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$) изотопный состав разных видов коллембол, а также изотопный состав опада из биотопов, представляющих стадии вторичной сукцессии. Средние значения и стандартные отклонения, $n = 1-9$. БП – брошенная пашня, БР – березняк разнотравный, СЛ – смешанный лес, ЕК – ельник-кисличник. В пределах каждого графика разница между столбцами, обозначенными одной буквой, статистически не значима (unequal n HSD test, $p < 0,05$).

Внутривидовая вариация значений $\delta^{15}\text{N}$ (интерперцентильный размах 20-80, см. глава 4) отличалась для разных видов коллембол и в разных биотопах, последовательно уменьшаясь в ходе вторичной сукцессии от ранних стадий к поздним (табл. 6.2), однако

данные отличия не были статистически значимы. Внутривидовая вариация значений $\delta^{13}\text{C}$ была сходна в разных биотопах.

Таблица 6.2. Внутривидовая вариация (интерперцентильный размах между 20 и 80 перцентилем) величин $\delta^{15}\text{N}$ разных видов коллембол из биотопов, представляющих стадии вторичной сукцессии. n = 3-9.

Вид	Диапазон $\delta^{15}\text{N}$, ‰				
	Брошенная пашня	Березняк разнотравный	Смешанный лес	Ельник- кисличник	Среднее значение
<i>Isotoma viridis</i>	2,0	1,2	-	0,1	1,1
<i>Lepidocyrtus</i> sp.	0,7	0,8	1,1	0,8	0,9
<i>Neanura muscorum</i>	-	1,0	0,8	0,2	0,7
<i>Orchesella flavescens</i>	-	3,2	1,2	0,7	1,7
<i>Parisotoma notabilis</i>	2,5	1,2	0,6	1,3	1,4
<i>Pogonognathellus</i> sp.	-	0,8	2,5	0,7	1,3
Средний диапазон $\delta^{15}\text{N}$ по биотопам	1,8	1,4	1,2	0,6	

Обсуждение результатов

Сезонные изменения трофических связей коллембол

Большинство исследований, объектом которых являются почвенные трофические сети и функциональные взаимодействия внутри них, не затрагивают сезонные изменения. В то же время, в течение вегетационного сезона меняется ряд важных факторов, определяющих биологические процессы в почве. Температура и влажность, а также поступление из разных пулов органического вещества, определяет состав микробного сообщества почв (Moore-Kucera and Dick 2008; Berg et al. 1998b). Можно предположить, что коллемболы чувствительны к изменениям в сообществе микроорганизмов, которые являются их основным пищевым ресурсом, что отражается на изотопном составе этих животных. Изотопный состав C и N коллембол интегрирует их трофические связи за последние 3-5 недель. Данный срок показан в лабораторных экспериментах и зависит от скорости обмена веществ животного (Chamberlain et al. 2006; Larsen et al. 2009; Potapov et al. 2013). Значительные изменения изотопного состава в течение сезона могут свидетельствовать о смене пищевых объектов, в то время как отсутствие таких изменений – об устойчивой трофической позиции.

Сезонные изменения трофических взаимодействий в почве были затронуты в нескольких работах. В смешанных листопадных лесах (Франция) Ponsard and Arditì (2000) обнаружили на 1-2‰ более высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ для сапрофагов летом (июль) по сравнению с осенью и весной. Как и в нашем исследовании, наиболее низкие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ были отмечены весной. Выше описанная закономерность была сходна в трех изученных авторами работы биотопах.

В тканях хищных многоножек в течение сезона достоверно изменяется набор жирных кислот. Так, во влажный осенний период высока доля бактериальных ЖК, а в сухой летний период - доли растительных и грибных ЖК (Ferlian et al. 2012).

В комплексном исследовании пищевых сетей почвы пастбища было обнаружено, что величины $\delta^{15}\text{N}$ растений и почвы изменяются, тогда как $\delta^{13}\text{C}$ в целом стабильны в течение вегетационного сезона. В телах дождевых червей наиболее низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ были обнаружены в июне, что совпало с периодом низкой влажности (Neilson et al. 1998).

Нами было проведено более подробное исследование сезонных изменений трофических связей почвенных животных. Мы обнаружили, что величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ выше поздним летом (июль-сентябрь), по сравнению с остальными сезонами и изменяются сходно для разных видов, немного отличаясь в биотопах. Зафиксированные нами изменения средних величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в пределах 2-3‰ могут свидетельствовать о смене пищевых объектов животного. Однако причины этих изменений требуют подробного рассмотрения. В первую очередь, стоит отметить определяющее влияние температуры и влажности на многие почвенные процессы. Эти процессы, в свою очередь, могут определять изотопный состав животных. Наиболее важные факторы, влияющие на изотопный состав коллембол *рассмотрены* ниже.

Жизненный цикл. Жизненный цикл почвенных животных ассоциирован с сезонными изменениями. Было показано, что между молодыми и взрослыми особями почвенных животных может быть определенная разница изотопного состава (Scheu and Folger 2004; Семенюк и Тиунов 2011). В нашем исследовании были использованы преимущественно взрослые, хорошо пигментированные особи. Размножение коллембол определяется в основном температурой и влажностью почвы (Huhta and Mikkonen 1982; Rotapov 2002; Fjellberg 2007). Коллемболы могут зимовать как в виде взрослых особей (например, *O. flavescens*), так и в виде яиц (например, *P. longicornis*). Однако, несмотря на возможные отличия в возрастной структуре популяций, изменения изотопного состава были сходны для разных видов коллембол. Кроме того, ни для одного вида не было обнаружено зависимости значений $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ или C/N от веса особи (данные не показаны).

Физиологическое состояние. Общие для разных видов закономерности сезонных изменений указывают на вероятные изменения в сообществе. Ранее было показано, что изотопный состав азота (величина $\delta^{15}\text{N}$) коррелирует с отношением C/N в телах коллембол, которое, в свою очередь, коррелирует с «упитанностью» животного (Semenina and Tiunov 2011). Кроме того, уменьшение отношения C/N при голодании (потерях жирового запаса), сопровождается увеличением содержания ^{13}C в животном, так как липиды обеднены ^{13}C (Post et al. 2007). Таким образом, условия питания коллембол могут влиять на величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{отн}}$ действительно зависели от отношения C/N для всех видов коллембол (рис. 6.3). Жаркий летний период, вероятно, привел к сильному снижению микробной активности в подстилке и на поверхности растительных субстратов. Сокращение основного пищевого ресурса привело к голоданию коллембол и увеличению значений $\delta^{13}\text{C}$ в их телах. Это предположение подтверждается отрицательной зависимостью отношения C/N в телах коллембол от температуры подстилки ($R = -0,302$, $p < 0,001$, $n = 26$) и положительной зависимостью - от влажности почвы ($R = 0,271$, $p = 0,001$).

В то же время, значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ не коррелировали с температурой, влажностью или отношением C/N. Так как величина $\delta^{15}\text{N}$ отражает трофическую позицию животного, наиболее вероятной причиной сезонных изменений этой величины является изменение трофических связей, либо изотопного состава пищи.

Освоение разных пулов органического вещества почвы. В течение вегетационного сезона меняется поступление углерода из разных пулов органического вещества в почву. ОВ опада, корневых выделений и СПОВ отличается по изотопному составу углерода и азота. Изменение вклада этих пулов в энергетику почвенных пищевых сетей может отразиться и на изотопном составе коллембол. СПОВ обогащено ^{13}C и ^{15}N относительно свежего опада (Billings and Richter 2006). Вклад корневых выделений грубо может быть идентифицирован по высоким значениям $\delta^{15}\text{N}$, которые характерны для микоризных грибов. Сапротрофные грибы, напротив, обогащены ^{13}C ; высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ характерны для микробофагов, потребляющих сапротрофные микроорганизмы опада (см. глава 4). Углерод, поступающий из разных пулов ОВ, ассимилируется микроорганизмами почв. Исследования сезонных изменений микробного сообщества часто дает противоречивые результаты, в том числе в силу методических различий и разницы исследуемых биогеоценозов. Тем не менее, мы попытались выделить основные закономерности.

Весной, вместе растущей температурой, в подстилке активируются процессы первичного разложения осеннего опада, что приводит к увеличению численности сапротрофных бактерий и грибов (Myers et al., 2001; Brant et al., 2006). К середине лета влажность подстилки падает и увеличивается доля засухоустойчивых мицелиальных организмов, таких как грибы и актиномицеты (Berg et al., 1998; Myers et al., 2001; Moore-Kucera et al., 2008). В то же время, в гумусовом горизонте, менее восприимчивом к засухе, доля бактерий остается прежней (Berg et al., 1998), что может приводить к относительному увеличению потока углерода из СПОВ, так как скорость разложения опада замедляется. Это предположение подтверждается более высоким относительным содержанием фенолоксидазы и пероксидазы в почве (Kaiser et al., 2010). Влажность почвы, однако, может значительно меняться от года к году и в пределах одного летнего периода ее повышение вновь приводит к быстрому размножению сапротрофных бактерий в подстилке и ускорению процессов разложения, то есть увеличению энергетических потоков всей системы. В конце лета и начале осени увеличивается доля углерода, поступающего в почву через корневые выделения растений, приводя к увеличению активности микоризных грибов и бактерий ризосферы (Högberg et al., 2010). Поздней осенью, поступление свежего листового опада активирует сапротрофные бактерии и грибы, при этом повышается концентрация целлюлазы и протеазы в почве (Kaiser et al., 2010; Ferlian et al., 2012).

