

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный педагогический университет»

Институт биологии и химии

На правах рукописи

Короткевич Анастасия Юрьевна

**СТРУКТУРА ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ТАКСОЦЕНА
КОЛЛЕМБОЛ В ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ
МЕСТООБИТАНИЯХ**

1.5.15 – экология

(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук Кузнецова Н.А.

Москва 2021

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Обзор литературы	11
1.1 Нишевая организация сообществ	11
1.1.1 Концепция экологической ниши в исследовании биологических сообществ	11
1.1.2 Изотопная ниша как отражение трофической ниши	14
1.1.3 Способы описания изотопной ниши	16
1.1.4 Нишевая организация сообществ почвенных животных	17
1.2 Коллемболы как модельный объект изучения организации почвенных сообществ	19
1.2.1 Общие особенности биологии и экологии класса Collembola.....	19
1.2.2 Экологические группы коллембол	20
1.3 Опыт изучения трофической экологии коллембол методом стабильных изотопов.....	22
1.3.1 Трофические ниши в таксоценах коллембол	22
1.3.2 Связь трофической позиции с таксономическим положением вида	24
Глава 2. Материалы и методы	29
2.1 Подходы к исследованию	29
2.2 Характеристика изученных местообитаний	32
2.3 Отбор почвенных проб и камеральная обработка	34
2.4 Анализ стабильных изотопов.....	35
2.5 Статистическая обработка результатов	36
Глава 3. Влияние хранения почвенных образцов на изотопный состав коллембол	38
3.1 Изотопный состав коллембол и их субстратов в длительно хранящихся почвенных пробах	38
3.2 Влияние хранения почвенных образцов на нишевую структуру таксоцена коллембол.....	42
Глава 4. Трофические ниши близких видов	46
4.1 Разделение трофических ниш близкородственных видов	46
4.2 Лабораторный эксперимент по питанию двух видов рода <i>Orchesella</i>	48

Глава 5. Структура трофических ниш таксоценов коллембол природных и слабонарушенных местообитаний.....	50
5.1 Таксоцены ельников.....	50
5.2 Таксоцены лугов.....	56
Глава 6. Структура трофических ниш таксоценов коллембол антропогенных местообитаний.....	62
6.1 Таксоцены пастбищ.....	62
6.2 Таксоцены газонов.....	64
6.3 Изменение вариабельности ширины трофической ниши отдельных видов в природных и антропогенных местообитаниях.....	70
Заключение.....	71
Выводы.....	75
Благодарности.....	76
Список литературы.....	77
Приложение.....	96

Введение

Актуальность исследования

Концепция экологической ниши, объясняющая механизмы сосуществования видов, уже столетие находится в центре внимания специалистов по экологии сообществ (Pocheville, 2015). Нишевую структуру сообщества рассматривают как результат длительной коэволюции видов в относительно стабильной среде (Crawley, 1987). В таких условиях происходит разделение ресурсов, что проявляется в уменьшении перекрытия ниш (Одум, 1986; Finke et al., 2008). Появление все большего числа видов-специалистов обеспечивает со временем все большую видовую насыщенность сообщества. Насыщенные сообщества имеют стабильную и вполне предсказуемую структуру (Кузнецова, 2005). Потеря разнообразия природными сообществами сопровождается исчезновением видов-специалистов и перекрытием ниш оставшихся видов (Giller, 1996), что может привести к снижению качества выполняемых сообществом экосистемных функций (Naeem et al., 1999; Pringle, 2006; Cardinale, 2011).

Ключевым показателем экологической ниши традиционно считают трофическую позицию вида (Elton, 1927). При всей значимости этого аспекта ниши его корректная оценка традиционными методами сложна из-за необходимости учета относительного обилия разных видов пищи в рационе, изменений диеты во времени, разнообразия методов, необходимых для исследования разных групп организмов и пр. (Bearhop et al., 2004). В наше время в экологии получил распространение метод изотопного анализа, позволяющий оценить трофическую позицию видов вне зависимости от их таксономической принадлежности, типа экосистемы и конкретных пищевых объектов (Тиунов, 2007). Изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$) используется для определения трофического уровня того или иного животного, анализа структуры и длины трофических цепей (Post, 2002; Martinez del Rio et al., 2009). По изотопному составу углерода ($\delta^{13}\text{C}$) можно судить о разделении трофических ниш видов в пределах гильдии. Обычно результаты представляют в виде графиков: по оси абсцисс откладывают

изотопный состав углерода, по оси ординат – изотопный состав азота. Значения изотопного состава каждого вида образуют на графике "δ-пространство". Ньюсам назвал эту область изотопной нишей (Newsome et al., 2007). Так называемое "δ-пространство" сопоставимо с n-мерным пространством Хатчинсона, которое определяется экологами как ниша (Hutchinson, 1957).

Это дало инструмент количественной оценки степени перекрытия трофических ниш в природных сообществах (Sydenham et al., 2018). Большие возможности открылись, в частности, для изучения трофических ниш в сообществах почвенных животных, представленных многочисленными, мелкими, скрытно живущими видами. К ним, в числе прочих, относятся мелкие членистоногие – коллемболы, или ногохвостки (Hexapoda, Collembola). Разнообразие и обилие группы в широком наборе местообитаний, включая нарушенные, делает ее удобным объектом для изучения изменений структуры трофических ниш сообществ в градиентах различных факторов среды. Пищевые ресурсы коллембол разнообразны: в верхних слоях разлагающихся растительных остатков ногохвостки могут потреблять микроводоросли и пыльцу растений, в то время как в нижних слоях – детрит и мицелий грибов (Ponge, 2000). По этой причине представители различных жизненных форм коллембол (Gisin, 1943; Стебаева, 1970; Rusek, 2007), которые населяют разные слои подстилки или почвы, различаются по своим трофическим нишам (Potapov et al., 2016). На основе данных о соотношении стабильных изотопов, таксономическом положении и жизненной форме коллембол в естественных местообитаниях были выделены четыре гильдии: (1) эпигейные микробофаги/фикофаги занимают самый низкий трофический уровень; (2) подстилочные микробофаги занимают следующий трофический уровень; (3) почвенные сапрофаги/микробофаги и (4) подстилочные хищники/некрофаги занимают самый высокий трофический уровень (Potapov et al., 2016). Для ряда доминирующих в лесах видов коллембол с помощью изотопного анализа и анализа жирных кислот было показано, что

каждый вид питается смесью ресурсов, но предпочитает один из них (Ferlian et al., 2015).

Трофическая структура таксоцена коллембол тесно связана с его таксономической структурой. Показано, что коллемболы, относящиеся к разным таксонам ранга семейств и отрядов, существенно различны по изотопному составу, т.е. занимают разные трофические ниши (Potapov et al., 2016). Это явление объясняют значительными различиями морфологии и образа жизни представителей разных таксонов высокого ранга в связи с их общей эволюционной историей. Меньше данных о различии изотопного состава представителей близких родов или видов одного рода, которые имеют сходную морфологию и биологию, но могут занимать разные трофические ниши, например, для избегания конкуренции за ресурсы (Potapov et al., 2019). По данным анализа стабильных изотопов было показано разделение трофических ниш морфологически близких родов коллембол семейства Dicyrtomidae, совместно обитающих в лугово-лесном ландшафте (Ванявина, 2012). Однако данные о различиях трофических ниш совместнообитающих видов одного рода коллембол отрывочны. Даже в случае выявления существенных различий изотопного состава близких видов (Scheu and Falca 2000; Chahartaghi et al., 2005; Nishi et al., 2007; Fiera, 2014) остается открытым вопрос является ли расхождение изотопных ниш результатом особенностей метаболизма или различия пищевых предпочтений.

Успехи применения метода стабильных изотопов позволяют на новом уровне подойти к решению вопроса, насколько таксоцен коллембол конкурентно организован. Показателем этого служит степень перекрывания изотопных ниш, которые принято соотносить с трофическими нишами (Schmidt et al., 2009; Layman, 2007; Jackson et al., 2011). Чем меньше перекрывание ниш различных видов в сообществе, тем больший вклад в его организацию, предположительно, вносит конкуренция (Mac Arthur and Levins 1967; Violle et al., 2011). Так слабое перекрывание трофических ниш показано для таксоцена коллембол в лесных

экосистемах (Chahartaghi et al., 2005) и конкурентная организация таких таксоценов была независима подтверждена методом функциональных признаков (Widenfalk et al. 2015). Как противоположный пример, широкое перекрытие трофических ниш было обнаружено в таксоценах беспозвоночных хищников, таких как жуличицы (Zalewski et al., 2014) и губоногие многоножки (Klarner et al., 2017). Однако зависимость структуры трофических ниш от типа экосистемы, в частности от ее нарушения и сопутствующего исчезновения видов-специалистов, не была систематически исследована для почвенных животных, в том числе и для коллембол.

Количественных данных об изменении структуры трофических ниш сообществ в целом при переходе от природных местообитаний к нарушенным немного, и они связаны с водными экосистемами (di Lascio et al., 2013; Hansen et al., 2018). Эти работы показали, что ширина ниши сообщества сужается при антропогенных нарушениях среды. Изменение трофических ниш при антропогенных воздействиях было показано для отдельных видов млекопитающих и рыб в основном в связи с расширением ареалов инвазионных видов (Mason et al., 2011; Dammhahn et al., 2017), либо при акклиматизации (Acevedo, Cassinello, 2009). Не ясно, однако, изменяется ли структура трофических ниш таксоцена коллембол, как модельной группы почвенных сапрофагов с широким спектром пищевых объектов, в нарушенных местообитаниях.

Коллемболы – удобный модельный объект для изучения нишевой структуры таксоцена, поскольку эта группа существует в предельно широком диапазоне условий. Показано, что ряд видов выдерживает и даже сохраняет высокое обилие при сильном загрязнении среды тяжелыми металлами (Nagvar, Abrahamsen, 1990), при чрезмерной пастбищной нагрузке (Stebaeva, 2003), на свалках бытовых отходов (Шарин, Кузнецова 2000) и т.д. Этому способствуют различные биохимические, физиологические и поведенческие адаптации (Joosse, Verhoef, 1983), в том числе такие необычные для членистоногих, как линьки во взрослом

состоянии, что позволяет ногохвосткам периодически избавляться от накопившихся в теле ядовитых веществ (Straalen et al., 1986; Саратовских, Бокова, 2007). При этом вопрос, в какой мере успешное выживание в нарушенных условиях сопровождается сохранением параметров ниши, свойственной виду в природной среде, остается открытым.

В данной работе, с помощью изотопного анализа была исследована структура трофических ниш коллембол в ряде естественных и антропогенных местообитаний. Чтобы учесть возможное влияние особенностей метаболизма разных видов коллембол и методов хранения почвенных образцов на изотопный состав в телах коллембол, было также проведено два лабораторных эксперимента.

Цели и задачи исследования

Цель работы: выявить различия структуры трофических ниш в таксоценах коллембол естественных и антропогенных местообитаний. **Задачи исследования:**

1. Оценить, в какой степени изменяется изотопный состав углерода и азота в телах коллембол при длительном хранении почвенных образцов с живыми ногохвостками и могут ли эти изменения повлиять на оценку трофической структуры таксоцена.

2. Исследовать, различаются ли трофические ниши близкородственных видов (из одного рода) при совместном обитании в природе.

3. Выяснить, различаются ли трофические ниши близкородственных видов (из одного рода) при культивировании на одинаковых пищевых ресурсах.

4. Сравнить структуру трофических ниш (по изотопному составу азота и углерода) в таксоценах коллембол различных местообитаний: от природных и слабо нарушенных к значительно нарушенным и искусственно созданным.

5. Выяснить, меняется ли трофическая ниша эврибионтных видов коллембол в антропогенных местообитаниях по сравнению с природными.

Научная новизна

Впервые были показаны закономерности изменения структуры трофических ниш сообществ почвенных животных при антропогенных нарушениях. Выявлено наличие двух типов таксоценов коллембол: 1) с хорошо дифференцированными нишами (в природных лесах и на лугах) и 2) с неопределённой нишевой структурой (на пастбищах и городских газонах). Обнаружено, что трофическая ниша эврибионтных видов в антропогенных местообитаниях по сравнению с природными расширяется. Показано, что ниши таксономически близких сосуществующих видов в природных таксоценах разделены, поскольку различаются хотя бы по одному параметру изотопной ниши ($\delta^{15}\text{N}$ или $\delta^{13}\text{C}$). На примере двух модельных видов экспериментально показано, что причина разделения ниш близких видов – питание разными ресурсами, а не физиологические особенности каждого вида. В ходе лабораторного эксперимента показано, что хранение субстрата с живыми коллемболами может приводить к незначительным (до 2,3 ‰) изменениям изотопного состава углерода и азота, но не приводит к изменению нишевой структуры, т.е. положение видов относительно друг друга остаётся без изменений. Данный результат делает возможным анализировать структуру изотопных ниш таксоценов мелких педобионтов, несмотря на разное время хранения почвенных проб в процессе выгонки.

Теоретическая и практическая значимость

Хорошо выраженные трофические ниши видов принято связывать с эффективностью функционирования сообщества (Giller, 1996). Показанное в работе разделение трофических ниш коллембол в природных местообитаниях, с одной стороны, подтверждает конкурентную природу их таксоценов в стабильных условиях внешней среды. С другой стороны, это указывает на трофическую специализацию совместно существующих видов в природных экосистемах, что не поддерживает точку зрения о слабом разделении ресурсов в этой группе педобионтов. Перекрывание "изотопных" трофических ниш,

оценённое по показателю R (ANOSIM, Clarke, 1993) (отношение меж и внутривидовой дисперсии значений изотопного состава видов), – хороший индикатор, который отражает выраженность нишевой структуры. Увеличение перекрывания ниш в таксоцено коллембол при антропогенных воздействиях можно интерпретировать как нарушения в функционировании детритного блока наземных экосистем. Можно предположить, что степень перекрывания ниш в сообществах в большей мере отражает эффективность их функционирования, чем численность и разнообразие, и потому может быть использована как показатель действенности разных приемов природосберегающих технологий в сельском хозяйстве и рекультивационных мероприятий.

Положения, выносимые на защиту

1. Разделение ниш коллембол природных лесов и лугов указывает на конкурентную организацию их таксоценов.
2. В антропогенных местообитаниях по сравнению с природными трофическая ниша всего таксоцена коллембол более узкая, а отдельных, эвритопных видов – более широкая.
3. Трофические ниши видов одного рода в природных местообитаниях разделены, по крайней мере, для атмобионтных и гемиэдафических видов.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Нишевая организация сообществ

1.1.1 Концепция экологической ниши в исследовании биологических сообществ

Концепция экологической ниши, позволяющая приблизиться к пониманию причин сосуществования видов, уже столетие находится в центре внимания специалистов по экологии сообществ (обзор Rocheville, 2015). При всём многообразии пониманий большинство учёных определяют экологическую нишу как *"...положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды..."* (Чернова, Былова, 2007).

Многоаспектность понятия ниши привело к тому, что одни специалисты рассматривают в качестве ключевого механизма сосуществования видов конкуренцию, которая приводит к дифференцировке ниш (Gause, 1934; Mac Arthur & Levins, 1967 etc.), другие отводят основную роль свойствам среды (Раменский, 1924; Grime, 2006). В этом случае в местообитании сосуществуют виды со сходными потребностями, т.е. существенно перекрывающимися нишами (Leibold, 1998; Grime, 2006). Эти два представления о нишах соответствуют, в первом случае, системным (организмистским), а во втором – континуалистским (индивидуалистическим) взглядам на природу сообществ в экологии.

Идея о том, что два вида, сосуществующие в одном местообитании, должны занимать разные ниши, уже присутствовала в работе Дарвина (1859). Гриннелл оформил дарвиновскую идею как понятие (Grinnell, 1917), а Гаузе связал расхождение ниш видов с законом конкурентного исключения (Gause, 1934). После классической работы Ч. Элтона (Elton, 1927) трофические связи видов начинают рассматриваться в качестве ключевого показателя ниши.

Количественный этап изучения экологической ниши начал развиваться с работы Хатчинсона (1957), который представил нишу вида как многомерный

гиперобъем в пространстве переменных факторов среды, где виды могут существовать неопределённо долго (фундаментальная ниша) или выживать, ограниченные конкурентными взаимоотношениями (реализованная ниша) (Hutchinson, 1957). Стало возможным количественно оценить параметры ниши. Положив в основу работу Хатчинсона, Мак-Артур и Левинс математически описали максимальную степень перекрытия экологических ниш – идея лимитирующего сходства (Mac Arthur and Levins, 1967). Это позволило связать понятие ниши с видовым разнообразием и рассчитывать максимальное число видов, которое может поддерживать тот или иной ресурс (Roughgarden, 1974; Ross, 1974).

Несмотря на успешное применение в экологии концепции ниши, к 70-м годам прошлого века накопилось довольно много фактов, которые были плохо объяснимы прежними представлениями о нише как о довольно статичной характеристике вида (Simberloff, 1978; Strong, 1980). Например, в неоднородных, динамичных во времени речных системах случайное изменение среды в большей степени оказывает влияние на организацию сообществ, чем взаимодействие видов (Statzner, 1987; Townsend & Hildrew, 1994). Т.е. ниша теряет свои очертания, становится вероятностной и динамичной (Yodzis, 1986; Townsend, 1989).

Идея случайной комбинации сосуществующих видов, предполагает неопределённую конкуренцию: в этом случае все конкурируют со всеми. Поскольку конкуренцию постепенно перестали рассматривать в качестве ключевого фактора организации сообщества (Connor et al., 1979; Strong, 1980; Townsend, 1989), то и нишу перестали рассматривать как ячейку сообщества (Rocheville, 2015). Выход был найден в смещении акцента с конкуренции на совокупность реакций организма и его воздействие на среду (Chase and Leibold, 2003). В эволюционной биологии окружающая среда рассматривается как постоянно действующий фактор, вызывающий эволюционное изменение организмов (Lewontin, 1983; Godfrey-Smith, 1998). В свою очередь в процессе

своей жизнедеятельности организмы изменяют среду своего обитания таким образом, меняется сила давления естественного отбора.

В начале XXI века была предложена нейтральная теория Хаббела (2001) как альтернатива концепции ниш (Hubbell, 2001). Теория Хаббела объяснила сосуществование большого количества видов деревьев влажных тропических лесов не разделением ниш, а, наоборот, их сходными демографическими характеристиками, которые позволяют им избегать конкуренции (Гиляров, 2007). Данный подход позволяет объяснить механизм сосуществования сообществ с высоким видовым разнообразием. Однако данная концепция не опровергает существование ниш, а лишь является примером использования коллективной ниши.

На протяжении ста лет концепция ниши развивалась как ключевая идея экологии (Leibold, 1995; Pocheville, 2015), и в последние годы не перестала быть актуальной. Благодаря развитию новых инструментальных методов (анализ ДНК содержимого кишечника, профиля жирных кислот, изотопный анализ) концепция экологической ниши переживает очередной ренессанс (Jackson, 2011).

Сегодня концепцию ниши рассматривают в эволюционном аспекте и связывают с вопросами видового разнообразия. Нишевую структуру сообщества рассматривают как результат длительной коэволюции видов в относительно стабильных условиях среды (Crawley, 1987). В таких условиях происходит разделение ресурсов, что проявляется в незначительном перекрытии ниш (Giller, 1996). Появление все большего числа видов-специалистов обеспечивает видовую насыщенность сообщества. Насыщенные сообщества имеют стабильную и вполне предсказуемую структуру (Giller, 1996). Потерю разнообразия сообщества связывают со снижением качества экосистемных функций (Naeem et al., 1999; Pringle, 2006). Однако эта зависимость, по-видимому, неоднозначна, поскольку связана со степенью нарушенности местообитания и стадией развития сообщества (Peterson et al., 1998; Brose, Hillebrand, 2016).

Можно предположить, что степень дифференциации ниш видов, обеспечивая возможность их стабильного сосуществования, в большей степени, чем разнообразие, отражает качество выполнения экосистемных функций. В этом плане интересно проследить изменение нишевой структуры сообществ, т.е. степени дифференцировки ниш видов, при нарушениях среды. Считается, что при этом происходит снижение видового разнообразия, исчезновение видов-специалистов, усиление перекрывания ниш видов в пространственно-временном аспекте (обзор Giller, 1996). Деятельность человека ведет к сужению трофической ниши крупных хищных млекопитающих (Swihart et al., 2007), вызывает перекрывание ранее разобщенных ниш видов, что показано на примере оленей в Испании (Acevedo, Cassinello, 2009). Оказалось, что ширина ниши таких успешных инвайдеров, как крысы, может перекрывать нишу всего сообщества эндемичных мелких грызунов Мадагаскара (Dammhahn et al., 2017). При различных формах нарушения фитоценоза луга (кошение, удобрение, удаление основного доминанта) дифференциация ниш видов снижалась (Mason et al., 2011).

Большинство примеров изменения ниш касаются отдельных видов, в то время как количественных данных об изменении нишевой структуры сообществ в целом при переходе от природных местообитаний к нарушенным немного (Тиунов и др., 2013).

1.1.2 Изотопная ниша как отражение трофической ниши

Трофические связи видов после классической работы Ч. Элтона (Elton, 1927) продолжают рассматриваться в качестве ключевого показателя ниши. Однако, при всей значимости этого аспекта ниши, его корректная оценка сложна из-за необходимости учета в рационе относительного обилия разных видов пищи, изменений диеты во времени, унификации методов для разных групп организмов и экосистем и пр. (e.g. Bearhop et al., 2004). Метод стабильных изотопов стал инструментальным подходом, интегрирующим данные о трофической экологии

организмов (Post et al., 2000b; Bearhop et al., 2004; Layman et al., 2007), что позволило вернуться к вопросам трофической экологии на новом витке.

Тела живых организмов по большей части состоят из основных биогенных элементов (углерод, азот, водород и др.). Данные элементы имеют тяжёлые и лёгкие изотопы, которые не являются радиоактивными. Лёгкие изотопы превосходят по содержанию тяжёлые. В природных объектах это соотношение является консервативной величиной. Однако в живых объектах (например, в животных и растительных тканях) это соотношение меняется. Это явление получило название фракционирование (Тиунов, 2007). Существенным является то, что в телах разных организмов фракционирование может происходить по разному, в зависимости от уровня обмена веществ, физиологического состояния, абиотических факторов и т.д. Таким образом разные организмы (виды или трофические группы) могут иметь различия по своему изотопному составу.

В экологических исследованиях для описания трофической структуры сообществ животных применяют изотопный состав азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) и углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Соотношение перечисленных стабильных изотопов принято выражать в тысячных долях отклонения от международного стандарта в промилле (‰). Изотопный состав азота указывает на трофический уровень животного, поскольку было рассчитано, что одному трофическому уровню соответствует примерно 3‰ (Post, 2002; Caut et al., 2009). Таким образом, можно описать трофическую структуру сообщества, определить длину пищевых цепей (Martinez del Rio et al., 2009).

Изотопный состав углерода указывает на использование животным того или иного ресурса в рационе. Животные могут иметь сходное значение изотопного состава азота, но при этом отличаться по изотопному составу углерода (Martin et al., 1992). Это может указывать на то, что, занимая один трофический уровень, эти животные используют разные пищевые ресурсы или разные части этих ресурсов. Таким образом, используя значения изотопного состава азота и углерода, можно численно измерить ширину "изотопной" трофической ниши любого животного,

независимо от его размера и образа жизни. Используя данный подход можно получить информацию о трофических связях животных, источниках питания и трофической структуре сообщества.

1.1.3 Способы описания изотопной ниши

Идея о том, что стабильные изотопы углерода и азота отражают информацию о трофической позиции видов, их пищевых связях со всеми членами сообщества (Genner et al., 1999; Feranec and Mac Fadden, 2000; Power et al., 2002), о базовых источниках энергии (углерода) и питательных веществ, известных как трофическая ниша (Post, 2002; Schneider et al., 2004; Layman et al., 2007), была обобщена Ньюсамом (2007). Изотопный состав организмов представляют в виде диаграмм с осями, отражающими по оси X содержание тяжёлого изотопа углерода ($\delta^{13}\text{C}$), а по оси Y – азота ($\delta^{15}\text{N}$). Так как измерение содержания стабильных изотопов в телах каждого вида организма производится в повторности не менее трёх, то значения изотопного состава каждого вида образуют на диаграмме "δ-пространство". Ньюсам назвал эту область изотопной нишей (Newsome et al., 2007). Так называемое "δ-пространство" сопоставимо с n-мерным пространством Хатчинсона, которое определяется экологами как ниша (Hutchinson, 1957), хотя сторонники этой концепции отмечают, что изотопная ниша представляет собой только подмножество экологической ниши (Swanson, 2015).

Bearhop (2004) впервые предложил использовать значение величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ организмов для измерения ширины трофической ниши. Полученные количественные данные можно сравнивать между популяциями или видами с помощью простых F-тестов, а данные диаграммы с двумя осями ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) позволяют визуализировать трофические ниши видов. Данный подход позволяет решать ряд экологических задач: (1) определение степени трофической специализации вида (Matthews and Mazumder, 2004; Bearhop et al., 2004). Виды-специалисты имеют узкую "изотопную" трофическую нишу, генералисты,

напротив, широкий разброс значений изотопного состава. (2) Внутри- и межвидовая изменчивость диеты под влиянием экологических факторов (Bolnick et al., 2003; Araujo et al., 2007). (3) Описание трофической структуры таксоцена (Schneider et al., 2004; Chahartaghi et al., 2005).

В последние годы сложность экологических вопросов вышла за рамки простого описания пищевых сетей. Экологи стали рассматривать модели перекрывания трофических ниш и использования ресурсов (Jepsen and Winemiller 2002), что привело к распространению математических методов количественной оценки изотопных ниш (Layman et al., 2007; Schmidt et al., 2007; Jackson et al., 2011). Данные методы позволяют численно выражать геометрические параметры ниш и степень их перекрывания (niche overlap); степень изменчивости ниши в градиенте пространства и времени (Schmidt et al., 2009).

1.1.4 Нишевая организация сообществ почвенных животных

В середине XX века были начаты исследования трофической экологии почвенных животных (Стриганова, 1980; Maraun et al., 2003; Чернова и др., 2007). Однако сложно изучать трофические связи мелких почвенных животных, скрытых от глаз исследователя. При изучении данного вопроса с помощью постановки лабораторных экспериментов по пищевым предпочтениям (Verhoef et al., 1988; Maraun et al., 2003) сложно учитывать весь комплекс биотических и абиотических факторов, которые в естественных условиях влияют на пищевой выбор микроартропод. Исследование содержимого кишечника даёт представление только о крупных пищевых объектах. Берг, исследовав пищеварительные ферменты коллембол разных видов, выделил 4 трофические гильдии, однако, в целом, сделал вывод о низкой трофической специализации ногохвосток (Berg et al., 2004). В конце XX века накопилось большое количество работ, посвящённых структуре сообществ почвенных животных. Однако данные о реальном питании почвенных животных в естественных условиях среды были недостаточны. Особенно это касалось животных, размеры которых могут быть

меньше миллиметра. К таким животным относятся микроартроподы: ногохвостки, клещи, протуры, диплуры, и наблюдение за ними в природе достаточно затруднительно.

Полифагия долго рассматривалась как характерная черта многих групп почвенной биоты (Стриганова, 1980; Scheu and Setälä, 2002). Это плохо сочетается с фактом высокого разнообразия почвенных организмов, известного как загадка высокого биоразнообразия (Anderson, 1975; Ghilarov, 1977; Schaefer, 2003).

Вопрос о механизме сосуществовании большого количества видов почвенных животных до сих пор актуален. С одной стороны, эту "загадку" можно объяснить пространственной гетерогенностью абиотических факторов среды (Nielsen et al., 2010; Sulkava and Huhta, 1998), с другой стороны, сосуществованию многих видов в одном биотопе может способствовать дифференцировка трофических ниш (De Niro and Epstein, 1981; Scheu and Falca, 2000).

В последние пятнадцать - двадцать лет в почвенной экологии начали широко использовать, так называемые, инструментальные методы исследования (состав жирных кислот, анализ ДНК) в том числе анализ стабильных изотопов (Тиунов, 2014). Данный метод позволяет анализировать большое количество видов мелких животных и даёт возможность понять расположение их ниш друг относительно друга. Такой подход позволяет выделять функциональные группы животных в детритных блоках экосистем (обзор Mauran, 2011). В естественных экосистемах первые работы показали разделение ниш в таксоценох термитов (Boutton et al., 1983), муравьев (Blüthgen et al., 2003), дождевых червей (Schmidt et al., 1999) и коллембол (Chahartaghi et al., 2005). Однако у диплопод (Семенюк, 2011) и жуужелиц (Okuzaki, 2010) нишевая структура таксоценов выражена слабо. При этом для клещей в одной работе показано разделение ниш орибатид (Schneider et al., 2004), а в другой – их перекрывание (Tsurikov et al., 2019). Была обнаружена вариабельность трофической позиции видов (Scheu, Falca, 2000), что можно интерпретировать как лабильность ниши почвенных животных. Такая лабильность трофической позиции видов согласуется с представлениями

Маргалёфа, рассматривавшего нишу, не как постоянную характеристику, а как временную позицию вида в конкретных обстоятельствах (Маргалёф, 1992).

1.2 Коллемболы как модельный объект изучения организации почвенных сообществ

1.2.1 Общие особенности биологии и экологии класса Collembola

Коллемболы, или ногохвостки – одна из самых распространённых, разнообразных и многочисленных групп в сообществах почв (Peterson and Luxton, 1982). Коллемболы являются древним таксоном: найденные окаменелости *Collembola* датируются нижним ярусом среднего девона (Определитель коллембол фауны СССР, 1988). Предполагается, что ногохвостки являлись важным компонентом самых ранних наземных экосистем (Hopkin, 1997). Данная группа относится к классу Скрыточелюстные (*Entognatha*), так как ротовые органы расположены в головной капсуле. Размеры коллембол варьируют от 0,2 до 10 мм (Becker, 1948). В теле выделяется 3 отдела: голова, 3-членистую грудь и брюшко. Брюшко состоит из 6 члеников максимально. Членики брюшка могут сливаться (рис. 1).

Имеют пару усиков и три пары ног. Глаз состоит максимум из 8 омматидиев или простых глазков, расположенных на темном пигментном пятне. Глаза, имеющие подобное строение, называются агрегированными. У пещерных форм, обитателей подстилки и почвы встречаются все стадии редукции числа глазков. Наличие на IV сегменте брюшка прыгательной вилки (фурка) – характерный признак коллембол. В спокойном состоянии фурка подогнута под брюшко и удерживается зацепкой третьего сегмента брюшка. Быстро отбрасывая фурку назад, ногохвостки совершают характерные для них прыжки. Длина прыгательной вилки сильно варьирует у разных форм и может отсутствовать (Давыдова, Варшав, 2016).

Тело чаще всего покрыто хетами и чешуйками. Утолщённая кутикула защищает тело от потери влаги и проницаема для газов и испарения.

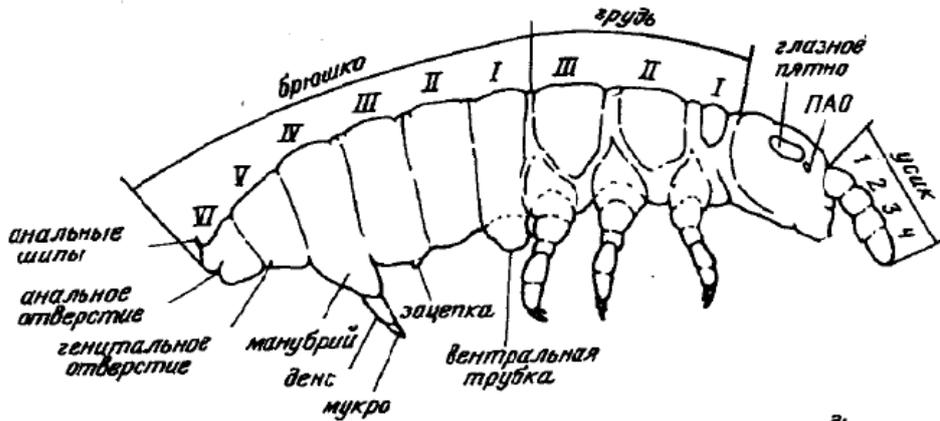


Рис. 1. Общий вид коллембол (Определитель коллембол фауны СССР, 1988).

Ногохвостки распространены по всему земному шару и очень многочисленны: десятки тысяч особей на квадратный метр площади. Наибольшую численность ногохвостки достигают в подстилке и верхних почвенных слоях, при подходящих условиях их можно встретить и на двухметровой глубине (Potapov et al., 2017), некоторые виды активно перемещаются по поверхностям коры и травянистых растений, также могут быть обнаружены в мхах, под камнями, в пещерах, в гнездах муравьев и термитов, на поверхностях озер и прудов или на снежных покровах (Определитель коллембол фауны СССР, 1988). Также ногохвостки могут обитать в условиях глубоких антропогенных нарушений. Дело в том, что они обладают физиологическими особенностями к действию некоторых загрязняющих веществ, в том числе к тяжелым металлам из-за частых линек во взрослом состоянии, что способствует выведению опасных веществ (Norpin, 1977; Кузнецова, 2003).

1.2.2 Экологические группы коллембол

Коллемболы, клещи, протуры, симфили и некоторые другие группы относят к общей экологической группе – микроартроподы (мелкие почвенные членистоногие) (Кузнецова, 2007).

Коллемболы демонстрируют широкий диапазон морфологических, физиологических и экологических адаптаций к широкому спектру местообитаний (Norpin, 1997). В зависимости от яруса обитания, среди ногохвосток выделяют

несколько адаптивных жизненных форм (рис.2). Классификация жизненных форм коллембол, разработанная Гизиным (Gisin, 1943), была дополнена Воккемühl (Vockemühl, 1956) и Стебаевой (Stebajeva, 1970) и существенно изменена Русеком (Rusek, 1989). Для удобства в данной работе коллемболы, в зависимости от яруса, разделены на три большие группы: атмобионтную, гемизадафическую (подстилочную) и эузадафическую (почвенную) (Gisin, 1943).



Рис. 2. Жизненные формы коллембол (рисунки – Потапов, Кузнецова, 2011)

В зависимости от приуроченности к определённому типу местообитания выделены биотопические группы: лесная (подгруппа лесной подстилки и почвы, лесо-болотная, кортицикольная), болотная, луговая, эврибионтная, антропогенных местообитаний (рудеральная, компостная) (Кузнецова, 2007).

Также выделяют группы по приуроченности к биотопам с разным типом увлажнённости: мезофильная (ксеро-мезофильная, собственно мезофильная, мезо-гигрофильная), гигрофильная (гигро-мезофильная, собственно гигрофильная) и ксерорезистентная, без четко выраженного гигропреферендума (Кузнецова, 2007).

1.3 Опыт изучения трофической экологии коллембол методом стабильных изотопов

1.3.1 Трофические ниши в таксоценох коллембол

При изучении сообществ живых организмов реализуются два подхода. Один подход основан на изучении структуры сообщества: составляют списки видов, их соотношение, встречаемость, обилие и т.д. Второй подход основан на анализе функций конкретных сообществ. При этом учитываются данные о трофических взаимодействиях основных таксоценов, которые входят в анализируемый биоценоз. Пищевые связи определяют потоки веществ и энергии в экосистеме. Таким образом характер трофических взаимодействий между разными видами дают представление о функциональной роли данного сообщества и определяют регуляторные механизмы, которые позволяют поддерживать данную биосистему.

Таксоцены коллембол изучают, реализуя перечисленные выше подходы. С одной стороны, накоплено много количественных данных. Состав и численность педобионтов изучают, используя традиционные методы, которые были разработаны ещё в середине XX века. Ряд работ обобщают эти данные (Гиляров, Чернов, 1975; Petersen, Luxton, 1982; Hopkin, 1997; Petersen, 2002). Однако работы, которые описывают трофические взаимодействия микроартропод, в том числе коллембол, единичны (Klironomos et al., 1992; Чернова и др., 2007; Endlweber et al., 2009).

Классические лабораторные методы изучения, применяемые при исследовании пищевых предпочтений коллембол, включают в себя: наблюдение с помощью видеокамер (Lee and Widden, 1996), окрашивание пищевых субстратов (Thiele and Larink, 1990), эксперименты по пищевым предпочтениям (Klironomos and Kendrick, 1996; Chamberlain et al., 2006; Чернова и др., 2007), исследование строения ротового аппарата (Chen et al., 1996), анализ содержимого кишечника (Leonard and Anderson, 1991; Bardgett et al., 1993; Hasegawa and Takeda, 1995), анализ пищеварительных ферментов (Berg et al., 2004). При анализе данных,

полученных в лаборатории, не учитывается весь комплекс факторов, действующих в природных условиях.

Применяя метод стабильных изотопов, были обнаружены различия изотопного состава среди видов коллембол и выделены трофические гильдии (Chahartaghi et al., 2005). Наряду с первыми успехами стало понятно, что интерпретация значений изотопного состава животного нуждается в тщательном анализе. На величину трофического фракционирования может влиять ряд внутренних (физиологические процессы в организме) и внешних (абиотические условия) факторов. Есть исследования, которые показывают влияние диеты животного на процессы фракционирования, происходящие в тканях организма. (Schmidt et al., 1999; Larsen et al., 2009). Голодание также влияет на обмен веществ, поэтому вносит изменения и в изотопный состав животного (Semenina, Tiunov, 2011). Также на процессы метаболизма и скорость, с которой достигается так называемое "изотопное равновесие" влияют физиологические особенности организма и влияние внешних факторов, например, таких как температура (Jorgensen et al., 1999, 2008; Clarke, Johnston, 1999). Было показано, что при смене пищевых субстратов, которые значительно отличались по своему изотопному составу, изменения в изотопном составе животного происходило примерно через неделю (Chamberlain et al., 2004). Для того, чтобы произошло полное встраивание углерода съеденного пищевого субстрата в ткани коллембол, необходимо больше месяца. По данным исследований у коллембол достижение "изотопного равновесия" при смене диеты происходит через 6-10 недель (Larsen et al., 2009; Семенина, 2010).

При выгонке микроартропод на воронках Тулльгрена животные некоторое время находятся в фиксирующей жидкости, при этом изотопный состав животных может измениться (Ponsard, Amlou, 1999; Sticht et al., 2006). Обычно для фиксации коллембол используется 70% спирт. В спирту пробы могут храниться длительное время, при этом, по данным Семениной, происходит увеличение содержания тяжёлого изотопа углерода в тканях, и в среднем это обогащение составляет 1‰.

Была рассчитана поправка, с помощью которой можно учесть это обогащение при длительном хранении проб, чтобы избежать ошибки при оценке полученных значений изотопного состава животных (Семенова, 2010).

В одних случаях значения изотопного состава коллембол достоверно отличаются (Chahartaghi et al., 2005; Семенова, 2010), однако нет работ, посвящённых исследованию причин этих различий. В других условиях изотопный состав разных видов коллембол практически не имел отличий (Kuznetsova et al., 2012).