Сезонные изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ в общем виде отражали изменения соотношения функциональных групп микроорганизмов, осваивающих разные пулы ОВ. Величина $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол увеличилась в засушливый летний период с увеличением доли питательных элементов, поступающих из СПОВ. Увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ произошло позже в черноольшанике, где дольше сохранялись высокие значения влажности. Высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ были характерны и для ранней осени, в период активности микроорганизмов, ассоциированных с корнями. Затем, концентрация ^{15}N в коллемболах упала при активации процессов сапротрофного разложения свежего опада. Однако динамика значений $\delta^{13}\text{C}$ не отражала изменения энергетических потоков – минимальные величины $\delta^{13}\text{C}$ в телах коллембол были отмечены весной и осенью, когда доминируют процессы сапротрофного разложения опада. Впрочем, высокое содержание в коллемболах ^{13}C -обедненных липидов в эти периоды могло быть основным фактором, определяющим величины $\delta^{13}\text{C}$.

Доля сапротрофных и микоризных грибов в рационе. Так как коллемболы являются, в большинстве своем, микофагами (Гиляров и Чернова 1984; Норкин 1997), мы

предположили, что в течение сезона их изотопный состав может определяться изменением доли сапротрофных и микоризных грибов в их рационе. Микоризные грибы имеют среднюю величину $\delta^{15}\text{N}$ примерно на 3‰ выше и среднюю величину $\delta^{13}\text{C}$ примерно на 2‰ ниже, чем сапротрофные (Lindahl et al. 2006; Hobbie et al. 2012). Таким образом, при повышении активности роста микоризных грибов в почве, содержание ^{15}N в телах трофически связанных с ними животных должно повышаться, тогда как содержание ^{13}C - понижаться. Изменение доли сапротрофных и микоризных грибов в рационе коллембол объясняет высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ в их телах поздним летом и ранней осенью, однако не объясняет низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ поздней осенью, когда в подстилке активно размножаются сапротрофные грибы. Небольшая разница значений $\delta^{15}\text{N}$ в коллемболах между биотопами может быть объяснена специфичностью микоризы. Для *Alnus glutinosa* характерно формирование видоспецифичной актиноморизы с актиномицетами рода *Frankia* (Pritsch et al. 1997).

Вертикальные миграции. Известно, что большинство почвенных животных, в том числе коллемболы, активно мигрируют в вертикальном направлении, в зависимости от влажности. Пространственное разделение процессов разложения растительных остатков ведет к вертикальному градиенту значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в почве (Billings and Richter 2006; Hyodo et al. 2010). Это отражается на изотопном составе животных, населяющих разные слои почвы – так, для подстилочных и почвенных коллембол характерен разный изотопный состав (Hishi et al. 2007; Кузнецова и др. 2014; см. глава 4). Миграция в нижние слои подстилки, и питание там, объясняет увеличение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол в засушливый летний период. Впрочем, большинство животных было выловлено нами с верхнего слоя подстилки.

Изменения изотопного состава низших растений. Исследованные нами виды коллембол относятся к трофической группировке эпигейных фикофагов. Это крупные поверхностные коллемболы, значительную долю рациона которых могут представлять почвенные и наземные несосудистые растения (см. глава 4). Почвенные водоросли и цианобактерии наиболее активны ранней весной и поздней осенью, когда проективное покрытие листопадных деревьев минимально. Водоросли, растущие на поверхности растительных субстратов, имеют низкие, относительно опада, значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ (Solga et al. 2005; Liu et al. 2008). Изотопный состав водоросли *Trentepohlia* sp., собранной в нашем исследовании со стволов деревьев черной ольхи был $\delta^{13}\text{C} = -30,7 \pm 0,1$ и $\delta^{15}\text{N} = -11,8 \pm 0,2$ ‰. Значительное включение такой пищи в рацион должно снижать содержание ^{13}C и ^{15}N в тканях коллембол. Действительно, наиболее низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ в

коллемболах были обнаружены ранней весной и поздней осенью. Кроме того, данная закономерность была менее выражена в нелистопадном еловом лесу. Максимум значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ совпал с засушливым периодом, когда активность водорослей могла быть подавлена отсутствием влаги.

Почвенные водоросли, лишайники и мхи получают основную часть азота с атмосферными осадками. Значения $\delta^{15}\text{N}$ в этих растениях зависят от доли ассимиляции азота из NO_3 и NH_4 и от изотопного состава атмосферных депозитов (Solga et al. 2005). Сезонные изменения изотопного состава азота атмосферных осадков в Московской области не изучены, однако существующие исследования других регионов демонстрируют, что колебание величин $\delta^{15}\text{N}$ в атмосферных депозитах может варьировать от 3-4 до 10-15‰ (Garten 1996; Koopmans et al. 1997). Возможно, изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол отражают не изменение трофических связей, а следуют варьированию содержания ^{15}N в несосудистых растениях. Впрочем, было показано что значения $\delta^{15}\text{N}$ атмосферных осадков уменьшаются в жаркий сезон, из-за поступления в атмосферу ^{15}N -обедненного NH_3 , выделяемого с сельскохозяйственных территорий (Fukuzaki and Hayasaka 2009). В нашем исследовании значения $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол, напротив, увеличились в жаркий период.

Таким образом, опубликованные исследования и наши данные демонстрируют сезонные колебания величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в телах почвенных животных. Обнаруженные нами изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ коллембол, скорее всего, вызваны физиологическими причинами, а именно потерей ^{13}C -обедненных липидов в засушливый период. С другой стороны, изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ сложно объяснить однозначно – они могут отражать изменения в микробном сообществе почв и активность несосудистых растений, либо изменения изотопного состава несосудистых растений. Хотя наше исследование не выявило однозначных доказательств смены трофических связей коллембол в течение вегетационного сезона, сезонные изменения изотопного состава эпигейных коллембол необходимо учитывать при реконструкции структуры почвенных пищевых сетей.

Изменение трофической позиции разных видов коллембол в ходе вторичной сукцессии

Изменения видового состава и структуры сообществ коллембол на разных стадиях сукцессии могут влиять на функциональные связи, которые складываются в таком сообществе. Мы попытались проследить эти изменения по изотопному составу отдельных видов коллембол и группы в целом. Видовой состав и численность коллембол менялись в

ходе вторичной сукцессии, однако во всех исследованных биотопах доминировала *P. notabilis* (Isotomidae), типичный вид для лесных сообществ Европейской части России. Наименьшая численность и видовое разнообразие коллембол в березняке разнотравном, вероятно, объясняется тем, что в этом биоценозе еще не сформировалось характерное для лесных систем сообщество коллембол, а также малой представленностью подстилки, которая почти отсутствовала в этом биотопе.

Изотопный состав большинства видов коллембол не сильно изменился на разных стадиях вторичной сукцессии, что предполагает близкие функции коллембол на разных стадиях развития сообщества. Ранее было показано, что для коллембол луга характерно повышенное содержание ^{15}N , как и для почвенных сообществ в системах с травянистой растительностью в целом (Kohzu et al. 2009; Кузнецова и др. 2014). Для коллембол брошенной пашни с нашим исследованием средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были выше, чем для коллембол исследованных лесных сообществ. Это может быть связано с большей долей использования стабилизированного почвенного ОВ, обогащенного $\delta^{15}\text{N}$ относительно ветоши, так как в травянистых биомах не образуется мощной подстилки. Кроме того, высокое проективное покрытие травянистых и, в частности, злаковых растений не дает возможности активно развиваться почвенным водорослям, наиболее ^{15}N -обедненному пищевому субстрату коллембол. Нельзя, однако, исключить, что высокая величина $\delta^{15}\text{N}$ в почве и коллемболах брошенной пашни может быть обусловлена многолетним внесением обогащенных ^{15}N органических удобрений (Bateman and Kelly 2007). Все исследованные виды коллембол имели статистически значимо более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ на брошенной пашне. Однако разность нормированных значений $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ в заброшенной пашне и лесных системах была неодинакова для разных видов. Величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{отн}}$ статистически значимо увеличилась на брошенной пашне относительно березняка разнотравного только для *P. notabilis*, осталась неизменной для *Lepidocyrtus* sp. и была лишь немного выше для *I. viridis*. Такая разница между видами говорит о наличии, кроме общих системных изменений, индивидуальной для видов смены трофических связей. Так, доминантный вид *P. notabilis*, похоже, осваивал другие пищевые объекты на брошенной пашне относительно лесных экосистем. Кроме того, для этого вида на брошенной пашне был обнаружен очень широкий диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ (табл 6.2). Вероятно, *P. notabilis* осваивала разнородные по изотопному составу азота пищевые объекты в этом биотопе. Способность к полифагии, по-видимому, дает преимущество этому виду в неустойчивых сообществах, таких как брошенная пашня.

Ранее, Кузнецова и др. (2014) предложили использовать внутривидовой диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$, как меру устойчивости сообщества коллембол в целом. Авторами обзора было показано, что узкий внутривидовой диапазон $\delta^{15}\text{N}$ характерен для устойчивого в многолетней динамике сообщества коллембол ельника-кисличника. В то же время, переходные сообщества, сформировавшиеся на лугу, газоне и в компосте, продемонстрировали более широкий внутривидовой диапазон $\delta^{15}\text{N}$.