1.3.2 Связь трофической позиции с таксономическим положением вида

Связь таксономической структуры с функционированием почвенного сообщества остаётся малоисследованной областью почвенной экологии. В большинстве исследований почвенных трофических сетей таксономическая принадлежность особи рассматривается как показатель её функциональной группы (Berg and Bengtsson, 2007; De Ruiter et al., 1996). Эта идея следует из принципа «нишевого консерватизма», который предполагает, что близкородственные виды имеют сходные фундаментальные экологические ниши вследствие наличия общих морфологических адаптаций (Losos, 2008; Peterson et al., 1999; Wiens and Graham, 2005).

Трофическая специализация коллембол (Chahartaghi et al., 2005; Ferlian et al., 2015; Pollierer et al., 2009) может быть объяснена большой гетерогенностью среды. Доступность пищевого объекта данной группы микроартропод зависит от их местообитания (вертикального распределения): в верхних слоях подстилки это могут быть водоросли, в нижних горизонтах – детрит и грибной мицелий (Ponge, 2000). Поэтому коллемболы различных жизненных форм, (*sensu* Gisin, 1943) населяющие различные слои подстилки и почвы, занимают разные трофические ниши.

С другой стороны, диапазон условий среды обитания и источников пищи, которые вид может использовать, ограничены эволюционно унаследованными

морфологическими адаптациями, выделяемые в таксономических группах высокого ранга. Таким образом, таксономическая принадлежность и вертикальное распределение (слой, который населяет вид) могут формировать трофическую нишу коллембол.

Анализ стабильных изотопов – метод, который позволяет оценить параметры трофической ниши (Layman et al., 2007) и эффективно сравнивать трофические ниши разных жизненных форм и таксономических групп.

Коллемболы используют разнообразные источники питания, среди которых водоросли, лишайники и некоторые мхи, которые получают азот, в основном, из атмосферных осадков и поэтому обеднены ^{15}N по сравнению с другими растениями (Delgado et al., 2013; Solga et al., 2005). Мицелий эктомикоризных грибов обогащен ^{15}N , тогда как сапротрофные микроорганизмы обогащены ^{13}C относительно растительного опада (Taylor et al., 2003; Wallander et al., 2004; Tiunov et al., 2015). Также содержание ^{13}C и ^{15}N в почве увеличивается с глубиной (Ponsard and Arditì, 2000; Макаров, 2009). Таким образом, диапазон пищевых ресурсов и энергетических каналов (например, сапротрофный/микоризный), используемые различными коллемболами, могут быть определены, используя значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ животного (Potapov and Tiunov, 2016). Для корректного сравнения трофических позиций животных в разных биотопах используют изотопный состав азота и углерода коллембол, а также изотопный состав подстилки, на основании которого считают скорректированный (относительно подстилки) изотопный состав азота ($\Delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\Delta^{13}\text{C}$) разных видов коллембол (нормирование на опад).

На основании анализа большого массива данных изотопного состава коллембол, нормированных на опад (82 вида из 11 семейств) из лесных биотопов разного типа, были показаны отличия средних значений $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ разных семейств коллембол, что позволяет предположить наличие достаточно выраженной трофической специализации исследованных таксономических групп (Potapov et al., 2016). Систематическое положение вида отражает его

морфологические особенности, обусловленные возможностью потребления определённых пищевых ресурсов, т.е. данный вид может занимать определённые трофические ниши. Это объясняет отличающийся изотопный состав коллембол разных семейств. Обычно коллемболы приурочены к определённым местообитаниям и микростациям (Rusek, 1979; Кузнецова, 1988). Разные жизненные формы ногохвосток имеют определённое вертикальное распределение в подстилке и почве (Стебаева, 1970).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллембол обычно увеличиваются от атмобионтных к эуэдафическим видам, что соотносится с вертикальным градиентом изотопного состава органического вещества почвы (Кузнецова и др. 2014). Однако значения $\delta^{13}\text{C}$ коллембол имеют тенденцию к уменьшению у эуэдафических видов, что указывает на возможное использование ими «корневого углерода». Из-за вертикального градиента изотопной подписи базовых ресурсов, при интерпретации состава стабильных изотопов почвенных микроартропод различные слои подстилки и почвы рассматриваются отдельно (Potapov et al., 2016). Это помогает в обособлении хищных видов от тех, которые питаются микроорганизмами почвенного гумуса, который обогащён тяжёлым изотопом азота относительно растительного опада (Макаров, 2009; Тиунов и др., 2011).

В сообществах лесов умеренного климата трофический уровень видов коллембол может быть предсказан при определении порядка, в то время как семейство указывает на тип потребляемых ресурсов (Potapov et al., 2016). Сильный филогенетический сигнал изотопного состава поддерживает гипотезу консерватизма трофической ниши. Это свидетельствует о том, что таксоны коллембол надвидового ранга можно рассматривать как функциональные единицы и использовать в оценке связи между составом сообщества и функционированием экосистем. Используя данные о составе стабильных изотопов, таксономической принадлежности и жизненной форме, Potapov (2016) выделил четыре функциональные гильдии коллембол, выполняющие разные экосистемные функции, используя различные типы пищевых ресурсов в разных

почвенных слоях (табл. 1). (1) Эпигейные микробофаги/фикофаги – контролирование микробных сообществ, влияние на динамику первого этапа разложения подстилки; (2) подстилочные хищники/некрофаги – регуляция плотности популяции микроорганизмов и микробофагов, возможно, влияние на скорость разложения древесины; (3) подстилочные микробофаги – контроль микробных сообществ, влияние на физическую структуру и уровень минерализации подстилки; (4) почвенные сапрофаги/микробофаги – влияние на поглощение корнями питательных веществ, регулирование микробных сообществ в ризосфере и разложение органического вещества почвы.

Таблица 1. Семейства и отряды объединены в функциональные группы на основе принадлежности к определённой жизненной форме и величин $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (Potapov et al., 2016).

Слой обитания/ж.ф.	Отряд/семейство	Функциональная группа	$\Delta^{13}\text{C}$, ‰	$\Delta^{15}\text{N}$, ‰
Верхние слои подстилки (атмобионтные, эпидафические; гемизадафические виды Neanuridae)	Symphyleona - Dicyrtomidae - Katiannidae - Sminthuridae	Эпигейные микрофаги /фикофаги	2 - 3	-1 - 2
	Entomobryomorpha - Tomoceridae - Entomobryidae - Isotomidae			
	Poduromorpha - Hypogastruridae - Neanuridae	Подстилочные хищники/некрофаги	4 - 6	3 - 6
Нижние слои подстилки и минеральный почвенный горизонт (гемизадафические, эузадафические жизненные формы)	Entomobryomorpha - Isotomidae (гемизадафические, эузадафические виды)	Подстилочные микрофаги	3 - 5	2 - 3
	Poduromorpha - Onychiuridae	Почвенные сапрофаги/микрофаги	3 - 5	4 - 7

Можно предположить, что трофическое положение видов коллембол связано с их жизненной формой и таксономическим положением. Изотопный анализ открывает новые возможности для изучения таксонов почвенных животных.

Глава 2. Материалы и методы

2.1 Подходы к исследованию

Под нишевой структурой мы понимаем особенности расположения ниш видов друг относительно друга в пространстве ресурсов (рис. 3).

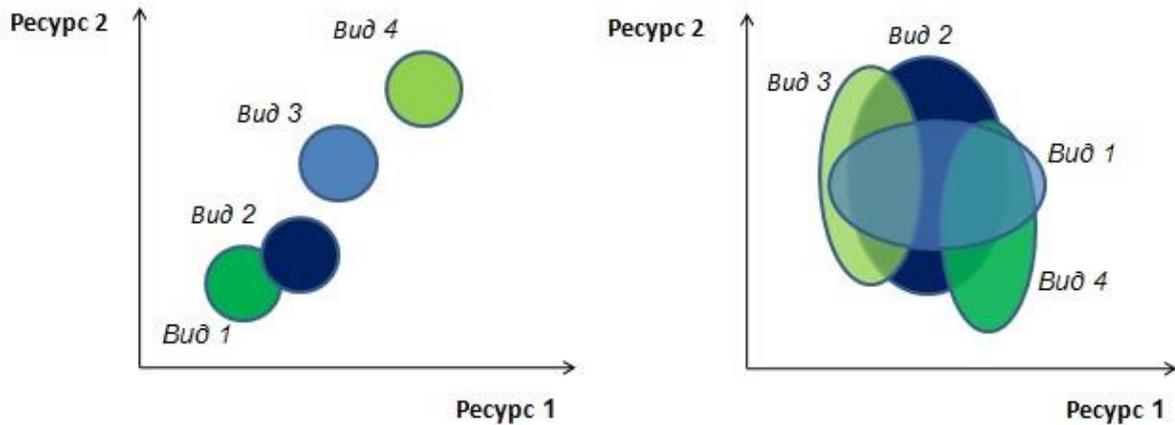


Рис. 3. Модель использования ресурсов разными видами организмов. Разными цветами показаны ниши разных видов. А – нишевая структура выражена хорошо; Б – нишевая структура выражена слабо.

Целью данного исследования было не определение конкретных источников пищи разных видов таксоцена коллембол, а выяснение положение трофических ниш видов относительно друг друга в пространстве ресурсов. На рисунке 3А нишевая структура хорошо выражена, на рисунке 3Б – ниши видов значительно перекрываются, т.е. это ситуация, когда "все едят всё": нет видов-специалистов или в наличии только один ресурс, к поеданию которого приспособлены имеющиеся в сообществе виды.

Для описания структуры трофических ниш был использован метод стабильных изотопов. Описание основывалось на следующих параметрах:

1. **Степень перекрывания ниш видов (R)** по величинам $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ – оценивали с помощью непараметрического анализа ANOSIM (Analysis of similarity) (Clarke, 1993), который позволяет сравнить сходство индивидуальных величин δ между видами и внутри видов. Получаемый

параметр R может варьировать от -1, когда межвидовая вариабельность меньше внутривидовой, и виды слабо различаются по изотопному составу, до +1, когда межвидовая вариабельность значительно больше внутривидовой, т.е. виды различаются между собой. Анализ проведен в программе PAST 2.17.

2. Степень варьирования значений изотопного состава каждого вида – среднее квадратичное отклонение (SD).

3. Ширина трофической ниши отдельных видов: ширина ниши по $\delta^{15}\text{N}$ – разница между максимальной и минимальной величиной $\delta^{15}\text{N}$; ширина ниши по $\delta^{13}\text{C}$ – разница между максимальной и минимальной величиной $\delta^{13}\text{C}$ для каждого вида.

4. Диапазон осваиваемых таксоценом ресурсов (ширина ниши таксоцена): разница между максимальной и минимальной величиной $\delta^{15}\text{N}$ и максимальной и минимальной величиной $\delta^{13}\text{C}$ всего таксоцена.

5. Число трофических уровней в таксоцене (N_{Ty}): рассчитывали путем деления разницы между максимальной и минимальной величиной $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол на 3.3 – средняя разница величин $\delta^{15}\text{N}$ на соседних трофических уровнях, по данным исследований (Vander Zanden, Rasmussen, 2001; Post, 2002; Caut et al., 2009).

Лабораторный эксперимент: влияние хранения почвенных образцов на трофическую структуру таксоцена коллембол.

Для получения необходимой для изотопного анализа навески коллембол одного вида приходится производить поэтапную выгонку большого количества субстрата, который может храниться несколько недель. Вопрос, влияет ли хранение субстрата с живыми коллемболами на их изотопный состав, важен для адекватной оценки данных, полученных в ходе длительной экстракции материала. Место сбора почвенных проб – сосновые леса Дарвинского государственного заповедника, подстилка которых сильно различается по влажности и содержанию органического вещества (сосняк лишайниковый, черничный, сфагновый). Для

эксперимента были взяты смешанные пробы массой около 5 кг, представляющие собой моховый или лишайниковый покров и подстилку, собранные случайным образом на участке 10x10 м в каждом сосняке. Пробы с подстилкой хранили в слабо завязанных полиэтиленовых пакетах, через день опрыскивали из пульверизатора водой. Пакеты с пробами находились в помещении при температуре 20-22 градуса по Цельсию, помещение периодически проветривали. Выгонку животных из субстрата проводили частями: через сутки, через неделю, через месяц, через 3 месяца и через 6 месяцев хранения субстрата в лаборатории. Коллембол определяли до вида, высушивали в термостате при 50°C в течение двух суток и хранили в пластиковых пробирках для дальнейшего изотопного анализа.

Материал для анализа трофических ниш таксономически близких видов. Ситуация, в которой в одном таксоцене можно собрать виды одного рода, в достаточном для изотопного анализа количестве, довольно редка. Однако собирая материал для разных целей и проектов находились виды, представленные в необходимом для анализа количестве. Нами были проанализированы трофические ниши совместнообитающих видов четырёх родов (табл. 2).

Таблица 2. Материал для исследования таксономически близких видов

Тип местообитания	Виды	Изученные сообщества
<i>Род Folsomia</i>		
сосняк	<i>F. fimetarioides</i> <i>F. quadrioculata</i>	Рязанская область, Окский заповедник
кедровник	<i>F. octoculata</i> <i>F. ozeana</i>	Дальний Восток, Уссурийский заповедник
<i>Род Orchesella</i>		
ельник-черничник	<i>O. bifasciata</i> <i>O. flavescens</i>	МО, Шаховской район
сосняк лишайниковый		Вологодская обл., Дарвинский заповедник
<i>Род Entomobrya</i>		

ельник-черничник	<i>E. nivalis</i> <i>E. corticalis</i>	МО, Шаховской район
Род <i>Lepidocyrtus</i>		
пастбище	<i>L. lignorum</i> <i>L. cyaneus</i>	МО, Шаховской район

Лабораторный эксперимент: выяснение причин разделения трофических ниш близкородственных видов.

В подстилке смешанного леса, с помощью эксгаустера, были собраны два вида коллембол: *Orchesella bifasciata* и *Orchesella flavescens* (Московская обл.). Экспериментально выясняли, сохраняются ли межвидовые различия изотопного состава при содержании на одних и тех же вариантах корма. Оба вида были помещены в отдельные стеклянные бюксы и в течение 49 дней содержались на трёх контрастных по изотопному составу диетах в трёхкратной повторности каждая (водоросли, гречневая крупа и пекарские дрожжи). Субстрат в бюксах представлял собой смесь активированного угля и гипса ($\text{CaSO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$) в пропорции 1:9 по массе. Сравнивали изотопный состав особей до и после проведения опыта. Контроль – особи, проанализированные сразу после сбора из их природного местообитания.

2.2 Характеристика изученных местообитаний

Материал для анализа нишевой структуры таксоценов коллембол разных типов местообитаний. Полевые исследования.

Для достижения цели работы были исследованы: еловые леса (черничник, кисличник, зеленчуковый) – наиболее развитые экосистемы в условиях Московской области, суходольные разнотравно-злаковые луга, поддерживаемые ежегодным кошением, пастбища крупного рогатого скота с фрагментарным злаковым и разнотравно-злаковым покровом, а также полуискусственные местообитания – городские газоны и компосты. Всего было изучено десять таксоценов.

Ельники. Ельник-кисличник расположен в окрестностях биогеоценологической станции ИПЭЭ РАН «Малинки». Древозой 130-летнего возраста, относительная сомкнутость крон – 0.8. В напочвенном покрове доминирует кислица, многочисленны живучка ползучая, майник двулистный, земляника, во влажные годы – зеленые мхи. Толщина подстилки варьирует от 1 до 5 см. Почва – дерново-подзолистая. Мониторинг таксоцена коллембол данного ельника проводится с 1991 г. по настоящее время (Kuznetsova, 2006; Кузнецова, 2007).

Ельник-черничник расположен в окрестностях д. Бурцево Шаховского района Московской области. Древозой 110-летнего возраста. Зеленые мхи покрывают около 50% площади. Толщина подстилки от 2 до 6 см. Почва – дерново-подзолистая.

Ельник зеленчуковый расположен вблизи Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Московская обл.). В напочвенном покрове доминируют зеленчук жёлтый, копытень европейский, кислица обыкновенная.

Луга. Изученные луга относились к суходольным разнотравно-злаковым. Один расположен вблизи станции «Малинки». В растительном покрове преобладают: овсяница луговая, дудник, василек луговой, подмаренники, будра лекарственная и пр. Луг постепенно зарастает елью, посаженной в 1991 г. Второй луг расположен в Шаховском районе Московской области. В растительном покрове доминируют: овсяница луговая, подмаренник цепкий, клевер луговой, василёк луговой, валериана лекарственная. Луга поддерживаются кошением.

Пастбища. Пастбища находились в окрестностях с. Белая Колпь (пастбище 1) и д. Бурцево (пастбище 2) в Шаховском районе Московской области. Оба пастбища с выпасом средней интенсивности. Растительный покров (злаки, разнотравье) почти сплошной. В первом случае пастбище в течение многих лет использовалось под выпас большого стада коров, во втором – небольшое стадо из

коров, лошадей, коз и овец, выпасаемых на небольшом участке в течение трех лет, предшествующих нашим учетам. До выпаса на этом месте был сенокос.

Газоны. Городские газоны изучали на бульваре ул. Кибальчича и на ул. Вавилова г. Москвы. В травяном покрове обоих газонов преобладал мятлик сплюснутый. Рекреационная нагрузка ограничена. В летний сезон газоны периодически поливают и косят, опавшую осенью листву удаляют.

Компосты. Пробы брали на территориях дачных участков в в Шаховском районе Московской области. Образцы субстрата были взяты из 8 компостов, находящихся на расстоянии около 100 метров друг от друга и представляющие собой скопление органических остатков.

2.3 Отбор почвенных проб и камеральная обработка

В каждом местообитании отбирали по 5 проб, массой около 5 кг каждая, включающих верхний слой почвы до глубины 10 см. Некоторые крупные коллемболы были отловлены на месте с помощью эксгаустера с поверхности подстилки. Для экстракции коллембол из почвы использовали воронки Тулльгрена с поэтапной экстракцией образцов субстрата и выгонкой материала в 70% спирт в течение 1-2 недель, в зависимости от скорости подсыхания субстрата. Масса образца для изотопного анализа, определяемая чувствительностью прибора, должна соответствовать величине более 50 мкг. Исходя из этой массы определяется количество особей определённого вида, необходимое для минимальной навески в пробе: от 1, для крупных поверхностно обитающих видов, например, *Tomocerus vulgaris*, до 50-100 особей для большинства более мелких подстилочных и почвенных форм. Сортировку по видам и определение проводили под бинокулярным микроскопом в отраженном свете. Для уточнения видовой принадлежности часть особей заливали в микропрепараты с жидкостью Фора. Для определения использовали ключи: Fjellberg, 1998, 2007 и Potapov, 2002. Для подготовки к изотопному анализу

животных высушивали двое суток в термостате при 50°C. Высушенные пробы находились в эппендорфах до анализа.

Также во всех исследованных местообитаниях были отобраны образцы листового опада, верхнего почвенного горизонта (глубина 5 см), зелёные части растений. Данные образцы высушивали в термостате при 50°C, гомогенизировали на шаровой мельнице Retsch MM 200 и помещали в пластиковые эппендорфы для дальнейшего анализа.

2.4 Анализ стабильных изотопов

Все изотопные анализы проводили на масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus (continuous-flowmode) и элементном анализаторе (Thermo Flash 1112), находящимися в Центре коллективного пользования ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta X \text{ образец (\%)} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{стандарт}}) - 1] * 1000,$$

где X – это элемент (азот или углерод), R – молярное отношение обилия тяжелого и легкого изотопов элемента X. Для азота стандартом служит N₂ атмосферного воздуха, для углерода – vPDB.

Подготовленные высушенные пробы коллембол заворачивали в тонкие оловянные капсулы. Образцы были проанализированы относительно референтного газа (N₂ и CO₂), откалиброванного относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 [$\delta^{15}\text{N} = -4.5$; $\delta^{13}\text{C} = -26.389$], глутаминовая кислота USGS 41 [$\delta^{15}\text{N} = +47.6$; $\delta^{13}\text{C} = +37.626$] и целлюлоза IAEA-CH3 [$\delta^{13}\text{C} = -24.724$]). В качестве рабочего лабораторного стандарта использовали казеин. Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 8-10-й пробы. Кроме того, в каждую серию образцов (около 100 измерений) включали 3-4 пробы стандартных материалов МАГАТЭ (USGS и/или CH3). Стандартное отклонение величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ стандартных материалов (n = 6-8) было в пределах <0.25‰ и <0.15‰, соответственно. Совместно с

определением изотопного состава, во всех пробах было определено общее содержание углерода и азота (%N, %C) (Семенова, 2010). Минимальная навеска для проведения анализа составляла 20 мкг.

В общей сложности таксоцены коллембол были изучены на 16 пробных площадях в 13 типах местообитаний четырех географических районов: Московская область и Москва (ельники кисличный, черничный и зеленчуковый), разнотравно-злаковые косимые луга, пастбища, газоны, компосты); Вологодская обл., Дарвинский заповедник (сосняки лишайниковый, черничный и сфагновый); Калужская область, Окский заповедник (березняк) и Приморский край, Уссурийский заповедник (кедрово-широколиственный лес). Всего для изучения таксоценов было отобрано 78 смешанных проб, массой около 5 кг каждая. Было проведено 708 изотопных анализов. Изотопный состав углерода и азота получен для 32 видов коллембол из 9 семейств.

2.5 Статистическая обработка результатов

Основные расчеты были выполнены в программах Microsoft Office Excel 2007, STATISTICA 6.0, PAST2.17 и R (пакет SIAR). Для сравнения средних величин использовали Евклидово расстояние (ANOSIM, PAST 2.17), за уровень статистической значимости принято $p < 0.05$. N_{TU} – число трофических уровней в конкретном таксоцене рассчитывали путем деления разницы между максимальной и минимальной величиной $\delta^{15}N$ в телах коллембол на 3. 3 – средняя разница значений $\delta^{15}N$ на соседних трофических уровнях (Vander Zanden, Rasmussen, 2001; Post, 2002; Caut et al., 2009). Аналогично рассчитывали N_{TU} – число трофических уровней, занимаемых видом.

Для оценки степени перекрытия изотопных ниш видов (пространство на биплоте, которое образуют значения $\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ каждого вида) мы использовали анализ сходства (ANOSIM, Clarke, 1993). Параметр R указывает на степень различия изотопных ниш видов и может варьировать от -1 до +1. R = -1 указывает на случайную группировку и отсутствие разницы в значении изотопного состава

между видами (т.е. групп в выборке не выделяется), $R = 1$ – изотопные ниши видов достоверно отличаются.

Для корректного сравнения структуры изотопных ниш в различных таксоценозах данные изотопного состава видов были нормированы на среднее значение изотопного состава коллембол в каждом таксоценозе. Полученные данные масштабировали от 0 до 1, что соответствовало минимальным и максимальным значениям $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ измеренных образцов в каждом таксоценозе (Cucherousset, Villéger, 2015).

Глава 3. Влияние хранения почвенных образцов на изотопный состав коллембол

3.1 Изотопный состав коллембол и их субстратов в длительно хранящихся почвенных пробах

Использование анализа стабильных изотопов в почвенной зоологии позволило выяснить трофическое положение ряда плохо исследованных групп почвенных животных и определить основные источники их пищевых ресурсов (Scheu and Falca, 2000; Тиунов, 2007; Maraun et al., 2011). Для анализа стабильных изотопов таких мелких животных, как коллемболы, необходимо собрать достаточное количество особей, так как необходимая навеска для анализа составляет от 50 до 100 мкг сухого веса. Представители различных жизненных форм существенно отличаются по массе, соответственно, для видов разных жизненных форм количество особей для одной изотопной пробы будет различным. Для почвенных видов это 100-150 особей; для видов, живущих в подстилке – около 50, для крупных поверхностнообитающих видов часто достаточно одной особи, т.к. её масса может достигать до 250 мкг.

Самые многочисленные виды коллембол чаще всего представлены мелкими формами (до 1 мм, сухая масса особи 3-5 мкг). Они обитают в толще лесной подстилки. Хорошо разработанный метод по их отлову – это метод эклекторной выгонки. Другие классические методы, такие как почвенные ловушки и эксгаустер, малоэффективны для их сбора. Суть эклекторной выгонки состоит в том, что субстрат (почва, листовая опад и т.д.) помещают на сито с мелкой ячейей. Сито вложено в воронку, к свободному концу которой прикреплен сосуд с фиксирующей жидкостью или водой, если нужно получить живых животных. Субстрат подсыхает, и микроартроподы постепенно передвигаются вглубь пробы и, в итоге, попадают в воронку и скатываются в сосуд (Потапов и др., 2011).

Масса проб субстрата для эффективной экстракции почвенных животных составляет в среднем 50 -200 г. При этом, получается выгнать небольшое число

особей разных видов коллембол. Обычно это единицы или десятки особей, очень редко несколько десятков.

Для анализа трофической структуры таксоцена коллембол необходимо получить данные изотопного анализа хотя бы для нескольких синтопных видов, относящихся к разным жизненным формам. Этот факт определяет необходимость выгонки большого количества проб субстратов. Альтернативный путь – это создание специальных эклекторных установок большого размера. Однако наиболее просто решение – это выгонка проб в несколько этапов. При этом при хранении проб, часть из которых будет использоваться через неделю или две недели, нельзя высушивать или использовать заморозку. Необходимо сохранить коллембол в живом активном состоянии, поддерживая в субстрате определённую влажность и температуру.

В условиях длительного хранения субстратов, происходящие там процессы, могут изменить как физиологическое состояние ногохвосток, так объекты их питания. Показаны изменения нормальной деятельности микоризных грибов после помещения их в лабораторные условия. Сапротрофные и микоризные грибы отличаются по своему изотопному составу (Mayor, 2009). В условиях непрозрачного пакета, в котором хранился субстрат, прекращается фотосинтетическая деятельность водорослей и цианобактерий, а также лишайников, а перечисленные организмы тоже имеют свой характерный изотопный состав (Maraun, 2011)

Нельзя исключать изменения валового изотопного состава растительных остатков. Это может быть связано с обменом азота между минеральной и органической фракциями или деструкцией (Tiunov, 2009; Shilenkova and Tiunov, 2013).

Коллемболы в условиях хранения субстрата продолжают питаться. При изменении изотопного состава пищи или смене пищевого ресурса должны произойти изменения и в изотопном составе тканей коллембол. В настоящее время неизвестно, в какой степени может измениться изотопный состав

коллембол и насколько допустимо длительное хранение почвенных образцов при использовании материала для изотопного анализа. Целью эксперимента было выяснить, в какой степени изменяется изотопный состав коллембол при длительном хранении почвенных образцов и могут ли эти изменения (при наличии) повлиять на оценку трофической структуры таксоцена.

Анализ субстратов из сосняка лишайникового: были проанализированы три массовых вида коллембол: *Neanura muscorum*, *Lepidocyrtus lignorum* и *Orchesella bifasciata*. Изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ происходили по разному. Больше всего в ходе эксперимента изотопный состав изменился у *Lepidocyrtus lignorum* ($\delta^{15}\text{N}$ достоверно возрос на 2.3‰ с 1 по 90 день). У *Neanura muscorum* изменение $\delta^{15}\text{N}$ происходило не так значительно (в пределах 1.3‰) как и у *Orchesella bifasciata* (в пределах 0.9‰) (рис. 4). У всех видов отмечена также тенденция снижения величины $\delta^{13}\text{C}$ примерно на 1.0‰, которая у *Lepidocyrtus lignorum* и *Neanura muscorum* достигала достоверности ($p = 0.015$ и $p = 0.020$, соответственно). За время хранения в изотопном составе хвои достоверных изменений не зафиксировано. Однако варьирование изотопного состава лишайника было существенно в отдельных пробах (стандартное отклонение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N} > 1.1\text{‰}$), при этом изменения эти не были связаны с временем хранения.

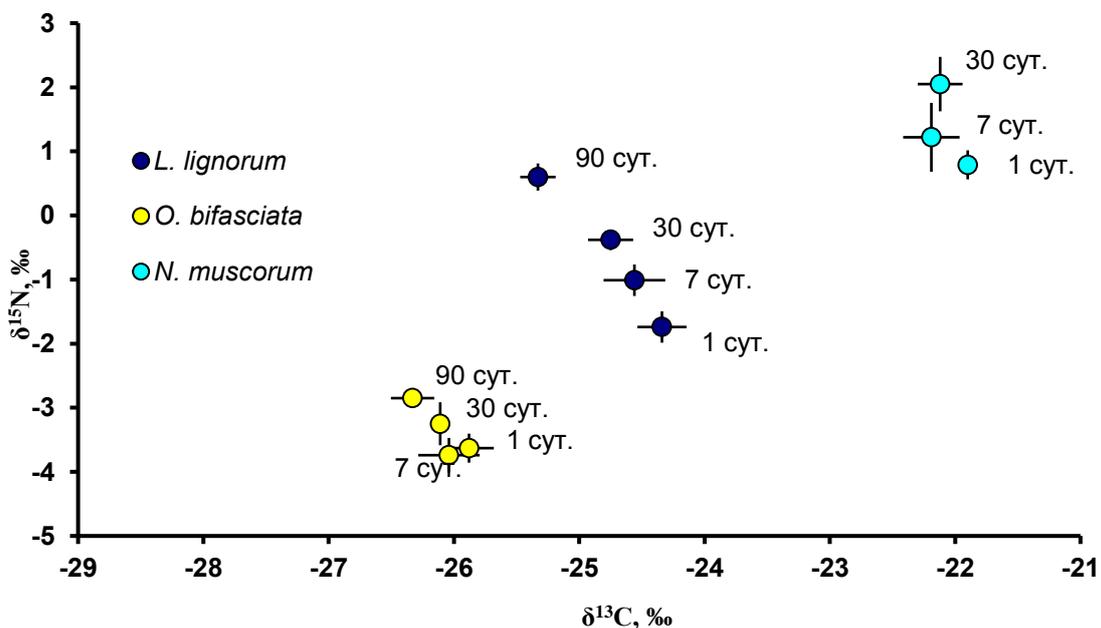


Рис. 4. Изменение изотопного состава трех видов коллембол (среднее \pm стандартное отклонение, $n = 2-6$) в зависимости от сроков хранения образцов подстилки из лишайникового сосняка. Цифрами обозначено время хранения образцов в сутках. *L. lignorum* – *Lepidocyrtus lignorum*, *O. bifasciata* – *Orchesella bifasciata*, *N. muscorum* – *Neanura muscorum*.

Несмотря на изменения изотопного состава конкретных видов, в целом они незначительно поменяли свою позицию относительно друг друга, и общая картина разделения так называемых изотопных ниш не нарушилась при хранении образцов субстрата в течение трех месяцев (рис. 4).

Аналогичным образом в сосняке черничнике оба проанализированных вида *Desoria hiemalis* и *Neanura muscorum* за 1 месяц хранения почвенных образцов показали очень небольшие и недостоверные изменения величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$.

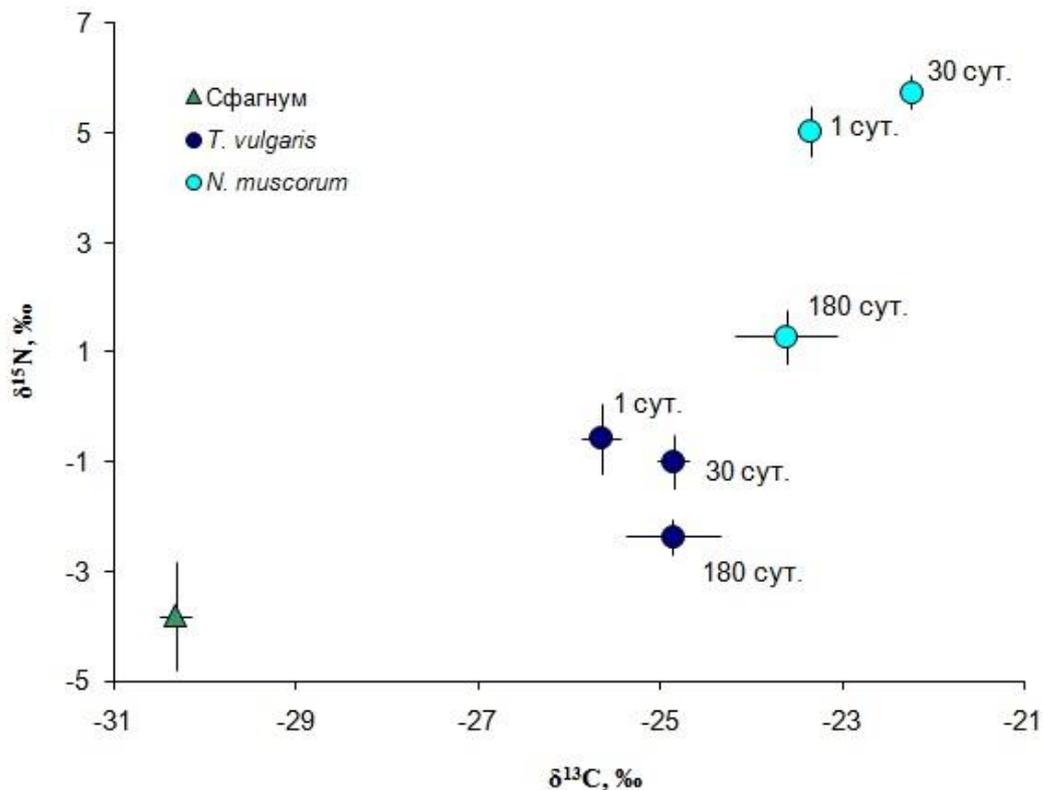


Рис 5. Изменение изотопного состава двух видов коллембол (среднее \pm стандартное отклонение, $n = 2-8$) в зависимости от сроков хранения почвенных образцов из сфагнового сосняка. Цифрами обозначено время хранения образцов в сутках. *T. vulgaris* – *Tomocerus vulgaris*, *N. muscorum* – *Neanura muscorum*.

Результаты по хранению проб из сфагнового сосняка показали, что изотопный состав видов *Tomocerus vulgaris* и *Neanura muscorum* после хранения субстрата 1 месяц изменился незначительно; после хранения субстрата сроком 6 месяцев значение $\delta^{15}\text{N}$ данных видов достоверно снизилось. Исходное значение изотопного состава *Neanura muscorum* составило $1.3 \pm 0.6\text{‰}$, после хранения образцов сфагнома с живыми коллемболами сроком 6 месяцев значение изотопного состава составило $5.0 \pm 0.1\text{‰}$ (рис. 5).

3.2 Влияние хранения почвенных образцов на нишевую структуру таксоцены коллембол

Полученные данные предполагают, что кратковременное, в течение одного месяца, хранение почвенных проб не приводит к значительным сдвигам значений изотопного состава ногохвосток. Однако более длительное время хранения субстратов может вызвать сдвиги значений $\delta^{15}\text{N}$ на несколько промилле, изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ не так существенны. Причин, по которым происходит изменение изотопного состава, может быть несколько. Во-первых, переключение ногохвосток на другие источники пищи. В условиях ограниченной освещённости в полиэтиленовых пакетах, для водорослей, находящихся в субстрате, осуществление процесса фотосинтеза становится затруднительным или невозможным. Наши данные показали, что почвенные водоросли вносят существенный вклад в рацион коллембол и изменение фотосинтетической активности водорослей в условиях затенения приводит к изменению значений $\delta^{15}\text{N}$ в тканях ногохвосток (Potapov et al., 2017). Почвенные водоросли обеднены $\delta^{15}\text{N}$, а крупный атмобионтный вид *Orchesella bifasciata* обычно имеет низкие значения тяжёлого изотопа азота (Кузнецова, 2014; Potapov et al., 2014), что может свидетельствовать о существенном вкладе почвенных водорослей в рацион данного вида. Таким образом, при снижении доли водорослей в рационе должно увеличиться значение $\delta^{15}\text{N}$ в тканях животного. Действительно, данный тренд, но

лишь близкий к достоверному, наблюдался у *Orchesella bifasciata* из лишайниковых сосняков (рост на 0,9‰).

В том же субстрате у подстилочного вида *Lepidocyrtus lignorum* наблюдались более значительные изменения. По результатам изотопного анализа ($\delta^{13}\text{C}$ примерно на 4‰, а $\delta^{15}\text{N}$ примерно на 2‰ выше, чем в растительном опаде), данный вид вероятно является подстилочным микробофагом и питается сапротрофными микроорганизмами (Potapov et al., 2013).

В изолированных порциях субстратов, длительно хранящихся при комнатной температуре, должны были происходить изменения в составе грибной и бактериальной микробиоты. Грибы считаются основной пищей большинства видов коллембол, хотя недавние исследования показали, что для подстилочных форм коллембол бактерии тоже могут быть важным пищевым ресурсом (Pollierer et al., 2012). По полученным результатам сложно установить точную причину, по которой произошло увеличение значения тяжёлого изотопа азота у *Orchesella bifasciata* и *Lepidocyrtus lignorum*. Вероятно это связано с тем, что с возрастом колоний сапротрофных микромицетов происходит увеличение содержания $\delta^{15}\text{N}$ в их биомассе по причине истощения ресурсов подвижного азота, доступного для грибов (Semenina et al., 2010).

При голодании значение $\delta^{15}\text{N}$ в телах ногохвосток может увеличиваться, при этом происходит уменьшение соотношения C/N (Semenina and Tiunov, 2010). Наши данные показали обратный результат: соотношение C/N со временем увеличивалось, в некоторых случаях достоверно. С первого по 90-й день массовое соотношение C/N увеличилось с 3.1 ± 0.1 до 3.9 ± 0.1 ($p = 0.071$) у *Lepidocyrtus lignorum*, с 3.6 ± 0.5 до 3.9 ± 0.4 ($p = 0.062$) у *Orchesella bifasciata*, и с 2.8 ± 0.1 до 3.4 ± 0.1 ($p = 0.015$) у *Neanura muscorum*. Причиной увеличения соотношения C/N может быть накопление запасов жира. Жиры имеют низкое содержание ^{13}C в своём составе и можно предположить, что их накопление могло повлиять на снижение $\delta^{13}\text{C}$ в телах трёх видов ногохвосток из субстрата лишайникового сосняка (рис. 4).