Мы использовали внутривидовую вариацию (интерперцентильный размах 20-80) изотопного состава для оценки изменения устойчивости сообществ коллембол в ходе вторичной сукцессии. Необходимо отметить, что в одну пробу на изотопный состав коллембол в данном исследовании входило от 1 до 43 коллембол, в зависимости от веса особей. Для *P. notabilis* это значение колебалось от 5 до 43 особей. Проба на изотопный анализ, в большинстве случаев, состояла из коллембол одной почвенной пробы. Таким образом, разница значений изотопного состава разных проб коллембол частично отражает пространственную гетерогенность биотопа – разницу пищевых связей коллембол из разных местообитаний в биотопе. Пробы отбирались в наиболее типичных местах биотопа, однако высокая в ряде случаев внутривидовая вариация значений $\delta^{15}\text{N}$ показывает, что в популяциях коллембол сходных местообитаний биотопа существует трофическая неоднородность.

В ходе вторичной сукцессии наблюдался выраженный тренд к уменьшению внутривидовой вариации величины $\delta^{15}\text{N}$ (табл. 6.2). Несмотря на то, что статистически значимых отличий выявить не удалось, средняя внутривидовая вариация величины $\delta^{15}\text{N}$ была в три раза выше для коллембол брошенной пашни относительно ельника-кисличника. Это, с одной стороны, может отражать постоянные пищевые взаимодействия, складывающиеся в стабильных сообществах, а с другой стороны – уменьшение случайной гетерогенности биотопа (разница в трофической структуре сообщества внешне однородных местообитаний).

Заключение

Несмотря на временные изменения в видовом составе и структуре сообществ коллембол, трофические связи, которые образуют эти животные, остаются достаточно устойчивы. На разных стадиях вторичной сукцессии большинство видов сохраняет сходный изотопный состав.

Изотопный состав поверхностно-обитающих коллембол закономерно изменялся с мая по октябрь, причем обнаруженные изменения были сходны для разных видов. Изменение средних величин достигало 2‰ для $\delta^{13}\text{C}$ и 3‰ для $\delta^{15}\text{N}$. Наиболее высокое содержание ^{13}C и ^{15}N было обнаружено в коллемболах поздним летом и ранней осенью. Обнаруженные нами изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ коллембол, скорее всего, обусловлены физиологическими причинами, а именно потерями ^{13}C -обедненных липидов в засушливый период. Изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ могут отражать как изменения в микробном или растительном сообществе почв (например, активность несосудистых растений) так и изменения изотопного состава самих несосудистых растений.

Трофические позиции разных видов коллембол и группы в целом незначительно изменялись на разных стадиях вторичной сукцессии. Наиболее выражен был переход между брошенной пашней и березняком разнотравным. Мы обнаружили тренд к последовательному увеличению устойчивости структуры сообщества в ходе вторичной сукцессии. Для более поздних стадий была характерна большая стабильность пищевых связей коллембол.

ОБЩЕЕ 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.

ОСНОВНЫЕ 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 C и N выделены четыре оригинальные трофические группировки коллембол: «эпигейные микробофаги/фикофаги» (основные представители - Sminthuridae, Dicrytomidae, 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 внутривидовую вариацию изотопного состава. Большинство почвенных и поверхностно-обитающих коллембол (например, *Protaphorura* sp., *Orchesella flavescens* и *Pogonognathellus* sp.) 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 изменяется 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.

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".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексахина, Т.И. и Э.А. Штина. 1984. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. Наука, Москва. 149 С.
2. Билай, В.И., И.А. Элланская, Т.С. Кириленко и др. 1984. Микромицеты почв. Наукова думка, Киев. 264 С.
3. Бызов, Б.А. 2005. Зоомикробные взаимодействия в почве. ГЕОС, Москва. 213 С.
4. Гиляров, М.С. 1941. Методы количественного учета почвенной фауны. Почвоведение 4: 48–77.
5. Гиляров, М.С. и Н.М. Чернова. 1984. Фауна и экология ногохвосток (Collembola). Наука, Москва. 214 С.
6. Глушакова, А.М. 2006. Экология эпифитных дрожжей. Автореферат, Московский государственный университет.
7. Гончаров, А.А. 2014. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем. Диссертация, Институт проблем экологии и эволюции.
8. Гузев, В.С. 1987. Представление о микробной системе почвы как о функциональной триаде. Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозах. С. 31–33. ПНЦ, Москва.
9. Звягинцев, Д.Г., И.П. Бабьева и Г.М. Зенова. 2005. Биология почв. Издательство Московского университета, Москва. 447 С.
10. Кузнецова, Н.А. 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. Прометей, Москва. 244 С.
11. Кузнецова, Н.А., Е.Э. Семенина, А.Ю. Короткевич и А.В. Тиунов. 2014. Изотопные методы и структурно- функциональный подход в экологии сообществ: новая жизнь старой методологии (на примере таксоцена коллембол). Потоки вещества и энергии в трофических сетях: современные методы изучения. Доклады на XXIII чтениях памяти академика В.Н. Сукачева С. 57–93.
12. Кузнецова, С.А., Н.Б. Александрова и Б.Н. Кузнецов. 2001. Состав и превращения основных компонентов автогидролизованной древесины сосны, ели и осины. Химия в интересах устойчивого развития 9: 655–665.
13. Макаров, М.И. 2009. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор). Почвоведение 12: 1432–1445.

14. Мирчинк, Т.Г. 1976. Почвенная микология. Издательство Московского университета, Москва. 220 С.
15. Моргун, Е.Г., И.В. Ковда, Я.Г. Рысков и С.А. Олейник. 2008. Возможности и проблемы использования методов геохимии стабильных изотопов углерода в почвенных исследованиях. Почвоведение 3: 299–310.
16. Одум, Ю. 1986. Экология, том 2. Мир, Москва. 377 С.
17. Потапов, М.Б. и Н.А. Кузнецова. 2011. Методы исследования сообществ микроартропод. КМК, Москва. 84 С.
18. Семенина, Е.Э. 2010. Изотопный анализ трофической дифференциации почвообитающих коллембол. Диссертация, Институт проблем экологии и эволюции.
19. Семенюк, И.И. и А.В. Тиунов. 2011. Внутривидовая дисперсия и возрастные изменения изотопного состава ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) тканей диплопод (Myriapoda, Diplopoda). Известия пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского 25: 432–440.
20. Стебаева, С.К. 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola). Зоологический журнал 49: 1437–1455.
21. Тиунов, А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях. Известия РАН, серия биологическая 4: 475–489.
22. Чернов, Ю.И. 2008. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота арктики. Зоологический журнал 87: 1155–1167.
23. Чернова, Н.М., А.И. Бокова, Е.В. Варшав, Н.П. Голощапова и Ю.Ю. Савенкова. 2007. Зоофагия у коллембол. Зоологический журнал 86: 1–13.
24. Чернова, Н.М. и М.С. Гиляров. 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. Наука, Москва. 200 С.
25. Abuzinadah, R.A., R.D. Finlay and D.J. Read. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. New Phytologist 103: 495–506.
26. Agolin, M., C. Houssine and L. Deharveng. 2009. Superodontella gladiator, a new species of the family Odontellidae (Collembola: Poduromorpha) from Nepal with extremely elongated mouthparts. Zootaxa 2208: 51–57.
27. Agrell, I. 1940. A study of the collembolan population in the Tornetrask region of northern Lapland, including overwintering conditions and migrations in the field at different periods. Journal of Medical Entomology 22: 12–13.

28. Anderson, J.M. 1978a. Inter- and Intra-Habitat Relationships between Woodland Cryptostigmata Species Diversity and the Diversity of Soil and Litter Microhabitats. *Oecologia* 32: 341–348.
29. Anderson, J.M. 1978b. Competition between Two Unrelated Species of Soil Cryptostigmata (Acari) in Experimental Microcosms. *The Journal of Animal Ecology* 47: 787.
30. Anderson, J.M. 1975. The enigma of soil animal species diversity. In *Progress in soil zoology*. pp. 51–58. Springer.
31. Anderson, J.M. and I.N. Healey. 1972. Seasonal and Inter-Specific Variation in Major Components of the Gut Contents of Some Woodland Collembola. *The Journal of Animal Ecology* 41: 359.
32. Babenko, A.B. 2000. Collembolan assemblages of polar deserts and subarctic nival communities. *Pedobiologia* 44: 421–429.
33. Babenko, A.B. 2010. The springtail (Hexapoda, Collembola) fauna of Wrangel Island. *Entomological Review* 90: 571–584.
34. Baldrian, P., T. Větrovský, T. Cajthaml, P. Dobiášová, M. Petránková, J. Šnajdr and I. Eichlerová. 2013. Estimation of fungal biomass in forest litter and soil. *Fungal Ecology* 6: 1–11.
35. Bateman, A.S. and S.D. Kelly. 2007. Fertilizer nitrogen isotope signatures. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 43: 237–247.
36. Berg, B., K. Hannus, T. Popoff and O. Theander. 1982. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a Scots pine forest. I. *Canadian Journal of Botanic* 60: 1310–1319.
37. Berg, B. and C. McClaugherty. 2008. *Plant litter decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer, Berlin. 338 p.
38. Berg, M.P. and J. Bengtsson. 2007. Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos* 116: 1789–1804.
39. Berg, M.P., J.P. Kniese, J.J.M. Bedaux and H.A. Verhoef. 1998a. Dynamics and stratification of functional groups of micro-and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils* 26: 268–284.
40. Berg, M.P., J.P. Kniese and H.A. Verhoef. 1998b. Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a Scots pine forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 26: 313–322.
41. Berg, M.P., M. Stoffer and H.H. van den Heuvel. 2004. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. *Pedobiologia* 48: 589–601.

42. Billings, S.A. and D.D. Richter. 2006. Changes in stable isotopic signatures of soil nitrogen and carbon during 40 years of forest development. *Oecologia* 148: 325–333.
43. Böllmann, J., M. Elmer, J. Wöllecke, S. Raidl and R.F. Hütthl. 2010. Defensive strategies of soil fungi to prevent grazing by *Folsomia candida* (Collembola). *Pedobiologia* 53: 107–114.
44. Borkott, H. and H. Insam. 1992. Symbiosis with bacteria enhances the use of chitin by the springtail, *Folsomia candida* (Collembola). *Biology and Fertility of Soils* 9: 126–129.
45. Boström, B., D. Comstedt and A. Ekblad. 2008. Can isotopic fractionation during respiration explain the ^{13}C -enriched sporocarps of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi? *New Phytologist* 177: 1012–1019.
46. Bowling, D.R., D.E. Pataki and J.T. Randerson. 2008. Carbon isotopes in terrestrial ecosystem pools and CO_2 fluxes. *New Phytologist* 178: 24–40.
47. Brant, J.B., D.D. Myrold and E.W. Sulzman. 2006. Root controls on soil microbial community structure in forest soils. *Oecologia* 148: 650–659.
48. Briones, M.J.I., P. Ineson and D. Sleep. 1999. Use of $\delta^{13}\text{C}$ to determine food selection in collembolan species. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 937–940.
49. Brookes, P.C., M.L. Cayuela, M. Contin, M. De Nobili, S.J. Kemmitt and C. Mondini. 2008. The mineralisation of fresh and humified soil organic matter by the soil microbial biomass. *Waste Management* 28: 716–722.
50. Brooks, J.R., L.B. Flanagan, N. Buchmann and J.R. Ehleringer. 1997. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia* 110: 301–311.
51. Carbone, M.S., C.I. Czimczik, K.E. McDuffee and S.E. Trumbore. 2007. Allocation and residence time of photosynthetic products in a boreal forest using a low-level ^{14}C pulse-chase labeling technique. *Global Change Biology* 13: 466–477.
52. Cassagnau, M.P. 1968. L'evolution des pieces buccales et la polytenie chez les Collembolés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 267: 106–109.
53. Castaño-Meneses, G., J.G. Palacios-Vargas and L.Q. Cutz-Pool]. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. In *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* pp. 135–142.
54. Caut, S., E. Angulo and F. Courchamp. 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46: 443–453.
55. Chamberlain, P.M., I.D. Bull, H.I.J. Black, P. Ineson and R.P. Evershed. 2004. Lipid content and carbon assimilation in Collembola: implications for the use of compound-specific carbon isotope analysis in animal dietary studies. *Oecologia* 139: 325–335.

56. Chamberlain, P.M., I.D. Bull, H.I.J. Black, P. Ineson and R.P. Evershed. 2006. Collembolan trophic preferences determined using fatty acid distributions and compound-specific stable carbon isotope values. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1275–1281.
57. Chen, B., R.J. Snider and R.M. Snider. 1996. Food consumption by Collembola from northern Michigan deciduous forest. *Pedobiologia* 40: 149–161.
58. Christian, E. 1989. Biogeography, substrate preference, and feeding types of North Adriatic intertidal Collembola. *Marine Ecology* 10: 79–93.
59. Christiansen, K. 1964. Bionomics of collembola. *Annual Review of Entomology* 9: 147–178.
60. Clemmensen, K.E., A. Bahr, O. Ovaskainen, A. Dahlberg, A. Ekblad, H. Wallander, et al. 2013. Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science* 339: 1615–1618.
61. Dahlberg, A., L. Jonsson and J.-E. Nylund. 1997. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1323–1335.
62. Davidson, M.M. and P.A. Broady. 1996. Analysis of gut contents of *Gomphiocephalus hodgsoni* carpenter (Collembola: Hypogastruridae) at Cape Geology, Antarctica. *Polar Biology* 16: 463–467.
63. Dawson, T.E. and P.D. Brooks. 2001. Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. In *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems*. pp. 1–18. Springer.
64. Deharveng, L. and A. Bedos. 1991. Taxonomy and cladistic analysis of the Thai species of *Friesia* Dalla Torre 1895 (Collembola Neanuridae). *Tropical Zoology* 4: 287–315.
65. Dickie, I.A., I. Kałucka, M. Stasińska and J. Oleksyn. 2010. Plant host drives fungal phenology. *Fungal Ecology* 3: 311–315.
66. Duhamel, M., R. Pel, A. Ooms, H. Bücking, J. Jansa, J. Ellers, et al. 2013. Do fungivores trigger the transfer of protective metabolites from host plants to arbuscular mycorrhizal hyphae? *Ecology* 94: 2019–2029.
67. Dunger, W. 1964. *Tiere im boden*. A. Ziemsen Wittenberg, Hohenwarsleben. 280 p.
68. Eisenhauer, N. and P.B. Reich. 2012. Above- and below-ground plant inputs both fuel soil food webs. *Soil Biology and Biochemistry* 45: 156–160.
69. Ekblad, A. and P. Högberg. 2001. Natural abundance of ^{13}C in CO_2 respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia* 127: 305–308.

70. Ekblad, A., H. Wallander, D.L. Godbold, C. Cruz, D. Johnson, P. Baldrian, et al. 2013. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. *Plant and Soil* 366: 1–27.
71. Endlweber, K., L. Ruess and S. Scheu. 2009. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1151–1154.
72. Epron, D., V. Le Dantec, E. Dufrene and A. Granier. 2001. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology* 21: 145–152.
73. Epron, D., J. Ngao, M. Dannoura, M.R. Bakker, B. Zeller, S. Bazot, et al. 2011. Seasonal variations of belowground carbon transfer assessed by in situ $^{13}\text{CO}_2$ pulse labelling of trees. *Biogeosciences* 8: 1153–1168.
74. Evans, R.D. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science* 6: 121–126.
75. Ferlian, O., S. Scheu and M.M. Pollierer. 2012. Trophic interactions in centipedes (Chilopoda, Myriapoda) as indicated by fatty acid patterns: Variations with life stage, forest age and season. *Soil Biology and Biochemistry* 52: 33–42.
76. Fernandez, I., N. Mahieu and G. Cadisch. 2003. Carbon isotopic fractionation during decomposition of plant materials of different quality. *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1–11.
77. Fiera, C. 2014. Application of stable isotopes and lipid analysis to understand trophic interactions in springtails. *North-Western Journal of Zoology* 10: article 131107.
78. Fischer, B.M., H. Schatz and M. Maraun. 2010. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem. *Experimental and Applied Acarology* 52: 221–237.
79. Fjellberg, A. 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha. Brill, Leiden Boston Köln.
80. Fjellberg, A. 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. Brill, Leiden Boston.
81. Fountain, M.T. and S.P. Hopkin. 2005. *Folsomia candida* (Collembola): a “Standard” Soil Arthropod. *Annual Review of Entomology* 50: 201–222.
82. Fujii, S., S. Saitoh and H. Takeda. 2014. Effects of rhizospheres on the community composition of Collembola in a temperate forest. *Applied Soil Ecology*. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.03.018
83. Gange, A. 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Tree* 15: 369–372.

84. Garten, C.T. 1996. Stable nitrogen isotope ratios in wet and dry nitrate deposition collected with an artificial tree. *Tellus B* 48: 60–64.
85. Ghilarov, M.S. 1977. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil. *Ecological Bulletins* 25: 593–597.
86. Gilbert K.J., T.J. Fahey, J.C. Maerz, R.E. Sherman, P. Bohlen, J.J. Dombroskie, P.M. Groffman and J.B. Yavitt. 2014. Exploring carbon flow through the root channel in a temperate forest soil food web. *Soil Biology and Biochemistry* 76: 45-52.
87. Gisin, H.. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue suisse de zoologie*. tom 50, Geneve.
88. Gisin, H. 1960. Collembolenfauna Europas. *Museum d'histoire naturelle Geneva*, Switzerland, Geneve. 312 p.
89. Gleixner, G. 2013. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies. *Ecological Research* 28: 683-695.
90. Goloschapova, N.P., M.B. Potapov and N.M. Chernova. 2006. Sexual behaviour in Isotomidae (Collembola). *Pedobiologia* 50: 111-116.
91. Gurevitch, J., L.L. Morrow, A. Wallace and J.S. Walsh. 1992. A Meta-Analysis of Competition in Field Experiments. *The American Naturalist* 140: 539–572.
92. Hagyar, S. and B.R. Kjondal. 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* 22: 385–408.
93. Halaj, J. and D.H. Wise. 2002. Impact of a detrital subsidy on trophic cascades in a terrestrial grazing food web. *Ecology* 83: 3141–3151.
94. Hasegawa, M. and H. Takeda. 1995. Changings in feeding attributes of four Collembola populations during decomposition process of pine needles. *Pedobiologia* 39: 155–169.
95. Hassal, M. and S.P. Ruchton. 1982. The role of coprofagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *Oecologia* 53: 374–381.
96. Haubert, D., M.M. Häggblom, R. Langel, S. Scheu and L. Ruess. 2006. Trophic shift of stable isotopes and fatty acids in Collembola on bacterial diets. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2004–2007.
97. Haubert, D., R. Langel, S. Scheu and L. Ruess. 2005. Effects of food quality, starvation and life stage on stable isotope fractionation in Collembola. *Pedobiologia* 49: 229–237.
98. Haubert, D., M.M. Pollierer and S. Scheu. 2011. Fatty acid patterns as biomarker for trophic interactions: Changes after dietary switch and starvation. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 490–494.