Хранение субстрата из сфагнового сосняка в течение 6 месяцев привело к значительным изменениям значений $\delta^{15}\text{N}$ у *Neanura muscorum*. К полученному результату необходимо относиться с большой осторожностью, т.к. повторность была небольшой ($n = 2-4$), однако можно сделать некоторые выводы. У большинства коллембол жевательный тип ротового аппарата (Dunger 1964). Представители семейства Neanuridae имеют особенности в строении ротового аппарата, который у большинства Neanuridae относится к колюще-сосущему типу (Cassagnau, 1968). Изотопный состав представителей данного семейства предполагает употребление отличного от других семейств пищевого ресурса. В некоторых работах было указано на склонность *Neanura muscorum* к хищничеству и/или некрофагии (Chahartaghi et al., 2005; Kudrin et al., 2015). Исследование питания *Neanura muscorum* в лабораторных условиях свидетельствует о потреблении ими миксомицет (Hoskins et al., 2015). По результатам нашего исследования изотопный состав $\delta^{15}\text{N}$ *Neanura muscorum* повысился на 0,72 ‰, а через 3 месяца хранения значение $\delta^{15}\text{N}$ резко понизилось на 4,45 ‰. Понижение значения $\delta^{15}\text{N}$ в тканях может происходить при формировании яиц (Yoshimura, 2013), однако данный вид в условиях эксперимента скорее всего не размножился, т.к. в пробах не было встречено ювенильных особей. Вероятно *Neanura muscorum*, в новых для него условиях, мог использовать другой пищевой ресурс, который был ниже по величине $\delta^{15}\text{N}$, чем тот, которым вид питался в естественной среде и в начале эксперимента. В итоге значение изотопной подписи *Neanura muscorum* в конце эксперимента стало приближаться к значениям изотопной подписи *Tomocerus vulgaris*, относящегося к группе подстилочных сапрофагов/микробофагов (рис. 5).

Таким образом результаты нашего опыта показали, что хранение субстратов с живыми коллемболами, по крайней мере один месяц, значительно не меняет изотопный состав ногохвосток. При более длительном времени хранения субстратов, положение видов друг относительно друга на "изотопном биплоте" (график с двумя осями, отражающий изотопный состав видов по $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) не

меняется, что позволяет использовать данный анализ при описании трофических ниш таксоцена коллембол. Однако более длительный срок хранения может привести к изменению изотопного состава пищевых объектов коллембол и соответственно вызвать значительные изменения в составе их тканей, что нежелательно при исследовании трофической специализации видов ногохвосток (Короткевич и др., 2016).

Глава 4. Трофические ниши близких видов

4.1 Разделение трофических ниш близкородственных видов

Разделение трофических ниш близких видов коллембол – один из наиболее ярких феноменов, открытых с помощью изотопного анализа (Shahartaghi et al., 2005; Ванявина, 2012). Однако данные пока отрывочны и требуют подтверждения, что разделение изотопных ниш имеет под собой трофические причины. Чтобы подтвердить это наблюдение, мы провели исследование в природе, взяв данные о совместнообитающих видах одного рода.

Трофическое положение видов коллембол связано с их жизненной формой и таксономической положением (Кузнецова и др. 2014). В лесах разного типа нами были проанализированы атмобионтные виды рода *Orchesella*: *O. bifasciata* и *O. flavescens*. По литературным данным о трофических предпочтениях и изотопному составу эти виды коллембол отнесены к трофической гильдии эпигейных микробофагов/фикофагов (Potapov et al., 2016).

В ельнике-черничнике и сосняке лишайниковом изотопный состав двух видов достоверно отличался (ANOSIM, $p < 0,05$). Можно предположить, что данные виды по разному используют ресурсную базу. Сходные данные были получены Ванявиной при анализе дицертомид. Важно отметить, что все три вида дицертомид отличались только по своему изотопному составу, при этом все экологические характеристики (пространственное распределение, фенология, динамика численности) были схожи (Ванявина, 2012).

Однако данные, полученные при анализе изотопных проб коллембол ельника, поражённого короедом-типографом, не показали достоверного отличия изотопных ниш проанализированных видов. При этом диапазон значений изотопного состава углерода увеличился (табл. 3), однако для значений $\delta^{15}\text{N}$ подобная тенденция не была выявлена.

Таблица 3. Диапазон $\delta^{13}\text{C}$ у совместнообитающих видов рода *Orchesella*

местообитание	вид	диапазон $\delta^{13}\text{C}$
Ельник-черничник	<i>Orchesella bifasciata</i>	0.5
Сосняк лишайниковый		0.9
Ельник поражённый короедом		1.1
Ельник-черничник	<i>Orchesella flavescens</i>	0.03
Сосняк лишайниковый		0.1
Ельник, поражённый короедом		0.7

В ельнике, который подвергся атаке короеда, практически вся хвоя и частично кора елей опала, изменился световой режим данной территории, и изменилась ресурсная база почвенных животных. Можно предположить, что оба вида расширили диапазон ресурсов и перестали делить ниши. Такая же тенденция прослеживалась в таксоценозах коллембол антропогенных местообитаний в наших исследованиях (пастбища и газоны).

В лесных местообитаниях виды рода *Folsomia* достоверно различались как по величине $\delta^{15}\text{N}$, так и по величине $\delta^{13}\text{C}$. Можно предположить, что они используют или разные ресурсы, или разные части одного и того же ресурса. Виды рода *Entomobrya* и *Lepidocyrtus* достоверно различались только по $\delta^{15}\text{N}$, что говорит о разном качестве осваиваемых ими ресурсов.

Различие $\delta^{15}\text{N}$ *Lepidocyrtus cyaneus* и *Lepidocyrtus lignorum* (n=6 и 8 соответственно) на пастбище можно объяснить малой вариабельностью ресурса, поэтому и нет отличий по содержанию тяжёлого изотопа углерода, но использование этими видами одного ресурса, но разных стадий его микробного разложения, позволяет разделять ниши близким видам при отсутствии нишевой дифференциации в этом таксоцене в целом.

В лесных местообитаниях виды рода *Folsomia* достоверно различались как по величине $\delta^{15}\text{N}$, так и по величине $\delta^{13}\text{C}$. Аналогичные результаты были получены

для видов рода *Orchesella*. Однако для видов рода *Entomobrya* в лесных местообитаниях достоверной разница оказалась только по содержанию $\delta^{15}\text{N}$, так же как и для видов рода *Lepidocyrtus* на пастбище. В целом трофические ниши изученных синтопных атмобионтных и гемиэдафических видов коллембол различаются (ANOSIM, $p < 0,05$).

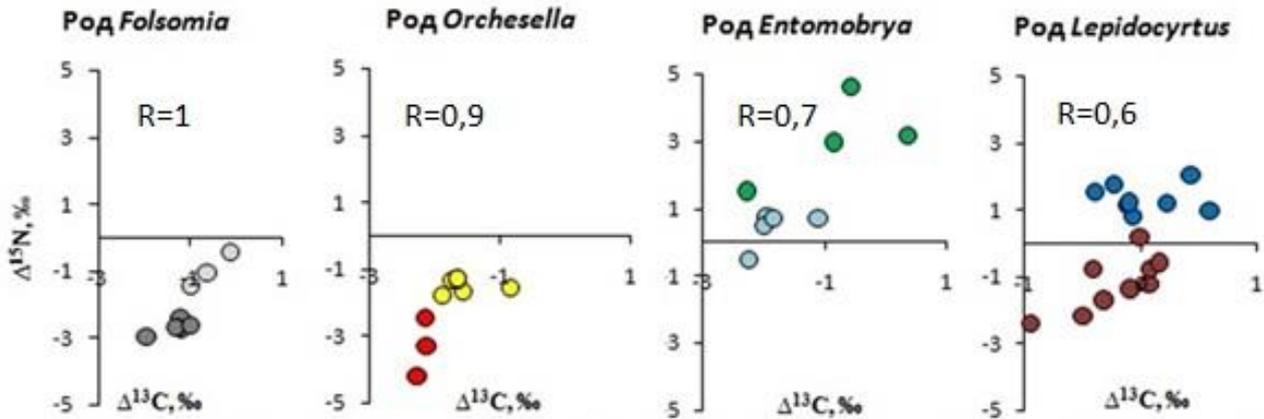


Рис. 2 Значения величин $\Delta^{15}\text{N}$ и $\Delta^{13}\text{C}$ в телах коллембол, нормированные на средние значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в сообществе. ○- *Folsomia ozeana*; ●- *Folsomia octoculata*; ●- *Orchesella bifasciata*; ●- *Orchesella flavescens*; ●- *Entomobrya nivalis*; ●- *Entomobrya corticalis*; ●- *Lepidocyrtus cyaneus*; ●- *Lepidocyrtus lignorum* ;

4.2 Лабораторный эксперимент по питанию двух видов рода *Orchesella*

Изучение разделения трофических ниш близкородственных видов продолжили в условиях лабораторного эксперимента. Выясняли, сохранится ли разделение трофических ниш при культивировании видов одного рода на одинаковом ресурсе. Разделение трофических ниш у близкородственных видов может быть связано не с потреблением разных ресурсов, но с особенностями усвоения одного ресурса, т.е. физиологическими причинами. Однако в лабораторных условиях два вида рода *Orchesella* (*O. bifasciata* и *O. flavescens*), которые в природе имеют различающиеся изотопные ниши ($R=0,9$; ANOSIM, $p < 0,05$) (см. рис. 3), имели сходный изотопный состав по углероду, который зависел только от изотопного состава корма. Трофические ниши двух видов при культивировании на одинаковых пищевых ресурсах были сходными на дрожжах ($R= -0,3$), на гречневой крупе ($R=0,3$), на водорослях ($R= -0,2$),

(ANOSIM, $p \geq 0,05$). Таким образом, причина разделения трофических ниш близкородственных видов, по-видимому, связана с использованием ими разных пищевых ресурсов.

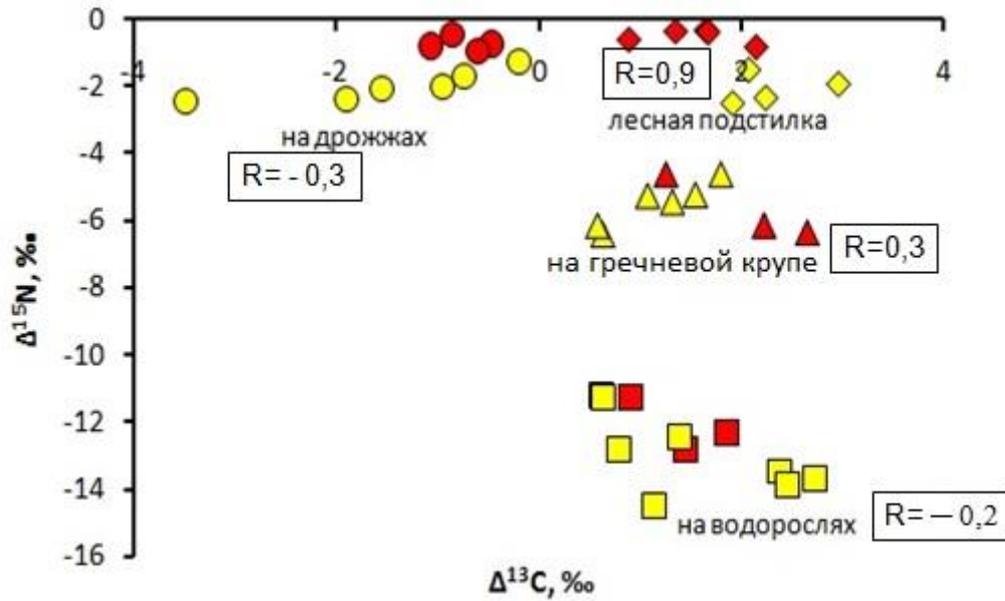


Рис. 7. Значения изотопного состава коллембол рода *Orchesella*, нормированные на пищевой субстрат. Жёлтый цвет – *Orchesella bifasciata*; красный цвет – *Orchesella flavescens*. Форма фигуры соответствует определённому субстрату. На дрожжах, на водорослях, на гречневой крупе – лабораторные данные; лесная подстилка – данные из природного местообитания.

Глава 5. Структура трофических ниш таксоценов коллембол природных и слабонарушенных местообитаний

5.1 Таксоцены ельников

В умеренном поясе коллемболы наиболее многочисленны и разнообразны в хвойных лесах (обзор Petersen, Luxton, 1982), а на территории Восточной Европы – в ельниках (Чернов и др., 2010). Число совместно обитающих в лесной подстилке видов достигает здесь полусотни, общая численность – нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 кв. м. Устойчиво обильны, в первую очередь, лесные виды, что позволяет отнести такие таксоцены к стабильному специализированному типу (Кузнецова, 2003).

Состав и население таксоцена коллембол ельника-кисличника биостанции "Малинки" ИПЭЭ РАН исследовались нашей группой с 1991 года и по настоящее время (Kuznetsova, 2006; Кузнецова, 2007). Многолетняя динамика таксоцена коллембол в ельнике-кисличнике показывает регулярно воспроизводимые сезонные циклы видовой структуры. Доминировали два вида (рис. 8А). Численность доминантов ежегодно нарастала в конце весны и снижалась после снеготаяния. Стабильность проявляется в ежегодном повторении пиков и спадов численности доминантов в определённое время года. Изменения плотности популяций доминантов происходят практически синхронно (рис. 8Б). Весной, когда обилие доминантов ненадолго снижается после затопления лесной подстилки талыми водами, заметную роль начинают играть виды-субдоминанты. Их весенние пики обилия образуют свою регулярную циклику (рис. 8 В). Периодичность сохраняется и в засушливые, и в сырые годы (Кузнецова и др., 2014). Можно предположить, что подобная стабильность структуры таксоцена будет соотносится с выраженной трофической структурой.

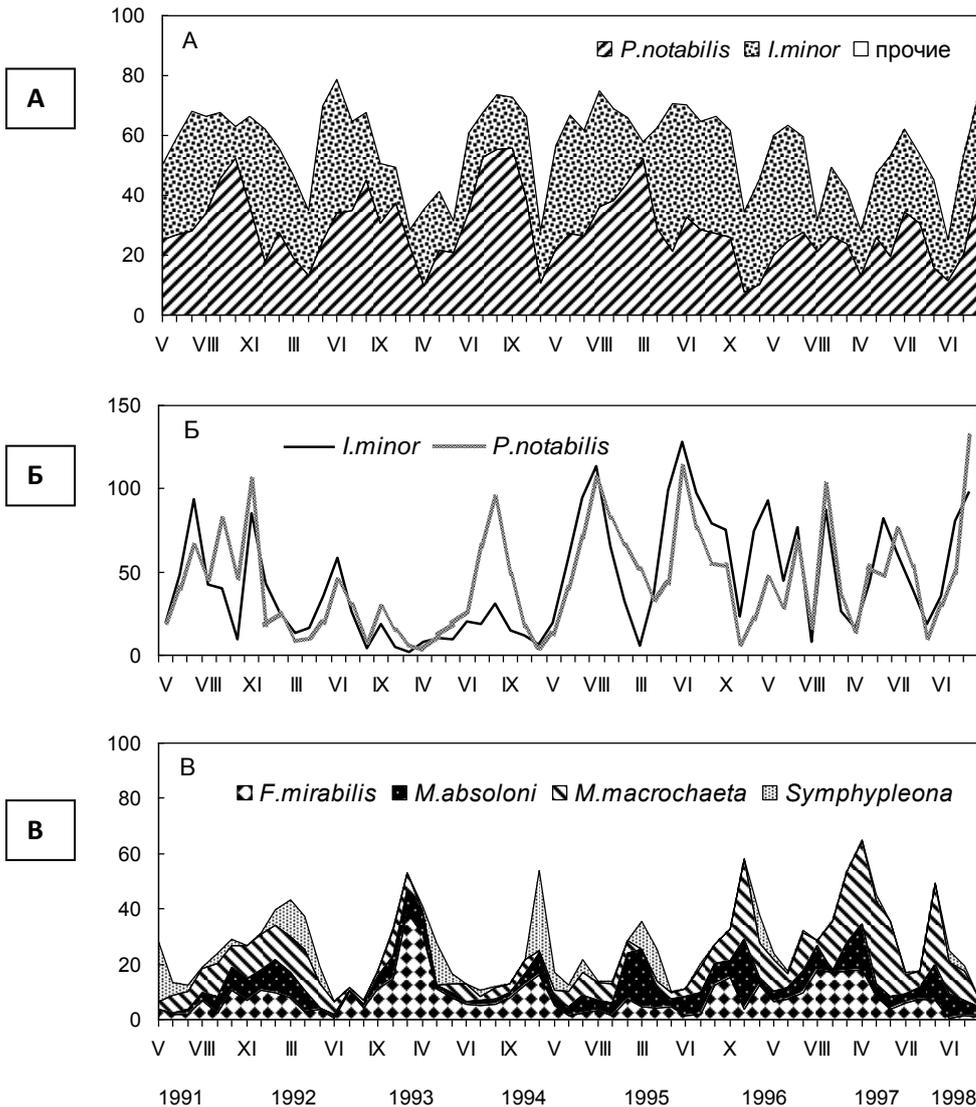


Рис. 8. Динамика обилия коллембол в ельнике-кисличнике (1991-1998 гг.): А – относительная численность доминирующих видов; Б – плотность популяций доминирующих видов; В – относительная численность субдоминирующих видов. На рис. А и В по оси Y отложены %, на рис. Б – количество экз./пробу размером 8 см² (Кузнецова и др., 2014).

Мы предположили, что именно в еловых лесах формируются наиболее развитые конкурентно организованные таксоцены коллембол, основанные на разделении видами ресурсов. Если это предположение верно, изотопные ниши видов будут лишь в малой степени пересекаться.

Для проверки этого предположения на пяти разных участках ельника-кисличника, ельника зеленчукового и ельника-черничника были собраны коллемболы после экстракции образцов лесной подстилки на воронках

Тулльгрена. В исследовании использовались виды, которые оказались достаточно массовыми для изотопного анализа.

В изученных нами ельниках преобладали *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Lepidocyrtus lignorum* и ряд других видов. Заметный вклад в биомассу коллембол вносили крупные виды родов *Pogonognathellus* и *Orchesella*.

Изотопный состав был определён у 19 видов ногохвосток, вносящих наибольший вклад в численность и биомассу коллембол, обитающих в ельниках. Для таксоцена в целом диапазон величин $\delta^{15}\text{N}$ был от 6‰ (кисличник) до 9‰ (зеленчуковый), что позволяет предположить наличие двух и трех трофических уровней, соответственно.

Изотопные ниши были выяснены для представителей всех четырёх трофических гильдий, свойственных лесным экосистемам: (1) эпигейные микробофаги/фикофаги – *Entomobrya corticalis*, *Entomobrya nivalis*, *Orchesella bifasciata*, *Orchesella flavescens*, *Pogonognathellus longicornis*, *Pogonognathellus flavescens*; (2) подстилочные микробофаги – *Lepidocyrtus lignorum*, *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Desora hiemalis*; (3) почвенные микробофаги – *Pseudosinella alba*, *Protaphorura armata*, *Oligaphorura absoloni*; (4) подстилочные хищники/некрофаги – *Neanura muscorum* (рис. 4). Однако есть данные о питании *Neanura muscorum* миксомицетами, по крайней мере, в лабораторных условиях (Hoskins et al., 2015).

Таблица 4 Таксоцены коллембол ельников. Семейства и отряды объединены в функциональные группы на основе принадлежности к определённой жизненной форме (слой обитания) и разницы в значениях $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (Potapov et al., 2016)

Жизненные формы: Атм – атмобионты; ВПод – верхнеподстилочные; НПод – нижнеподстилочные; ПодПоч – подстилочнопочвенные; ВПоч – почвенные; ГлПоч – глубокопочвенные

Вид	Отряд / семейство	Ж.ф.	$\Delta^{13}\text{C}$, ‰	$\Delta^{15}\text{N}$, ‰
ЕЛЬНИК КИСЛИЧНЫЙ				
<i>Entomobrya corticalis</i>	Entomobryomorpha	Атм	1,7	0,9
<i>Orchesella bifasciata</i>	-Entomobryidae		0,8	-1,9
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>		ВПод	3,2	3,5
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-Tomoceridae	НПод	2,4	-0,7
<i>Parisotoma notabilis</i>	-Isotomidae	НПод	3,8	2,6
ЕЛЬНИК ЗЕЛЕНЧУКОВЫЙ				
<i>Orchesella bifasciata</i>	Entomobryomorpha	Атм	1,5	-1,3
<i>Orchesella flavescens</i>	-Entomobryidae	Атм	1,4	-1,3
<i>Entomobrya nivalis</i>		Атм	1,9	1,6
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>		ВПод	2,1	3,1
<i>Pseudosinella alba</i>		ПодПо	4,3	5,3
<i>Pogonognathellus longicornis</i>	-Tomoceridae	НПод	2,4	-0,9
<i>Desoria hiemalis</i>	-Isotomidae	ВПод	3,4	0,2
<i>Parisotoma notabilis</i>		НПод	3,3	1,4
<i>Isotomiella minor</i>		ВПоч	3,2	2,3
<i>Protaphorura armata</i>	Poduromorpha -Onychiuridae	ВПоч	3,7	3,4
<i>Neanura muscorum</i>	-Neanuridae	НПод	4,9	5,8
ЕЛЬНИК ЧЕРНИЧНЫЙ				
<i>Entomobrya corticalis</i>	Entomobryomorpha	Атм	2,5	3,7
<i>Orchesella bifasciata</i>	-Entomobryidae	Атм	2,0	0,3
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>		ВПод	2,8	3,5
<i>Pogonognathellus longicornis</i>	-Tomoceridae	НПод	3,0	0,6
<i>Isotomiella minor</i>	-Isotomidae	ВПоч	4,6	3,6
<i>Parisotoma notabilis</i>		НПод	4,2	2,7
<i>Oligaphorura absoloni</i>	Poduromorpha -Onychiuridae	ГлПоч	5,0	5,9
<i>Neanura muscorum</i>	-Neanuridae	НПод	7,2	6,3

Важно отметить, что для каждого конкретного вида диапазон величин $\delta^{15}\text{N}$ не превышал 3‰, т.е. не выходил за пределы ресурсов одного трофического

уровня (рис. 9). В ельнике-кисличнике данные по подстилочному виду *Neanura muscorum*, получены не в репрезентативной повторности и были исключены из анализа, но отмечены на рисунке 9, для сравнения положения вида в других таксоценах. Положение этого вида относительно других на изотопном биплоте схоже с его положением в таксоценах двух других ельников (рис. 9).

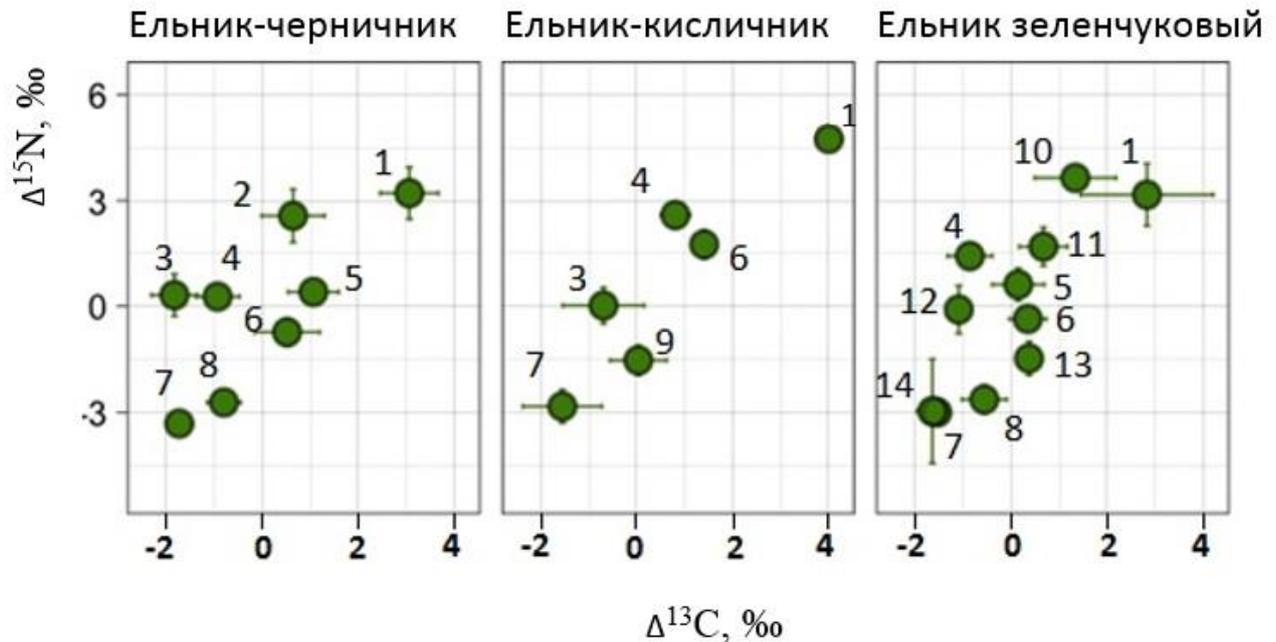


Рис. 9. Изотопный состав коллембол ельников, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Каждая точка – это один вид, в качестве меры вариации показаны стандартные отклонения. Виды: 1 - *Neanuramuscorum*, 2 - *Oligaphorura absoloni*, 3 - *Entomobrya corticalis*, 4 - *Lepidocyrtus lignorum*, 5 - *Isotomiella minor*, 6 - *Parisotoma notabilis*, 7 - *Orchesella bifasciata*, 8 - *Pogonognathellus longicornis*, 9 - *Pogonognathellus flavescens*, 10 - *Pseudosinella alba*, 11 - *Protaphorura armata*, 12 - *Entomobrya nivalis*, 13 - *Desoria hiemalis*, 14 - *Orchesella flavescens*.

Виды, занимающие разные "изотопные" трофические уровни, вероятно, используют разные пищевые ресурсы. Самые нижний уровень занимают коллемболы, использующие в качестве источника пищи микроводоросли, мхи или лишайники, получающие азот из атмосферных осадков. Следующий уровень занимают коллемболы, использующие в качестве пищевого ресурса сапротрофные миксомицеты, детрит. Самый верхний уровень занимают

коллемболы, предположительно питающиеся миксомицетами (Hoskins et al., 2015). При этом диапазон значений тяжёлого изотопа азота каждого вида не выходил за пределы 3‰, что указывает на то, что каждый изученный вид занимает один трофический уровень (табл. 5).

Таблица 5. Параметры трофических ниш коллембол ельников, на основе анализа стабильных изотопов ^{15}N и ^{13}C ; $N_{\text{ТУ}}$ – число трофических уровней; Е-Ч – ельник черничный; Е-К – ельник кисличный; Е-З – ельник зеленчуковый

Место обитание	Диапазон $\delta^{15}\text{N}$, кол-во $N_{\text{ТУ}}$	Диапазон $\delta^{13}\text{C}$	R, ANOSIM	Средний диапазон $\delta^{15}\text{N}$ для видов $\pm\text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	Средний диапазон $\delta^{13}\text{C}$ для видов $\pm \text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$
Е-Ч	7,7 (3)	6,5	0,8	$1 \pm 0,5$	$0,3 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,3$	$0,5 \pm 0,2$
Е-К	6,5 (2)	4,2	0,9	$1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,05$	$1,3 \pm 0,7$	$0,4 \pm 0,3$
Е-З	8,7 (3)	6,5	0,8	$1 \pm 0,8$	$0,4 \pm 0,6$	$1,2 \pm 0,8$	$0,4 \pm 0,6$

По литературным данным диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ почвенных животных лесных местообитаний в среднем составляет 5,4‰ (Korobushkin et al., 2014). В нашем исследовании диапазон значений изотопного состава углерода всего таксоцена был в каждом из трех изученных лесов широким: 6,5 и 6,6‰. Наименьшее содержание $\delta^{13}\text{C}$ во всех трёх местообитаниях обнаружено у представителей рода *Orchesella* и *Entomobrya*; наибольшее у *Neanura muscorum*. Виды, относящиеся к одному трофическому уровню, в большинстве случаев, имели различия по $\delta^{13}\text{C}$. Это означает, что виды осваивали разные ресурсы в пределах одного трофического уровня.

Содержание тяжелых изотопов в телах разных видов, в целом, хорошо различается: в большей степени по азоту, в меньшей – по углероду. Значения изотопного состава по одному виду ногохвосток образуют на графике

компактную группу, внутривидовая дисперсия величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ меньше, чем межвидовая (рис. 9). Значение параметра R (ANOSIM) составляло 0,8-0,9, что отражает четкое разделение изотопных ниш в таксоценов коллембол всех изученных лесов.

Таким образом, предположение о наличии четко выраженной структуры трофических ниш в таксоценов коллембол ельников подтвердилось. Можно предположить, что стабильность видовой структуры и четкое разделение ниш – это взаимообусловленные характеристики таксоценов.

5.2 Таксоцены лугов

Луговые местообитания в лесной зоне поддерживаются хозяйственной деятельностью человека, в основном кошением. В таких местообитаниях видовое разнообразие ногохвосток почти также велико, как и в лесах, но общая численность ниже (Кузнецова, 2007). Лесные виды коллембол на лугах обычно немногочисленны, появляются формы, приуроченные к открытым пространствам, а преобладают в основном эврибионтные виды. Можно предположить, что кошение лугов как регулярное, хотя и слабое, нарушение экосистемы отражается на таксоценов коллембол, и трофические ниши видов в этом случае должны перекрываться сильнее, чем в лесу.

Население коллембол суходольного разнотравно-злакового луга на территории биостанции "Малинки", выбранного для исследования, изучается нашей группой много лет, с 1991 г. Также для исследования был выбран разнотравно-злаковый луг в посёлке Шаховская.

Многолетние учеты показали, что в таксоценов коллембол луга, как и в ельнике, есть постоянные доминирующие виды: их три (рис. 10 А). Однако ничего похожего на синхронные волны численности в ельнике-кисличнике (рис. 10 А) на лугу не наблюдается. Особенно заметно отличается ход плотности популяции *Protaphorura armata* (рис. 10 Б) (Кузнецова и др., 2014). Будет ли дифференцировка ниш выражена в луговых экосистемах так же, как в лесных?

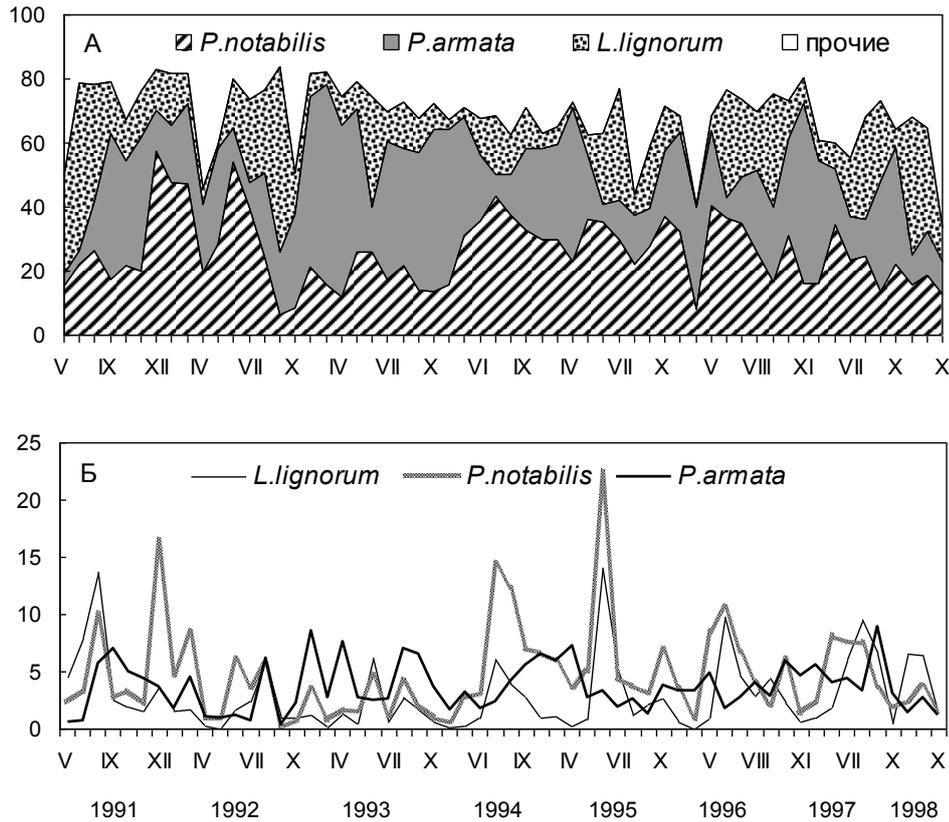


Рис. 10. Динамика коллембол на лугу (1991-1998 гг.): А - относительная численность доминирующих видов; Б - плотность популяций доминирующих видов. На рис. А по оси Y отложены %, на рис. Б - количество экз./пробу размером 8 см² (Кузнецова и др., 2014).

На каждом лугу было выбрано 5 участков, на которых были отобраны почвенные пробы и образцы подстилки. В почве изученных нами лугов преобладали эврибионтные виды коллембол: *Lepidocyrtus lignorum*, *Parisotoma notabilis*, *Protaphorura armata*, *Folsomia quadrioculata*. Всего изотопный состав был определён у 13 массовых видов. Результаты анализа показали, что диапазон значений изотопного состава коллембол (6 и 7‰) охватывает два трофических уровня. Как и в лесных местообитаниях, на лугах были исследованы представители всех четырёх трофических гильдий ногохвосток: эпигейные микробофаги/фикофаги – *Pogonognathellus flavescens*, *Dicyrtoma flavasignata*, *Isotoma viridis*; подстилочные микробофаги – *Lepidocyrtus lignorum*, *Parisotoma*

notabilis, *Folsomia quadrioculata*; почвенный микробофаг *Protaphorura armata* и подстилочный вид *Neanura muscorum* (табл. 6).

Таблица 6. Таксоцены коллембол лугов. Семейства и отряды объединены в функциональные группы на основе принадлежности к определённой жизненной форме (слой обитания) и разницы в значениях $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$ (Potapov et al., 2016)

Вид	Отряд / семейство	Ж.ф.	$\Delta^{13}\text{C}$, ‰	$\Delta^{15}\text{N}$, ‰
Луг Малинки				
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	Entomobryomorpha Tomoceridae	НПод	2,4	1,2
<i>Neanura muscorum</i>	Poduromorpha Neanuridae	НПод	4,3	4,8
<i>Folsomia quadrioculata</i>	Entomobryomorpha Isotomidae	ПодПоч	3,8	3,1
<i>Parisotoma notabilis</i>		НПод	3,1	2,9
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	Entomobryidae	ВПод	2,6	3,7
<i>Protaphorura armata</i>	Poduromorpha Onychiuridae	ВПоч	3,6	5,6
Луг Шаховская				
<i>Dicyrtoma flavasignata</i>	Symphyleona Dicyrtomidae	Атм	2,9	-0,5
<i>Isotoma viridis</i>	Entomobryomorpha Isotomidae	ВПод	2,2	2,1
<i>Neanura muscorum</i>	Poduromorpha Neanuridae	НПод	6,2	5,3
<i>Parisotoma notabilis</i>	Entomobryomorpha Isotomidae	НПод	3,6	3,3
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	Entomobryidae	ВПод	2,6	2,4
<i>Protaphorura armata</i>	Poduromorpha Onychiuridae	ВПоч	4,6	4,6

Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ в телах коллембол лугов был меньше, чем в ельниках (2,5‰ и 5,6‰), что может отражать более узкий спектр ресурсов, доступных для коллембол на лугу.

Значения изотопного состава ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) коллембол на каждом лугу образуют три компактные группировки, которые могут характеризовать особенности их питания (рис. 11).

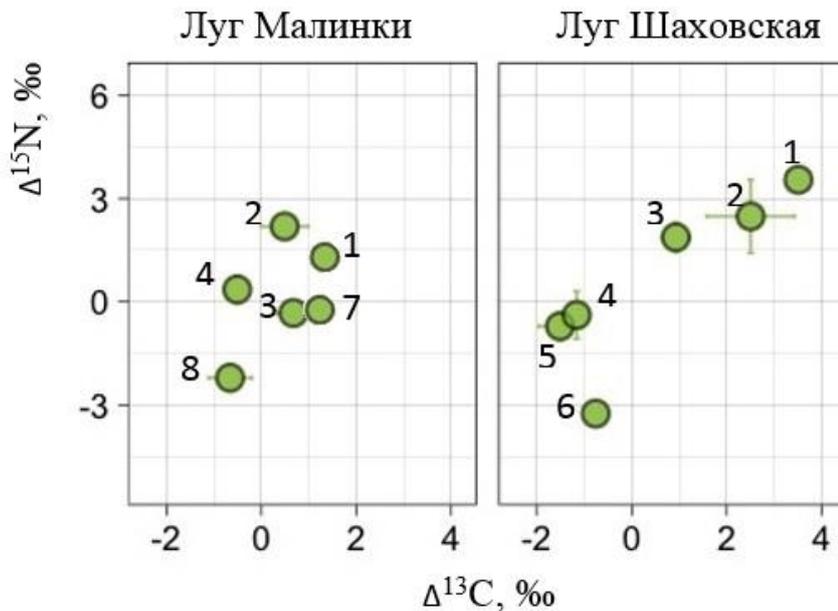


Рис. 11. Изотопный состав коллембол лугов, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4. Виды: 1 - *Neanura muscorum*, 2 - *Protaphorura armata*, 3 - *Parisotoma notabilis*, 4 - *Lepidocyrtus lignorum*, 5 - *Isotoma viridis*, 6 - *Dicyrtoma flavasignata*, 7 - *Folsomia quadrioculata*, 8 - *Pogonognathellus flavescens*.

Поскольку нижний уровень на каждом лугу был представлен всего одним видом (луг Малинки – *Pogonognathellus flavescens* и луг Шаховская – *Dicyrtoma flavasignata*) трудно обсуждать наличие трофической специализации в пределах данного уровня. Средний уровень на лугах занимали *Lepidocyrtus lignorum* и *Parisotoma notabilis* и *Folsomia quadrioculata* на лугу Малинки, *Isotoma viridis* на лугу Шаховская. В данном случае внутри одного трофического уровня у видов наблюдаются достоверные отличия в содержании тяжёлого изотопа углерода, т.е. можно предположить, что они питаются либо разным ресурсами, либо разными

Луг Малинки	4,9 (2)	2,5	1,0	0,6 ± 0,3	0,1 ± 0,05	0,8 ± 0,3	0,1 ± 0,1
Луг Шаховская	7 (2-3)	0,5	0,9	1,2 ± 0,5	0,4 ± 0,4	0,9 ± 0,5	0,3 ± 0,3

В целом, одни и те же виды на разных лугах имели сходную дисперсию и диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$. Единственным исключением был вид *Neanura muscorum* луга Шаховская. Дисперсия значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ *Neanura muscorum* приближалась или незначительно превосходила 1 ‰, и диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ оказался примерно вдвое больше, чем у остальных видов.

Таким образом, результаты показали низкую внутривидовую изменчивость тяжёлых изотопов азота и углерода в телах коллембол лугов. Результаты показали достоверное отличие изотопного состава большинства коллембол обоих лугов (ANOSIM, $p < 0,05$). Перекрывание изотопных ниш на лугу Шаховская отмечено только у *Lepidocyrtus lignorum* и *Isotoma viridis* (рис. 4).

Высокое значение индекса $R = 0,9$ (ANOSIM), как и в лесах, предполагает наличие чётко выраженной трофической структуры в таксоценах коллембол луговых местообитаний. Таким образом, предположение о большей степени перекрывания трофических ниш в таксоценах коллембол лугов, по сравнению с лесами, не подтвердилось.