99. Hawkes, C.V., I.P. Hartley, P. Ineson and A.H. Fitter. 2008. Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biology* 14: 1181–1190.
100. Henn, M. and I. Chapela. 2001. Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide. *Oecologia* 128: 480–487.
101. Hieber, M. and M.O. Gessner. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83: 1026–1038.
102. Hishi, T., F. Hyodo, S. Saitoh and H. Takeda. 2007. The feeding habits of collembola along decomposition gradients using stable carbon and nitrogen isotope analyses. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1820–1823.
103. Hobbie, E.A. 2006. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology* 87: 563–569.
104. Hobbie, E.A., S.A. Macko and H.H. Shugart. 1999. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. *Oecologia* 118: 353–360.
105. Hobbie, E.A. and A.P. Ouimette. 2009. Controls of nitrogen isotope patterns in soil profiles. *Biogeochemistry* 95: 355–371.
106. Hobbie, E.A., F.S. Sánchez and P.T. Rygielwicz. 2004. Carbon use, nitrogen use, and isotopic fractionation of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi in natural abundance and ^{13}C -labelled cultures. *Mycological Research* 108: 725–736.
107. Hobbie, E.A., F.S. Sánchez and P.T. Rygielwicz. 2012. Controls of isotopic patterns in saprotrophic and ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 48: 60–68.
108. Hodkinson, I.D., S. Coulson, N.R. Webb, W. Block, A.T. Strathdee and J.S. Bale. 1994. Feeding studies on *Onychiurus arcticus* (Tullberg) (Collembola: Onychiuridae) on West Spitsbergen. *Polar Biology* 14: 17–19.
109. Högborg, M.N., M.J.I. Briones, S.G. Keel, D.B. Metcalfe, C. Campbell, A.J. Midwood, et al. 2010. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist* 187: 485–493.
110. Högborg, M.N. and P. Högborg. 2002. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* 154: 791–795.
111. Högborg, P. 1997. Tansley Review No. 95 ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist* 137: 179–203.

112. Högberg, P., A. Nordgren, N. Buchmann, A.F. Taylor, A. Ekblad, M.N. Högberg, et al. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789–792.
113. Högberg, P., A.H. Plamboeck, A.F.S. Taylor and P.M. Fransson. 1999. 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* 86: 8534–8539.
114. Hopkin, S.P. 1997. *Biology of springtails: (Insecta: Collembola)*. Oxford Science Publications, Oxford. 330 p.
115. Huhta, V. and M. Mikkonen. 1982. Population structure of Entomobryidae (Collembola) in a mature spruce stand and in clear-cut reforested areas in Finland. *Pedobiologia* 24: 231–240.
116. Hyodo, F., A. Kohzu and I. Tayasu. 2010a. Linking aboveground and belowground food webs through carbon and nitrogen stable isotope analyses. *Ecological Research* 25: 745–756.
117. Hyodo, F., T. Matsumoto, Y. Takematsu, T. Kamo, D. Fukuda, M. Nakagawa and T. Itioka. 2010b. The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Journal of Tropical Ecology* 26: 205–214.
118. Ikeda, H., K. Kubota, A. Kagawa and T. Sota. 2010. Diverse diet compositions among harpaline ground beetle species revealed by mixing model analyses of stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 35: 307–316.
119. Joergensen, R.G. and F. Wichern. 2008. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2977–2991.
120. Jones, D.L., C. Nguyen and R.D. Finlay. 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil* 321: 5–33.
121. Jørgensen, H.B., S. Elmholt and H. Petersen. 2003. Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi. *Biology and Fertility of Soils* 39: 9–15.
122. Jørgensen, H.B., T. Johansson, B. Canbäck, K. Hedlund and A. Tunlid. 2005. Selective foraging of fungi by collembolans in soil. *Biology Letters* 1: 243–246.
123. Kaiser, C., L. Fuchslueger, M. Koranda, M. Gorfer, C.F. Stange, B. Kitzler, et al. 2011. Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation. *Ecology* 92: 1036–1051.
124. Klironomos, J.N. and M.M. Hart. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410: 651–652.
125. Klironomos, J.N., P. Widden and I. Deslandes. 1992. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungi succession on decaying litter. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 685–692.

126. Kohzu, A., T. Iwata, M. Kato, J. Nishikawa, E. Wada, N. Amartuvshin, et al. 2009. Food webs in Mongolian grasslands: The analysis of ^{13}C and ^{15}N natural abundances. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 45: 208–219.
127. Kohzu, A., T. Miyajima, T. Tateishi, T. Watanabe, M. Takahashi and E. Wada. 2005. Dynamics of ^{13}C natural abundance in wood decomposing fungi and their ecophysiological implications. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 1598–1607.
128. Kohzu, A., T. Yoshioka, T. Ando, M. Takahashi, K. Koba and E. Wada. 1999. Natural ^{13}C and ^{15}N abundance of field-collected fungi and their ecological implications. *New Phytologist* 144: 323–330.
129. Koopmans, C.J., D. Van Dam, A. Tietema and J.M. Verstraten. 1997. Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. *Oecologia* 111: 470–480.
130. Korner, C., R. Asshoff, O. Bignucolo, S. Hatterschwiler, S.G. Keel, S. Pilaez-Riedl, et al. 2005. Carbon Flux and Growth in Mature Deciduous Forest Trees Exposed to Elevated CO_2 . *Science* 309: 1360–1362.
131. Korobushkin, D.I., K.B. Gongalsky and A.V. Tiunov. 2014. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests: Isotopic niche of soil macrofauna. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 28: 1303–1311.
132. Kramer, C. and G. Gleixner. 2006. Variable use of plant- and soil-derived carbon by microorganisms in agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 3267–3278.
133. Kuznetsova, N.A. 2002. Classification of collembolan communities in the east-european taiga. *Pedobiologia* 46: 373–384.
134. Kuzyakov, Y. and G. Domanski. 2000. Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163: 421–431.
135. Kuzyakov, Y., J.K. Friedel and K. Stahr. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1485–1498.
136. Larsen, T., M. Ventura, C. Damgaard, E.A. Hobbie and P.H. Krogh. 2009. Nutrient allocations and metabolism in two collembolans with contrasting reproduction and growth strategies. *Functional Ecology* 23: 745–755.
137. Lee, Q. and P. Widden. 1996. *Folsomia candida*, a “fungivorous” collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 689–690.
138. Lindahl, B.D., K. Ihrmark, J. Boberg, S.E. Trumbore, P. Höglberg, J. Stenlid and R.D. Finlay. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173: 611–620.

139. Litton, C.M., J.W. Raich and M.G. Ryan. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13: 2089–2109.
140. Liu, X.-Y., H.-Y. Xiao, C.-Q. Liu, Y.-Y. Li and H.-W. Xiao. 2008. Stable carbon and nitrogen isotopes of the moss *Haplcladium microphyllum* in an urban and a background area (SW China): The role of environmental conditions and atmospheric nitrogen deposition. *Atmospheric Environment* 42: 5413–5423.
141. Longstaff, B.C. 1976. The dynamics of collembolan populations: competitive relationships in an experimental system. *Canadian Journal of Zoology* 54: 948–962.
142. Macnamara, C. 1924. The food of *Collembola*. *The Canadian Entomologist* 56: 99–105.
143. Maraun, M., G. Erdmann, B.M. Fischer, M.M. Pollierer, R.A. Norton, K. Schneider and S. Scheu. 2011. Stable isotopes revisited: Their use and limits for oribatid mite trophic ecology. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 877–882.
144. Maraun, M., H. Martens, S. Migge, A. Theenhaus and S. Scheu. 2003. Adding to “the enigma of soil animal diversity”: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* 39: 85–95.
145. Martinez del Rio, C., N. Wolf, S.A. Carleton and L.Z. Gannes. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84: 91–111.
146. Mayor, J.R., E.A.G. Schuur and T.W. Henkel. 2009. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes. *Ecology Letters* 12: 171–183.
147. McCutchan, J.H., W.M. Lewis, C. Kendall and C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378–390.
148. Moore, J.C., D.E. Walter and H.W. Hunt. 1988. Arthropod regulation of micro-and mesobiota in below-ground detrital food webs. *Annual review of Entomology* 33: 419–435.
149. Moore-Kucera, J. and R.P. Dick. 2008. PLFA Profiling of Microbial Community Structure and Seasonal Shifts in Soils of a Douglas-fir Chronosequence. *Microbial Ecology* 55: 500–511.
150. Mosse, B., D.P. Stribley and F. LeTacon. 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In *Advances in microbial ecology*, pp. 137–210. Springer.
151. Myers, R.T., D.R. Zak, D.C. White and A. Peacock. 2001. Landscape-level patterns of microbial community composition and substrate use in upland forest ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 65: 359–367.
152. Neilson, R., D. Hamilton, J. Wishart, C.A. Marriott, B. Boag, L.L. Handley, et al. 1998. Stable isotope natural abundances of soil, plants and soil invertebrates in an upland pasture. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1773–1782.