Глава 6. Структура трофических ниш таксоценов коллембол антропогенных местообитаний

6.1 Таксоцены пастбищ

На пастбищах обитает небольшое число видов коллембол, но их плотность может достигать очень высоких значений (Стебаева, 1970). Таксоцены весьма специфичны, преобладают компостно-навозные и рудеральные виды, встречаются эврибионтные и луговые формы. Именно в этих экосистемах нередки инвазионные виды коллембол. Для видовой структуры характерно явление сверхдоминирования (Кузнецова 2009). Можно ожидать, что в таких местообитаниях трофические ниши массовых видов будут заметно перекрываться, поскольку большинство коллембол использует один и тот же специфичный ресурс – коровий навоз.

Для проверки этого предположения мы собрали материал с двух разных пастбищ для дальнейшего изотопного анализа. На исследованных нами пастбищах преобладали: рудеральный вид *Isotoma anglicana* (пастбище 1) и инвазионный компостный вид *Parisotoma trichaetosa*, составлявший 90% от общей численности (пастбище 2). Изотопный состав был получен для 10 видов ногохвосток. Таксоцен осваивал два трофических уровня, как и на лугах, поскольку диапазон значений изотопного состава по азоту на двух пастбищах составлял 6 и 7‰. Существенное различие в том что эти уровни не были связаны, как на лугах, с дифференцировкой трофических ниш разных видов.

Однако, в целом, внутривидовая дисперсия была выше, чем в предыдущих местообитаниях (табл. 8).

Таблица 8. Параметры трофических ниш коллембол пастбищ, на основе анализа стабильных изотопов ^{15}N и ^{13}C ; $N_{\text{ТУ}}$ – число трофических уровней

Местообитание	Диапазон $\delta^{15}\text{N}$, кол-во $N_{\text{ТУ}}$	Диапазон $\delta^{13}\text{C}$	R, ANOSIM	Средний диапазон $\delta^{15}\text{N}$ для видов $\pm\text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{15}\text{N}$ $\pm\text{SD}$	Средний диапазон $\delta^{13}\text{C}$ для видов $\pm\text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{13}\text{C}$ $\pm\text{SD}$
Пастбище 1	5,7 (2)	2,5	0,3	$2,5 \pm 1,1$	$0,9 \pm 0,7$	$1,1 \pm 0,3$	$0,2 \pm 0,2$
Пастбище 2	6,6 (2)	3,6	0,3	$2,6 \pm 1,3$	$1,9 \pm 1,6$	$0,9 \pm 1,1$	$0,5 \pm 1,0$

Максимальные значения дисперсии $\delta^{15}\text{N}$ на пастбище 1 соответствовали *Isotoma anglicana* (2 ‰), а на пастбище 2 – *Isotoma sp.* и *Isotomurus sp.* (4 ‰). По содержанию тяжёлых изотопов углерода и азота виды достоверно не отличались друг о друга, за исключением *Protaphorura armata* и *Sminthurinus sp.* – различие по $\delta^{15}\text{N}$ (ANOSIM, $p < 0,05$) (рис.12).

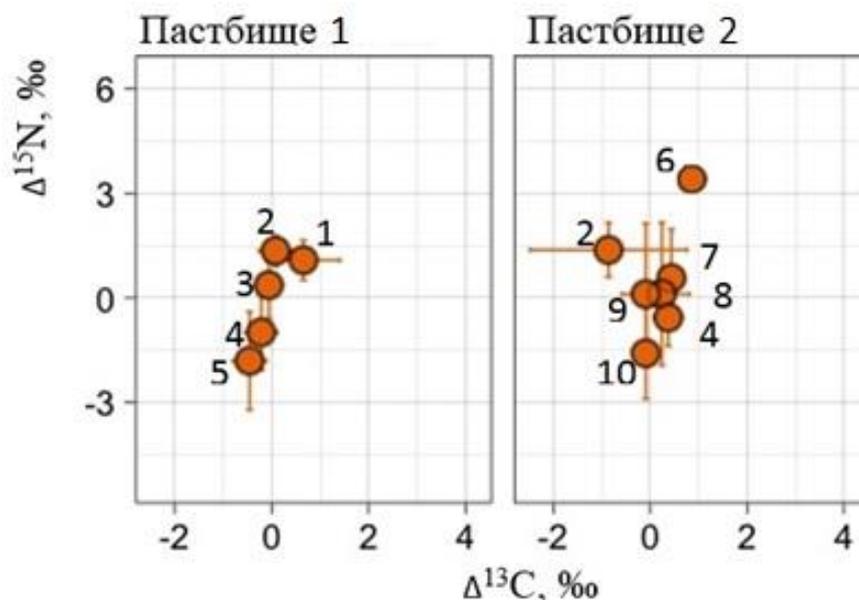


Рис.12. Изотопный состав коллембол пастбищ, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4. Виды: 1 - *Pseudosinella alba*, 2 - *Lepidocyrtus cyaneus*, 3 - *Parisetoma notabilis*, 4 - *Lepidocyrtus lignorum*, 5 - *Isotoma anglicana*, 6 - *Protaphorura armata*, 7 - *Desoria trichaetosa*, 8 - *Isotoma sp.*, 9 - *Isotomurus sp.*, 10 - *Sminthurinus sp.*

Общий диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ таксоцена коллембол на пастбищах составил 2,4 и 3,6 ‰. По содержанию тяжёлых изотопов углерода и азота большинство видов достоверно не отличались друг от друга (ANOSIM, $p \geq 0,05$). Таким образом, нишевая структура таксоценов коллембол на пастбищах была выражена слабо ($R=0,37$ и $0,32$, ANOSIM), что подтвердило нашу гипотезу.

6.2 Таксоцены газонов

Общая численность коллембол на городских газонах обычно невелика (несколько тысяч экземпляров на 1 квадратный метр), но в локальных скоплениях органических остатков может быть высокой (Кузнецова, 2009). На газонах обитает большое число видов, хотя одновременно на конкретном участке их обычно около десятка или немногим более. Встречаются виды всех экологических групп, но более обычны эврибионтные, луговые, рудеральные и компостно-навозные виды. Нередки инвазионные виды ногохвосток и виды из более южных природных зон (Крестьянинова, Кузнецова, 1996).

По данным длительных исследований (20 сроков учета, 3 года) населения коллембол на бульваре Кремлевской набережной в Москве (Крестьянинова, Кузнецова, 1996) вариабельность видовой структуры таксоцена, проявлялась в мало прогнозируемых подъемах численности разных видов (рис. 13). Почти половина видов (14 из 29) в какие-то сроки достигали в группировке порога доминирования, что совершенно не свойственно населению развитых экосистем (особенно лесных), где круг преобладающих видов сильно ограничен и постоянен (Кузнецова и др., 2014). Такая неопределенность видовой структуры таксоцена, «чехарда» доминирующих видов, низкая степень прогнозируемости, даже набора преобладающих форм, позволяет предположить, слабую выраженность трофической структуры населения коллембол газонов.

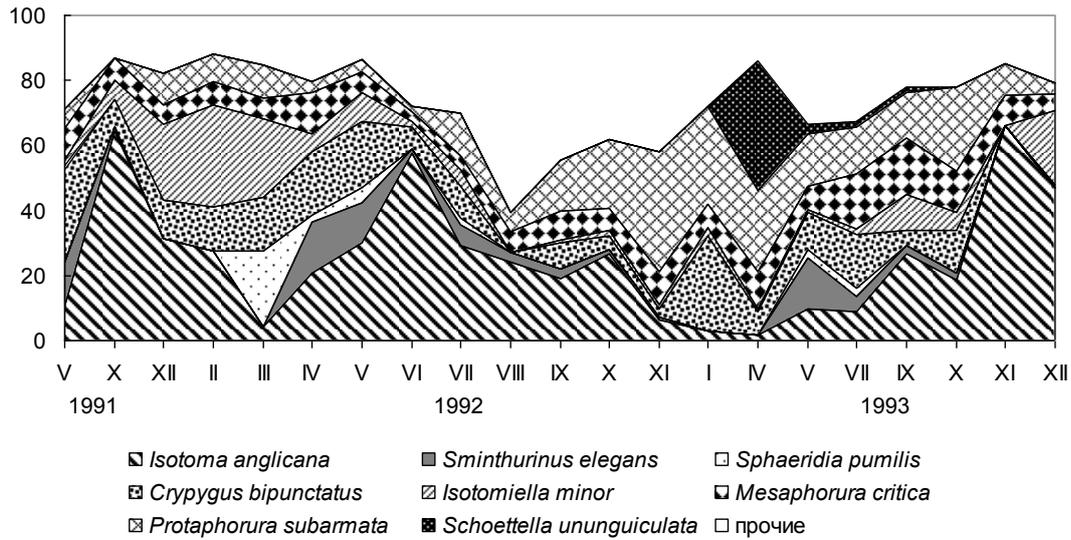


Рис. 13. Динамика относительного обилия коллембол на городском бульваре (1991-1993 гг.). По оси Y отложены % (Кузнецова и др., 2014).

Поскольку перечисленные черты видовой структуры населения коллембол характерны для городских бульваров и газонов в целом (Кузнецова, 2005), образцы для изучения изотопного состава были взяты на других бульварах, расположенных на ул. Кибальчича и ул. Вавилова г. Москва.

На изученных нами газонах массовыми были *Isotoma anglicana*, *Sphaeridia pumilis*, *Ceratophysella denticulata* и *Protaphorura sp.*. Всего изотопный состав был определён у 11 видов.

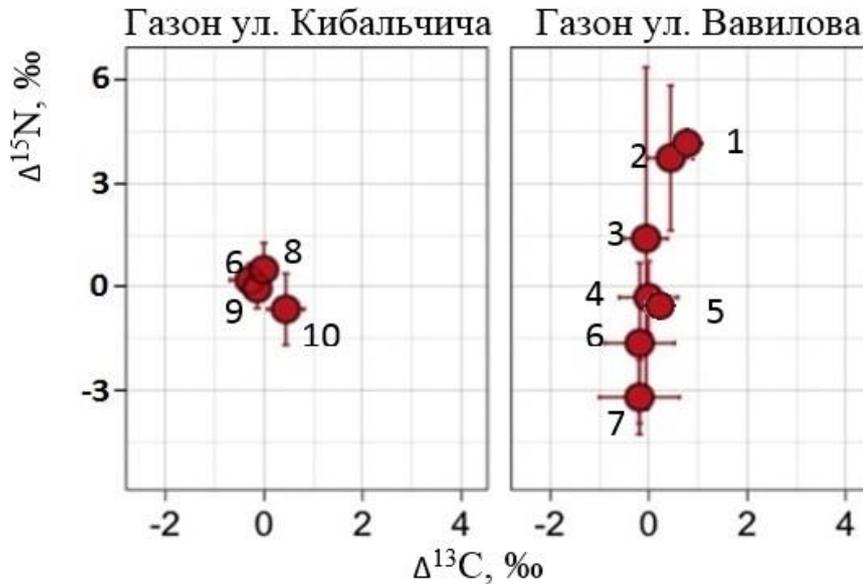


Рис. 14. Изотопный состав коллембол газонов, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4. Виды: 1 – *Hypogastrura assimilis*, 2 – *Ceratophysella denticulata*, 3 – *Sphaeridia pumilis*, 4 – *Parisotoma notabilis*, 5 – *Protaphorura sp.*, 6 – *Isotoma anglicana*, 7 – *Sphaeridia elegans*, 8 – *Pseudosinella alba*, 9 – *Lepidocyrtus lignorum*, 10 – *Orchesella cincta*

На газоне ул. Кибальчича диапазон значений изотопного состава азота у коллембол (от 8,1 до -4,9‰) предполагает освоение таксоценом четырёх трофических уровней (рис. 14). Однако эти уровни не связаны, как в предыдущих случаях, с дифференцировкой трофических ниш разных видов.

Величина $\delta^{15}\text{N}$ у ряда видов, особенно *Sphaeridia pumilis* и *Hypogastrura assimilis*, варьирует более чем на 9‰ (диапазон 9,6 и 10,7‰ соответственно), что предполагает использование каждым из них ресурсов трех-четырёх трофических уровней (Приложение). Лишь один вид (*Sminthurinus elegans*) обнаруживает относительно слабое варьирование значений изотопного состава по азоту, отражающее питание в пределах одного трофического уровня ($\delta^{15}\text{N}$ от 4,8 до 6,8‰).

Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$, напротив, был небольшим (менее 3‰), т.е. таксоцен, скорее всего, осваивает ограниченный спектр базовых источников

энергии. Нишевая структура таксоцена коллембол газона на ул. Кибальчича выражена слабо ($R=0,15$, ANOSIM).

Данные по газону на ул. Вавилова, напротив, показали узкий диапазон значений как по $\delta^{15}\text{N}$ для всех проанализированных видов (5,2 – 6,6‰, т. е. в пределах одного трофического уровня), так и по $\delta^{13}\text{C}$ (1‰) (рис. 14). Внутривидовая дисперсия также очень мала, при этом почти все виды не отличаются по изотопному составу, за исключением отличия $\delta^{13}\text{C}$ у *Isotoma anglicana* и *Orchesella cincta* (ANOSIM, $p < 0.05$). Структура трофических ниш выражена слабо ($R=0,14$, ANOSIM).

Таблица 9. Параметры трофических ниш коллембол газонов и компостов, на основе анализа стабильных изотопов ^{15}N и ^{13}C ; $N_{\text{ТУ}}$ – число трофических уровней. Газон К – газон ул. Кибальчича, Газон В – газон ул. Вавилова

Местообитание	Диапазон $\delta^{15}\text{N}$, кол-во $N_{\text{ТУ}}$	Диапазон $\delta^{13}\text{C}$	R, ANOSIM	Средний диапазон $\delta^{15}\text{N}$ для видов $\pm\text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	Средний диапазон $\delta^{13}\text{C}$ для видов $\pm \text{SD}$	Средняя дисперсия $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$
Газон К	10,3 (3)	2,1	0,15	4,5 \pm 3,1	6,5 \pm 9,1	1,2 \pm 0,6	0,3 \pm 0,2
Газон В	2,8 (1)	2,2	0,14	1,7 \pm 0,3	0,5 \pm 0,3	0,8 \pm 0,5	0,1 \pm 0,1
Компост	15,5 (5)	2,9	-0,02	9,1 \pm 3,8	14,8 \pm 6,4	1,6 \pm 0,7	0,4 \pm 0,2

Таким образом, трофические ниши всех проанализированных видов перекрываются. Ни один вид не обнаруживает специфичности, обособленности от других видов по этому показателю. Данные, которые относятся к одному и тому же виду из разных проб, на газоне ул. Кибальчича имеют широкую дисперсию. Разделение трофических ниш не прослеживается. Можно лишь отметить большее содержание ^{15}N у компостных видов (*Hypogastrura assimilis*, *Ceratophysella denticulata*) и меньшее – у луговых и эврибионтных (*Isotoma anglicana*, *Parisotoma*

notabilis, *Sphaeridia elegans*). Однако эта тенденция неявная, поскольку эврибионтный *Sphaeridia pumilis* может содержать в своем теле как очень высокое, так и низкое количество тяжелого изотопа азота.

Несмотря на различия в диапазоне величин $\delta^{15}\text{N}$, нишевая структура таксоценов коллембол на газонах имела общие черты. Это широкое перекрытие ниш большинства видов. Более того, ресурсы разных трофических уровней осваивали одни и те же виды, что не было свойственно таксоценом природных местообитаний.

В целом, можно сделать заключение о слабовыраженной трофической структуре в группировках коллембол городских газонов.

Можно предположить, что это связано с непродолжительным временем существования данного местообитания и нерегулярностью поступления ресурсов в пространстве и времени: обновление грунта, стрижка газона, поступление органического мусора, связанного с выгулом собак. Однако есть локальные местообитания, представляющие собой скопления органических остатков – компосты на приусадебных участках. В компостах активно происходят процессы разложения органического вещества, подобные процессы сопровождаются повышением температуры. Условия данного местообитания с одной стороны специфичны, а с другой стороны достаточно однотипны. Для компостов характерен свой набор видов, трофические ниши которых могут отличаться. Альтернативная гипотеза сводится к тому, что в очаговом ресурсе может быть ситуация когда "все едят всё", т.е. необходимо быстро его освоить, пока не появились другие виды. Для данного исследования мы взяли пробы из компостных куч, находящихся в сельской местности. Компосты представляли собой локальные скопления пищевых и органических остатков и скошенной травы, смешанных с почвой. Из 19 обнаруженных видов только 6 оказались в достаточном для анализа количестве.

В среднем ткани коллембол компостов оказались больше обогащены ^{15}N по сравнению с коллемболами из вышеописанных таксоценов (Приложение).

Диапазон $\delta^{15}\text{N}$ в тканях ногохвосток составил 15,5 ‰ (от 4,5 до 20,0‰), полученное значение указывает на то, что таксоцен занимает около 5 трофических уровней (рис. 15). Все проанализированные виды использовали ресурсы больше, чем одного трофического уровня. Самый минимальный диапазон $\delta^{15}\text{N}$ обнаружен у *Hypogastrura assimilis* (8,4-14,8‰). Данный вид занимает не меньше, чем два трофических уровня. Наибольшее количество трофических уровней занимали *Desoria trispinata* (6,8-18,6‰) и *Lepidocyrtus cyaneus* (4,5-20,0‰), что соответствует 4-5 трофическим уровням (рис. 15) (Кузнецова и др., 2014).

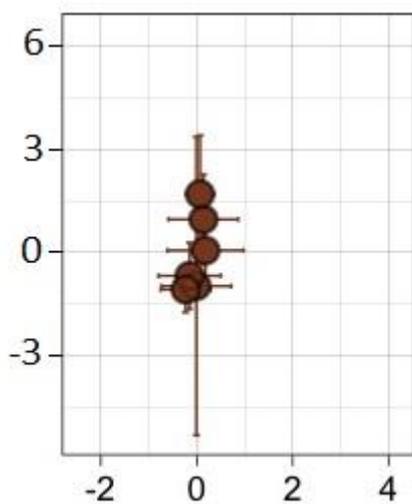


Рис. 15. Изотопный состав коллембол компостов, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4.

На рисунке 15 данные не нормированы и представлены в виде общего графика для 8 различных компостов. Данный график иллюстрирует разброс значений изотопного состава отдельных видов всех компостов.

В зависимости от компоста средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в телах ногохвосток, принадлежащих к одному виду, значительно отличались. При этом разброс значений $\delta^{15}\text{N}$ был значительно меньше, чем дисперсия $\delta^{15}\text{N}$ в тканях коллембол (табл. 9). В результате широкая дисперсия значений изотопного состава в телах коллембол компостов указывает на плохо выраженную трофическую нишу видов коллембол в таких экстремальных условиях, как компост, существующий

недолгое время и имеющий хаотичные поступления разного по составу органического ресурса.

6.3 Изменение вариабельности ширины трофической ниши отдельных видов в природных и антропогенных местообитаниях

В нашем материале изменение ширины трофической ниши (SD) было прослежено у *Parisotoma notabilis* и *Lepidocyrtus lignorum*. Данные виды, часто являющиеся доминантами среди ногохвосток в широком наборе природных и антропогенных местообитаний, отнесены к группе эврибионтных видов со средней толерантностью к нарушениям (Kuznetsova, 2002). Вариабельность величин $\delta^{13}\text{C}$ этих видов в ряду местообитаний не была статистически значимой, в то время как величина $\delta^{15}\text{N}$ положительно коррелировала с нарушенностью местообитания у *Parisotoma notabilis* и показала тот же, но лишь близкий к достоверному, тренд у *Lepidocyrtus lignorum* (рис. 16). Рост вариабельности $\delta^{15}\text{N}$ показывает расширение изотопной ниши этих видов на пастбищах и городских газонах.