153. Newell, K. 1984. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 227–233.
154. Ngosong, C., J. Raupp, S. Scheu and L. Ruess. 2009. Low importance for a fungal based food web in arable soils under mineral and organic fertilization indicated by *Collembola* grazers. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2308–2317.
155. Nielsen, U.N., G.H.R. Osler, C.D. Campbell, R. Neilson, D.F.R.P. Burslem and R. van der Wal. 2010. The Enigma of Soil Animal Species Diversity Revisited: The Role of Small-Scale Heterogeneity. *PLoS ONE* 5: e11567.
156. Nordgren, A., M. Ottosson Löfvenius, M.N. Högberg, P.-E. Mellander and P. Högberg. 2003. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell & Environment* 26: 1287–1296.
157. Oelbermann, K. and S. Scheu. 2002. 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* 130: 337–344.
158. Oelbermann, K. and S. Scheu. 2010. Trophic guilds of generalist feeders in soil animal communities as indicated by stable isotope analysis ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Bulletin of Entomological Research* 100: 511–520.
159. Persson, T., E. Bååth, M. Clarholm, H. Lundkvist, B.E. Soderstrom and B. Sohlenius. 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil microorganisms in scots pine forest. *Ecological Bulletins* 32: 419–459.
160. Petersen, H. 1971. Collembolernes ernæringsbiologi og dennes økologiske betydning. *Entomologiske Meddelelser* 39: 97–118.
161. Pollierer, M.M., J. Dyckmans, S. Scheu and D. Haubert. 2012. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ^{13}C fatty acid analysis. *Functional Ecology* 26: 978–990.
162. Pollierer, M.M., R. Langel, C. Körner, M. Maraun and S. Scheu. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters* 10: 729–736.
163. Pollierer, M.M., R. Langel, S. Scheu and M. Maraun. 2009. 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* 41: 1221–1226.

164. Pollierer, M.M., S. Scheu and D. Haubert. 2010. Taking it to the next level: Trophic transfer of marker fatty acids from basal resource to predators. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 919–925.
165. Ponsard, S. and R. Arditì. 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology* 81: 852–864.
166. Poole, T.B. 1959. Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. *Proceedings of the zoological Society of London* 132: 71–82.
167. Post, D.M. 2002. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 269–277.
168. Post, D.M., C.A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi and C.G. Montaña. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179–189.
169. Potapov, A.M., E.E. Semenina, A.V. Kurakov and A.V. Tiunov. 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* 28: 1069–1079.
170. Potapov, M. 2001. Synopses on palaeartic Collembola, volume 3: Isotomidae. ed. Wolfram Dunger. Staatliches Museum für Naturkunde Goerlitz, Goerlitz. 601 p.
171. Pritsch, K., J.C. Munch and F. Buscot. 1997. Morphological and anatomical characterisation of black alder *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. ectomycorrhizas. *Mycorrhiza* 7: 201–216.
172. Reid, C.P.P., F.A. Kidd and S.A. Ekwebelam. 1983. Nitrogen nutrition, photosynthesis and carbon allocation in ectomycorrhizal pine. *Plant and soil* 71: 415–431.
173. Remén, C., P. Fransson and T. Persson. 2010. Population responses of oribatids and enchytraeids to ectomycorrhizal and saprotrophic fungi in plant–soil microcosms. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 978–985.
174. Remén, C., T. Persson, R. Finlay and K. Ahlström. 2008. Responses of oribatid mites to tree girdling and nutrient addition in boreal coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2881–2890.
175. Robbins, C.T., L.A. Felicetti and S.T. Florin. 2010. The impact of protein quality on stable nitrogen isotope ratio discrimination and assimilated diet estimation. *Oecologia* 162: 571–579.
176. Robinson, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 153–162.

177. Roesch, L.F., R.R. Fulthorpe, A. Riva, G. Casella, A.K. Hadwin, A.D. Kent, et al. 2007. Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *The ISME journal* 1: 283–290.
178. Ruess, L. and P.M. Chamberlain. 2010. The fat that matters: Soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1898–1910.
179. Ruess, L., M.M. Häggblom, E.J. García Zapata and J. Dighton. 2002. Fatty acids of fungi and nematodes - possible biomarkers in the soil food chain? *Soil Biology and Biochemistry* 34: 745–756.
180. Ruess, L., M.M. Häggblom, R. Langel and S. Scheu. 2004. Nitrogen isotope ratios and fatty acid composition as indicators of animal diets in belowground systems. *Oecologia* 139: 336–346.
181. Ruess, L., K. Schütz, D. Haubert, M.M. Häggblom, E. Kandeler and S. Scheu. 2005a. Application of lipid analysis to understand trophic interactions in soil. *Ecology* 86: 2075–2082.
182. Ruess, L., K. Schütz, S. Migge-Kleian, M.M. Häggblom, E. Kandeler and S. Scheu. 2007. Lipid composition of Collembola and their food resources in deciduous forest stands - Implications for feeding strategies. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1990–2000.
183. Ruess, L., A. Tiunov, D. Haubert, H.H. Richnow, M.M. Häggblom and S. Scheu. 2005b. Carbon stable isotope fractionation and trophic transfer of fatty acids in fungal based soil food chains. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 945–953.
184. Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7: 1207–1219.
185. Rusek, J. 2007. A new classification of Collembola and Protura life forms. In *Contributions to Soil Zoology in Central Europe*. pp. 109–115.
186. Ryan, M.G., J.L. Stape, D. Binkley, S. Fonseca, R.A. Loos, E.N. Takahashi, et al. 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management* 259: 1695–1703.
187. Sage, R.F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New phytologist* 161: 341–370.
188. Sawahata, T., K. Soma and M. Ohmasa. 2001. Number and gut content of *Hypogastrura densiana* Yosii (Collembola: Hypogastruridae) on wild mushrooms in relation to morphological features of the mushrooms. *Nippon Kigakukai Kaiho* 42: 77–85.
189. Scheu, S. and M. Falca. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* 123: 285–296.

190. Scheu, S. and M. Folger. 2004. Single and mixed diets in Collembola: effects on reproduction and stable isotope fractionation. *Functional Ecology* 18: 94–102.
191. Scheu, S. and H. Setälä. 2002. Multitrophic interactions in decomposer food-webs. In *Multitrophic level interactions*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 223–264.
192. Schmidt, M.W.I., M.S. Torn, S. Abiven, T. Dittmar, G. Guggenberger, I.A. Janssens, et al. 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478: 49–56.
193. Schmidt, O., J.P. Curry, J. Dyckmans, E. Rota and C.M. Scrimgeour. 2004. Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources. *Pedobiologia* 48: 171–180.
194. Schneider, K., S. Migge, R.A. Norton, S. Scheu, R. Langel, A. Reineking and M. Maraun. 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1769–1774.
195. Seeger, J. and J. Filser. 2008. Bottom-up down from the top: Honeydew as a carbon source for soil organisms. *European Journal of Soil Biology* 44: 483–490.
196. Semenina, E.E. and A.V. Tiunov. 2010. Isotopic fractionation by saprotrophic microfungi: Effects of species, temperature and the age of colonies. *Pedobiologia* 53: 213–217.
197. Semenina, E.E. and A.V. Tiunov. 2011. Trophic fractionation ($\Delta^{15}\text{N}$) in Collembola depends on nutritional status: A laboratory experiment and mini-review. *Pedobiologia* 54: 101–109.
198. Setälä, H. and M.A. McLean. 2004. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139: 98–107.
199. Siepel, H. 1994. Life-history tactics of soil microarthropods. *Biology and Fertility of soils* 18: 263–278.
200. Siepel, H. and E.M. de Ruiter-Dukman. 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 1491–1497.
201. Solga, A., J. Burkhardt, H.G. Zechmeister and J.-P. Frahm. 2005. Nitrogen content, ^{15}N natural abundance and biomass of the two pleurocarpous mosses *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. and *Scleropodium purum* (Hedw.) Limpr. in relation to atmospheric nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 134: 465–473.
202. Taylor, A.F.S. 2008. Missing links – $\delta^{13}\text{C}$ anomalies between substrates and consumers. *New Phytologist* 177: 845–847.
203. Taylor, A.F.S., P.M. Fransson, P. Högborg, M.N. Högborg and A.H. Plamboeck. 2003. Species level patterns in ^{13}C and ^{15}N abundance of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal sporocarps. *New Phytologist* 159: 757–774.

204. Tiunov, A.V. 2007. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies. *Biology Bulletin* 34: 395–407.
205. Tiunov, A.V. and S. Scheu. 2005. Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities. *Ecology Letters* 8: 618–625.
206. Treseder, K.K. and S.R. Holden. 2013. Fungal Carbon Sequestration. *Science* 339: 1528–1529.
207. Tullgren, A. 1917. En enkel apparat for automatiskt vittjande av sallgods. *Ent. Tidskr* 38: 97–100.
208. Vanderklift, M.A. and S. Ponsard. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136: 169–182.
209. Vervaet, H., P. Boeckx, V. Unamuno, O. Van Cleemput and G. Hofman. 2002. Can $\delta^{15}\text{N}$ profiles in forest soils predict NO_3 -loss and net N mineralization rates? *Biology and Fertility of Soils* 36: 143–150.
210. Vogt, K.A., D.J. Vogt, P.A. Palmiotto, P. Boon, J. O'Hara and H. Asbjornsen. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187: 159–219.
211. Wallander, H. akan, H. Göransson and U. Rosengren. 2004. Production, standing biomass and natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia* 139: 89–97.
212. Wardle, D.A. 2002. *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 392 p.
213. Wardle, D.A. and P. Lavelle. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. pp. 107-124.
214. Wolter, H. 1963. Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsmorphologie der stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Collembolen. *Zool. Jb. Anat.* 81: 27–100.
215. Wynn, J.G. 2007. Carbon isotope fractionation during decomposition of organic matter in soils and paleosols: Implications for paleoecological interpretations of paleosols. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 251: 437–448.
216. Zeller, B., C. Brechet, J.-P. Maurice and F. Le Tacon. 2007. ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in trees, soils and fungi in a natural forest stand and a Norway spruce plantation. *Annals of Forest Science* 64: 419–429.

217. Zelles, L. 1999. Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: a review. *Biology and Fertility of Soils* 29: 111–129.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1п. Биотопы, в которых были проведены полевые исследования. Показаны сроки и место отбора проб, основная растительность, тип почвы и ее особенности.

Локализация и сроки	Биотоп	Основная растительность	Тип и особенности почвы
Звенигородская биологическая станция МГУ (Московская обл.) Июнь 2012	Ельник	Основная порода: <i>Picea abies</i> Подрост: <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Populus tremula</i> Приземный ярус: <i>Carex pilosa</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Asarum europaeum</i>	Дерново-глубокоподзолистая, легкосуглинистая, среднегумусовая.
	Ельник-кисличник	Основная порода: <i>Picea abies</i> Подрост: <i>Sorbus aucuparia</i> Приземный ярус: <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Asarum europaeum</i>	Подзолистая, легкосуглинистая, среднегумусовая.
	Сосняк-черничник	Основная порода: <i>Pinus silvestris</i> Подрост: <i>Sorbus aucuparia</i> Приземный ярус: <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Asarum europaeum</i>	Подзолистая, легкосуглинистая, слабогумусовая.
Черноголовская биологическая станция ИПЭЭ РАН (Московская обл.) Сентябрь 2012	Ельник разнотравный	Подрост: <i>Picea abies</i> Приземный ярус: <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Bromopsis inermis</i>	Дерново-подзолистая, среднесуглинистая, среднегумусовая.
Биостанция «Малинки» (Московская обл.) 2010-2013	Ельник-кисличник	Основная порода: <i>Picea abies</i> Подрост: <i>Corylus avellana</i> <i>Sorbus aucuparia</i> Приземный ярус: <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i>	Подзолистая, среднесуглинистая, слабогумусовая.

	Ельник мертвопокровный	Основная порода: <i>Picea abies</i> Подрост отсутствует Приземный ярус: <i>Polytrichum commune</i> (мало)	Подзолистая, среднесуглинистая, слабогумусовая, с мощной подстилкой (L и F горизонты).
	Черноольшаник разнотравный	Основная порода: <i>Alnus glutinosa</i> Подрост: <i>Salix caprea, Alnus glutinosa</i> Приземный ярус: <i>Aegopodium podagraria,</i> <i>Bromopsis inermis</i>	Аллювиально- болотная, среднесуглинистая
Центрально-лесной государственный биосферный заповедник (Тверская обл.) Июль 2012	Ельник-кисличник	Основная порода: <i>Picea abies</i> Подрост: <i>Corylus avellana</i> <i>Sorbus aucuparia</i> Приземный ярус: <i>Oxalis acetosella,</i> <i>Vaccinium myrtillus,</i> <i>Asarum europaeum</i>	Подзолистая, тяжелосуглинистая, среднегумусовая.
	Смешанный лес	Основная порода: <i>Picea abies, Betula alba</i> Подрост: <i>Corylus avellana</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Betula alba</i> Приземный ярус: <i>Oxalis acetosella,</i> <i>Vaccinium myrtillus,</i> <i>Asarum europaeum</i>	Подзолистая, тяжелосуглинистая, среднегумусовая.
	Березняк разнотравный	Подрост: <i>Picea abies, Populus tremula, Salix caprea</i> Приземный ярус: <i>Bromopsis inermis,</i> <i>Festuca sp.</i>	Дерново-подзолистая, тяжелосуглинистая, слабогумусовая.
	Брошенная пашня	Приземный ярус: <i>Festuca pratensis,</i> <i>Poa pratensis,</i> <i>Dactylis glomerata</i>	Дерново-подзолистая, освоенная тяжелосуглинистая, глубина $A_{\text{пахотн.}}$ = 25-30 см.

Таблица 2п. Изотопный состав (значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) разных видов коллембол из исследованных лесных биотопов. SD – стандартное отклонение, n – число проанализированных проб.

Биотоп	Вид	n	Среднее $\delta^{13}\text{C}$	SD	Среднее $\delta^{15}\text{N}$	SD
Хвойный лес* (ЗБС)	<i>Ceratophysella</i> sp.	2	-23,3	1,5	0,3	0,3
	<i>Desoria</i> sp.	1	-26,1		-2,1	
	<i>Isotoma viridis</i>	1	-25,8		-6,4	
	<i>Isotomiella minor</i>	2	-25,3	0,5	-2,8	1,5
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,1	0,6	-0,5	0,8
	<i>Orchesella bifasciata</i>	1	-22,7		-1,8	
	<i>Parisotoma notabilis</i>	3	-24,0	1,0	-1,4	0,8
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	5	-26,7	0,4	-3,8	1,1
	<i>Protaphorura</i> sp.	2	-24,2	0,1	1,8	1,1
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	2	-22,7	2,3	0,9	0,1
	<i>Ptenothrix</i> sp.	1	-25,2		-3,4	
	ОПАД	5	-28,1	0,8	-3,1	1,2
Ельник разнотравный (ЧБС)	Dicyrtomidae	1	-27,1		-6,8	
	Entomobryidae	1	-26,1		-3,1	
	<i>Folsomia quadrioculata</i>	6	-25,9	0,5	-2,3	0,9
	Hypogastruridae	3	-25,7	0,3		
	Isotomidae	11	-25,5	0,9	-1,9	1,9
	<i>Isotomiella minor</i>	5	-25,7	1,0	0,3	1,9
	Katiannidae	1	-27,4		-4,1	
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	10	-26,0	1,1	-1,3	0,9
	<i>Neanura muscorum</i>	6	-24,6	0,9	1,4	0,9
	Onychiuridae	3	-24,7	0,7	0,7	0,9
	<i>Onychiurus</i> sp.	6	-25,5	1,0	1,7	1,7
	<i>Orchesella flavescens</i>	1	-28,2		-4,4	
	<i>Parisotoma notabilis</i>	21	-25,9	0,7	-2,1	1,2
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	10	-27,1	0,9	-1,8	1,3
	<i>Protaphorura</i> sp.	15	-25,7	1,0	1,5	1,4
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	8	-25,0	0,4	2,3	1,8
	<i>Pseudosinella alba</i>	26	-25,9	1,2	-0,8	1,2
	Sminthuridae	9	-26,8	0,8	-4,4	1,6
	ОПАД	14	-29,0	0,9	-2,6	0,7
Ельник мертвопокровный (Малинки)	Dicyrtomidae	7	-27,9	0,7	-3,7	0,5
	<i>Isotoma viridis</i>	28	-28,0	0,7	-1,5	0,7
	<i>Orchesella bifasciata</i>	9	-28,1	0,6	-2,4	0,7
	<i>Orchesella flavescens</i>	15	-28,4	0,8	-3,4	0,8
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	6	-26,7	0,6	-1,7	1,0
	ОПАД	8	-29,4	0,7	-1,1	0,1
Ельник-кисличник (ЦЛГЗ)	<i>Desoria</i> sp.	1	-25,4		-1,5	
	Dicyrtomidae	1	-24,7		0,7	

	<i>Isotoma viridis</i>	2	-25,1	0,1	-1,6	0,1
	<i>Isotomiella minor</i>	2	-25,2	1,1	-0,8	0,3
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,5	0,4	-0,1	0,5
	<i>Neanura muscorum</i>	2	-22,8	0,0	4,0	0,1
	<i>Orchesella flavescens</i>	3	-26,7	0,2	-1,6	0,4
	<i>Parisotoma notabilis</i>	5	-25,1	0,3	-0,6	0,7
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	7	-26,0	0,2	-1,9	0,5
	ОПАД	3	-28,2	0,2	-1,7	0,2
Ельник-кисличник (Малинки)	Arrhopalitidae	1	-26,5		-1,4	
	<i>Desoria</i> sp.	3	-26,2	0,3	-1,9	0,8
	Dicyrtomidae	3	-26,9	0,4	-2,4	0,3
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,4	0,2	-1,7	0,5
	<i>Orchesella flavescens</i>	1	-25,3		-0,3	
	<i>Parisotoma notabilis</i>	1	-26,0			
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	13	-27,0	0,8	-3,0	1,0
	<i>Ptenothrix</i> sp.	1	-26,2		0,3	
	Sminthuridae	4	-26,7	0,4	-1,3	2,1
	ОПАД	3	-30,2	0,4	-2,7	0,1
Березняк разнотравный (ЦЛГЗ)	Dicyrtomidae	2	-27,3	0,8	0,3	0,7
	<i>Isotoma viridis</i>	2	-27,7	0,6	1,2	0,8
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	6	-27,1	0,2	0,8	0,6
	<i>Neanura muscorum</i>	2	-23,1	1,1	4,3	0,7
	<i>Orchesella flavescens</i>	4	-27,9	0,5	0,0	1,3
	<i>Parisotoma notabilis</i>	5	-26,4	0,2	0,7	0,7
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	7	-26,8	0,4	-0,1	0,5
	<i>Protaphorura</i> sp.	2	-25,3	0,1	4,2	1,0
	<i>Ptenothrix</i> sp.	1	-29,7		-0,5	
	Sminthuridae g.sp.	1	-29,0		0,6	
	ОПАД	3	-29,7	0,4	-0,7	0,2
Черноольшаник разнотравный (Малинки)	Dicyrtomidae	1	-26,7		-1,5	
	<i>Orchesella bifasciata</i>	7	-27,9	0,7	-2,5	1,3
	<i>Orchesella flavescens</i>	27	-27,8	0,7	-1,5	0,9
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	59	-27,3	0,6	-1,8	1,1
	ОПАД	8	-28,4	0,5	-1,2	0,4
Смешанный лес (ЦЛГЗ)	<i>Isotoma viridis</i>	1	-28,6		2,0	
	<i>Isotomiella minor</i>	1	-25,6		0,0	
	<i>Lepidocyrtus</i> sp.	5	-26,0	0,3	1,9	0,6
	<i>Neanura muscorum</i>	3	-23,0	0,2	3,7	0,4
	<i>Orchesella flavescens</i>	3	-27,0	0,0	-0,9	0,6
	<i>Parisotoma notabilis</i>	7	-25,4	0,3	0,4	0,9
	<i>Pogonognathellus</i> sp.	9	-26,0	0,4	-0,6	1,1
	<i>Protaphorura</i> sp.	3	-24,4	0,5	4,2	0,8
	<i>Pseudachorutes</i> sp.	1	-22,8		4,5	
	ОПАД	3	-29,6	0,6	-0,7	0,7

Таблица 3п. Изотопный состав (значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) коллемболов разных семейств и жизненных форм из исследованных лесных биотопов. SD – стандартное отклонение, n – число проанализированных проб.

Биотоп	Семейство	n	Среднее $\delta^{13}\text{C}$	SD	Среднее $\delta^{15}\text{N}$	SD
Хвойный лес* (ЗБС)	Entomobryidae	2	-24,4	2,4	-1,2	1,0
	Isotomidae	4	-25,3	0,9	-3,2	2,2
	Neanuridae	2	-23,0	0,4	0,6	0,4
	Onychiuridae	1	-24,2		1,8	
	Tomoceridae	1	-26,7		-3,8	
	Dicyrtomidae	1	-25,2		-3,4	
Ельник разнотравный (ЧБС)	Entomobryidae	4	-26,6	1,1	-2,4	1,6
	Isotomidae	4	-25,7	0,2	-1,5	1,2
	Neanuridae	2	-24,8	0,3	1,9	0,6
	Onychiuridae	3	-25,3	0,5	1,3	0,6
	Tomoceridae	1	-27,1		-1,8	
	Sminthuridae	1	-26,8		-4,4	
	Dicyrtomidae	1	-27,1		-6,8	
	Hypogastruridae	1	-25,7			
Ельник мертвопокровный (Малинки)	Katiannidae	1	-27,4		-4,1	
	Entomobryidae	2	-28,2	0,2	-2,9	0,7
	Isotomidae	1	-28,0		-1,5	
	Tomoceridae	1	-26,7		-1,7	
	Dicyrtomidae	1	-27,9		-3,7	
Ельник-кисличник (ЦЛГЗ)	Entomobryidae	2	-26,6	0,1	-0,9	1,1
	Isotomidae	4	-25,2	0,1	-1,1	0,5
	Neanuridae	1	-22,8		4,0	
	Tomoceridae	1	-26,0		-1,9	
	Dicyrtomidae	1	-24,7		0,7	
Ельник-кисличник (Малинки)	Entomobryidae	2	-25,8	0,8	-1,0	1,0
	Isotomidae	2	-26,1	0,1	-1,9	
	Tomoceridae	1	-27,0		-3,0	
	Sminthuridae	1	-26,7		-1,3	
	Arrhopalitidae	1	-26,5		-1,4	
	Dicyrtomidae	2	-26,6	0,5	-1,0	1,9
Березняк разнотравный (ЦЛГЗ)	Entomobryidae	2	-27,5	0,5	0,4	0,6
	Isotomidae	2	-27,0	0,9	0,9	0,3
	Neanuridae	1	-23,1		4,3	
	Onychiuridae	1	-25,3		4,2	
	Tomoceridae	1	-26,8		-0,1	
	Sminthuridae	1	-29,0		0,6	
	Dicyrtomidae	2	-28,5	1,7	-0,1	0,6

Черноольшаник разнотравный (Малинки)	Entomobryidae	2	-27,9	0,1	-2,0	0,7
	Tomoceridae	1	-27,3		-1,8	
	Dicyrtomidae	1	-26,7		-1,5	
Смешанный лес (ЦЛГЗ)	Entomobryidae	2	-26,5	0,7	0,5	2,0
	Isotomidae	3	-26,5	1,8	0,8	1,0
	Neanuridae	2	-22,9	0,1	4,1	0,5
	Onychiuridae	1	-24,4		4,2	
	Tomoceridae	1	-26,0		-0,6	

**Хвойный лес на Звенигородской биологической станции - объединены данные с 3 площадок: ельник разнотравный, ельник-кисличник и сосняк-черничник.*

Таблица 4п. Изотопный состав (значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) коллембол разных жизненных форм из исследованных лесных биотопов. SD – стандартное отклонение, n – число проанализированных проб. Анализ проведен с включением коллембол семейства Neanuridae (верхняя часть таблицы) и без них (нижняя часть).

Биотоп	Жизненная форма	n	Среднее $\delta^{13}\text{C}$	SD	Среднее $\delta^{15}\text{N}$	SD
Хвойный лес* (ЗБС)	поверхностная	5	-24,6	1,8	-2,9	2,7
	подстилочная	4	-24,9	1,5	-0,9	1,1
	почвенная	2	-24,8	0,8	-0,5	3,3
Ельник разнотравный (ЧБС)	поверхностная	6	-26,9	1,1	-3,2	3,1
	подстилочная	8	-25,7	0,5	-1,5	1,5
	почвенная	4	-25,4	0,5	1,0	0,7
Ельник мертвопокровный (Малинки)	поверхностная	5	-27,8	0,6	-2,5	1,0
	подстилочная	0				
	почвенная	0				
Ельник-кисличник (ЦЛГЗ)	поверхностная	4	-25,6	0,9	-1,1	1,2
	подстилочная	4	-25,0	1,6	0,4	2,4
	почвенная	1	-25,2	0,0	-0,8	0,0
Ельник-кисличник (Малинки)	поверхностная	5	-26,4	0,7	-1,3	1,4
	подстилочная	4	-26,3	0,2	-1,7	0,2
	почвенная	0				
Березняк разнотравный (ЦЛГЗ)	поверхностная	6	-28,1	1,1	0,2	0,6
	подстилочная	3	-25,5	2,1	1,9	2,0
	почвенная	1	-25,3	0,0	4,2	0,0
Черноольшаник разнотравный (Малинки)	поверхностная	4	-27,4	0,6	-1,8	0,5
	подстилочная	0				
	почвенная	0				
Смешанный лес (ЦЛГЗ)	поверхностная	4	-26,1	2,5	1,2	2,5
	подстилочная	3	-24,8	1,6	2,0	1,7
	почвенная	2	-25,0	0,8	2,1	2,9
<i>Анализ, исключая коллембол семейства Neanuridae</i>						
Хвойный лес* (ЗБС)	поверхностная	4	-25,1	1,7	-3,9	1,9
	подстилочная	4	-24,9	1,5	-0,9	1,1
	почвенная	2	-24,8	0,8	-0,5	3,3
Ельник разнотравный (ЧБС)	поверхностная	5	-27,3	0,5	-4,3	1,8
	подстилочная	7	-25,8	0,2	-1,9	0,8
	почвенная	4	-25,4	0,5	1,0	0,7
Ельник мертвопокровный	поверхностная	5	-27,8	0,6	-2,5	1,0
	подстилочная	0				

(Малинки)	почвенная	0				
Ельник-кисличник (ЦЛГЗ)	поверхностная	4	-25,6	0,9	-1,1	1,2
	подстилочная	3	-25,7	0,7	-0,8	0,7
	почвенная	1	-25,2	0,0	-0,8	0,0
Ельник-кисличник (Малинки)	поверхностная	5	-26,4	0,7	-1,3	1,4
	подстилочная	4	-26,3	0,2	-1,7	0,2
	почвенная	0				
Березняк разнотравный (ЦЛГЗ)	поверхностная	6	-28,1	1,1	0,2	0,6
	подстилочная	2	-26,7	0,6	0,8	0,1
	почвенная	1	-25,3	0,0	4,2	0,0
Черноольшаник разнотравный (Малинки)	поверхностная	4	-27,4	0,6	-1,8	0,5
	подстилочная	0				
	почвенная	0				
Смешанный лес (ЦЛГЗ)	поверхностная	3	-27,2	1,3	0,2	1,6
	подстилочная	2	-25,7	0,5	1,2	1,1
	почвенная	2	-25,0	0,8	2,1	2,9

**Хвойный лес на Звенигородской биологической станции - объединены данные с 3 площадок: ельник разнотравный, ельник-кисличник и сосняк-черничник.*