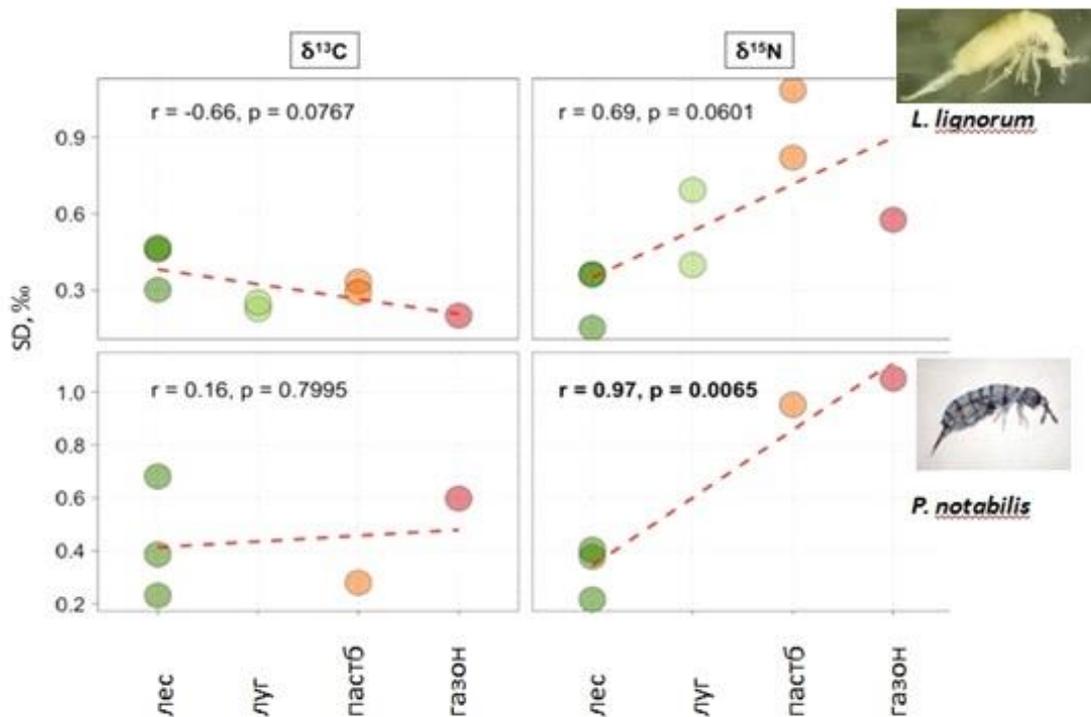


Рис. 16. Среднее стандартное отклонение величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ отдельных видов в природных и антропогенных местообитаниях. $n=3$

Заключение

Изучение трофических ниш коллембол в природных и антропогенных местообитаниях показало наличие двух типов таксоценов: 1) лесов и лугов, где ниши коллембол хорошо дифференцированы и 2) пастбищ и газонов с неопределённой структурой трофических ниш (рис. 9). В первом случае изотопные ниши видов компактны и мало перекрываются между собой. Во втором случае, наоборот, изотопные ниши многих видов имеют широкий диапазон значений изотопного состава и перекрываются между разными видами. В антропогенных местообитаниях нишевое пространство таксоцена сокращалось по сравнению с природными. Эти изменения были связаны с уменьшением диапазона значений $\delta^{13}\text{C}$ (леса – 6,5 и 6,6; луга – 5,6 и 2,5; пастбища – 3,6 и 2,4; газоны – 2 и 1). Для $\delta^{15}\text{N}$ эта тенденция не была обнаружена.

Сужение трофической ниши таксоценов коллембол в антропогенных местообитаниях (пастбища, городские газоны), по сравнению с природными лесами, по изотопному составу углерода означает отсутствие ряда ресурсов, связанных, по-видимому, с различными горизонтами лесной подстилки. Пространство ниши по азоту в таксоценах ногохвосток антропогенных местообитаний может сохраняться таким же большим, как и в природных.

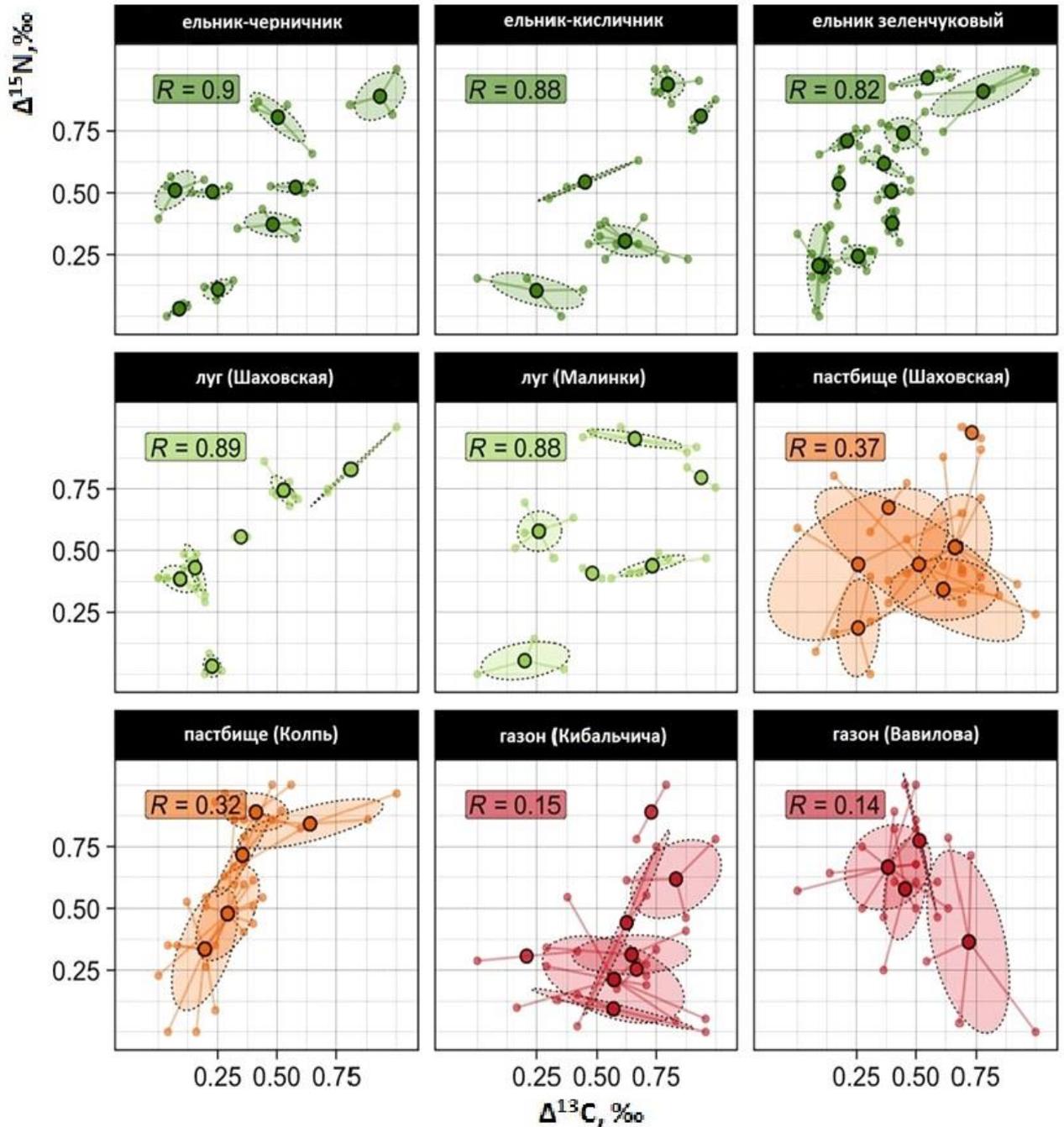


Рис. 17. Масштабированные значения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в телах коллембол изученных таксоценов. Значения изотопного состава были масштабированы от 0 до 1 отдельно внутри каждого таксоценов для иллюстрации различий трофической структуры безотносительно абсолютного положения ниш. Маленькие точки – отдельные пробы; большие круги – центры для видов; пробы одного вида соединены линиями с соответствующими центрами. Стандартные эллипсы – ограничивают область 95% доверительного интервала, показаны для видов с тремя и более повторностями. Цвета

обозначают типы местообитаний: еловый лес (темно-зеленый), луг (светло-зеленый), пастбище (оранжевый) и городской газон (красный) (Korotkevich et al., 2018).

Развитая структура трофических ниш указывает на конкурентно организованные таксоцены, поддерживаемые разделением ресурсов (Mac Arthur, Levins, 1967; Violle et al., 2011). Показано, что такие таксоцены формируются и у ряда групп почвенных животных, включая коллембол в естественных местообитаниях (Schneider et al., 2004; Chahartaghi et al., 2005, Pollierer et al., 2009, Potarov et al., 2016). Наши данные подтвердили эти результаты для серии лесных и луговых экосистем. Коллемболы известны как группа, сохраняющая достаточно высокие показатели численности в антропогенных местообитаниях. Однако было неясно, сохраняется ли в таких условиях разделение ниш. На пастбищах и газонах нами обнаружено явное увеличение вариабельности внутривидового изотопного состава что свидетельствует о высокой трофической гибкости коллембол и сильном перекрытии трофических ниш между видами. Открытым остается вопрос, насколько общий характер носит тенденция перехода от развитой к слабовыраженной структуре трофических ниш, поскольку другие исследования не рассматривали подобные изменения при антропогенном нарушении почвенных таксоценов.

Слабо выраженная структура трофических ниш обычно возникает, когда основным формирующим сообщество факторами являются т.н. «фильтры внешней среды». При этом сообщества собираются из видов с аналогичными признаками. В случае антропогенных местообитаний такие виды обычно являются r-стратегами и инвазионными видами с широкой трофической нишей. Инвазионные, компостные и рудеральные виды коллембол часто встречаются в антропогенных местообитаниях, где они могут достигать высоких численностей. Высокая локальная плотность популяций и уменьшение межвидовой конкуренции приводит к усилению внутривидовой конкуренции и к более высокой индивидуальной специализации внутри вида, т.е. расширению его трофической ниши (Van Valen, 1965; Stakin, 1980; Araújo et al, 2011).

Наши результаты показали, что не все антропогенные воздействия на экосистемы отражаются на структуре трофических ниш коллембол. Например, эта структура хорошо развита в луговых таксоценах и поддерживается, несмотря на сенокос. В таксоценах пастбищ слабо выраженная структура трофических ниш коллембол, вероятно, связана с присутствием крупного рогатого скота. Разлагающийся навоз может быть использован большинством видов в таксоцене. Поскольку распределение этого ресурса случайно в пространстве и времени, состав таксоцена на локальных участках пастбища непредсказуем и часто доминирует один вид. Эта ситуация временного доминирования была описана как феномен компенсации плотности (Mac Arthur et al., 1972, Чернов, 2005), создающий условия, в которых межвидовая конкуренция уменьшается, а внутривидовая конкуренция возрастает. Городские газоны, которые были выбраны для данного исследования, представляют собой фрагментированные местообитания, в которых происходят нерегулярное поступление ресурса и непрогнозируемые события, такие как – скашивание травы, обновление грунта. На газоны поступают различные органические отходы, также они подвержены загрязнению, так как находятся в непосредственной близости от автомобильной дороги. Распределение пищевых ресурсов и загрязняющих веществ в городской среде является весьма неоднородным, что способствует выживанию видов, способных быстро размножиться в локально благоприятных условиях. Ситуация напоминает таковую на пастбищах и может объяснить низкую трофическую специализацию (Korotkevich et al., 2018). Как эвтрофикация, так и ограничение ресурсов могут усиливаться при антропогенном нарушении естественных местообитаний, что приводит к перекрыванию ниш. При этом виды в условиях отсутствия стабильной среды должны быстро осваивать любой появившийся локальный ресурс и, таким образом, не могут проявлять специализацию. Таким образом, отрицательное влияние антропогенного воздействия на функции экосистемы может быть в общем виде объяснено снижением трофической специализации видов.

Выводы

1. Кратковременное (в пределах одного месяца) хранение образцов лесной подстилки незначительно влияет на изотопный состав коллембол, при этом относительное положения разных видов коллембол (т.е. структура «изотопных» трофических ниш) в таксоцене сохраняется.

2. Трофические ниши совместно обитающих видов одного рода различаются по трофическому уровню (что отражается в разнице средних величин $\delta^{15}\text{N}$), по набору осваиваемых ресурсов (что отражается в средних величинах $\delta^{13}\text{C}$), либо по обоим показателям.

3. Экспериментально показано отсутствие разделения трофических ниш близких видов при их культивировании на одинаковых пищевых ресурсах.

4. Трофические ниши отдельных видов коллембол в природных (леса) и слабонарушенных (луга) местообитаниях компактны и хорошо обособлены. В антропогенных местообитаниях (пастбищах, городских газонах) ниши широкие и слабо обособлены у разных видов.

5. Трофическая ниша эвритопных видов (*Parisotoma notabilis* и *Lepidocyrtus lignorum*) увеличивается на пастбищах и городских газонах.

Благодарности

Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. проф. Н.А. Кузнецовой за всестороннюю помощь и моральную поддержку на всех этапах выполнения работы. Автор благодарит к.б.н. М.Б. Потапова за консультации по таксономии коллембол, д.б.н. А.В. Тиунова за проведение изотопного анализа и помощь в интерпретации данных, к.б.н. А.М. Потапова за всестороннюю поддержку и помощь в подготовке статей, статистической обработке данных и анализе результатов, П.А. Короткевич за помощь в сборе и обработке материала, д.б.н. проф. И.А. Жигарева, к.б.н. Д.И. Коробушкина, к.б.н. А.А. Гончарова, к.б.н. С.М. Цурикова, асп. А.Г. Зуева за обсуждение работы и критические замечания на разных её этапах. Хочется отметить поддержку и доброжелательное отношение коллег кафедры зоологии и экологии МПГУ, лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии и лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ РАН.

Я благодарю свою семью, без поддержки и помощи которой работа не могла бы быть выполнена.

Список литературы

1. Ванявина Л.В. Группировки эпигейных коллембол (Collembola) (Московская область). Фенология совместнообитающих видов сем. Dicyrtomidae // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 12. С. 1425-1432.
2. Варшав Е.В., Кочетова Л.М. Оценка потенциальных санитарных возможностей коллембол // Животные в природных экосистемах. Н. Новгород. 1994. С. 50-59.
3. Гиляров А. М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71. – №. 5. – С. 386-401.
4. Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы (Итоги советских исследований по МБА). Л.: Наука. 1975. Т. 1. С. 218-240.
5. Гиляров М. С., Чернова Н. М. (ред.). Фауна и экология ногохвосток (Collembola). – Наука, 1984.
6. Гончаров А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем // М.: Институт проблем экологии и эволюции им. АН Северцова РАН. – 2014.
7. Давыдова Ю. Ю., Варшав Е. В. Исследование этологии и экологии коллембол в лабораторных условиях. – 2016.
8. Короткевич А. Ю., Кузнецова Н. А., Тиунов А. В. Изменение изотопного состава ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) коллембол при длительном хранении почвенных проб // Экология. – 2016. – №. 6. – С. 472-475.
9. Крестьянинова А.И., Кузнецова Н.А. Динамика сообщества коллембол в почве городского бульвара // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 9. С. 1353-1365.
10. Кузнецова Н.А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 25-52.
11. Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. – 2005.
12. Кузнецова Н.А. Новые подходы к оценке структурной организации сообществ коллембол (Hexapoda: Collembola) // Экология. 2003. № 4. С. 281-288.

13. Кузнецова Н.А. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 1. С. 30-43.
14. Кузнецова Н.А., Бабенко А.Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 57-67.
15. Кузнецова Н. А. и др. Изотопные методы и структурно-функциональный подход в экологии сообществ: новая жизнь старой методологии (на примере таксоцена коллембол) // Доклады на XXIII чтениях памяти академика ВН Сукачева. – 2014. – С. 57-93.
16. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях // Почвоведение. 2009. № 12. С. 1432-1445.
17. Маргалев Р. Облик биосферы. – 1992.
18. Одум Ю. Экология. – Рипол Классик, 1986.
19. Определитель коллембол фауны СССР под ред. Н.М. Черновой и Б.Р. Стригановой. – М: Наука, 1988.
20. Потапов А. М. Коллемболы в трофических сетях лесных почв: специализированная микробиофагия: дис. – Моск. гос. ун-т им. МВ Ломоносова, 2014.
21. Потапов А. М., Тиунов А. В. Сезонная динамика изотопного состава углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в телах подстилочных и атмобионтных коллембол // Изв. ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 406-411.
22. Потапов М. Б., Кузнецова Н. А. Методы исследования сообществ микроартропод. – Товарищество науч. изд. КМК, 2011.
23. Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опытного дела. – 1924. – С. 37-73.
24. Саратовских Е. А., Бокова А. И. Влияние гербицидов на популяцию почвообитающих коллембол // Токсикологический вестник. – 2007. – №. 5. – С. 17-22.
25. Семенина, Е.Э. Изотопный анализ трофической дифференциации почвообитающих коллембол: дис. – Институт проблем экологии и эволюции, 2010.

26. Семенина Е. Э. Изотопный анализ трофической дифференциации почвообитающих коллембол // Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук, М., ИПЭЭ РАН. – 2010.
27. Семенюк И. И., Тиунов А. В. Сходство трофических ниш диплопод (Mugiapoda, Diploroda) в широколиственном лесу подтверждается изотопным анализом ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2011. – №. 3. – С. 340-348.
28. Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49. С. 1437-1454.
29. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
30. Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2007. – №. 4. – С. 475-489.
31. Тиунов А.В., Семенина Е.Э., Александрова А.В. Изотопный состав ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) почвы, растительности, растительных остатков и сапротрофных подстилочных грибов. Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 236-255.
32. Тиунов А.В., Гонгальский К.Б., Семенина Е.Э., Макарова О.Л., Кузнецова Н.А., Филимонова Ж.В. Применение изотопной масс-спектрометрии для оценки устойчивости почвенных сообществ и функциональной структуры экосистем // Инженерная экол. 2013. № 1. С. 12-20.
33. Цуриков С. М. Высокая плотность трофических ниш как фактор видового разнообразия панцирных клещей тропического леса // Проблемы почвенной зоологии. – 2018. – С. 212-213.
34. Цуриков С. М. М Структура трофических ниш ключевых групп почвенных сапрофагов тропического муссонного леса: дис. – Моск. гос. ун-т им. МВ Ломоносова, 2019.
35. Чернова Н.М., Бокова А.И., Варшав Е.В., Голощапова Н.П., Савенкова Ю.Ю. Зоофагия у коллембол // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып. 8. С. 1-13.
36. Чернова Н. И., Былова А. М. Общая экология: учеб. пособие для вузов // Чернова НИ, Былова АМ–М. – 2007.

37. Шарин В. Г., Кузнецова Н. А. Коллемболы на свалках бытовых отходов. – 2000.
38. Albers D., Schaefer M., Scheu S. Incorporation of plant carbon into the soil animal food web of an arable system // *Ecology*. 2006. V. 87. P. 235-245.
39. Anderson J. M. The enigma of soil animal species diversity // *Progress in soil zoology*. – Springer, Dordrecht, 1975. – С. 51-58.
40. Acevedo P., Cassinello J. Human-induced range expansion of wild ungulates causes niche overlap between previously allopatric species: red deer and Iberian ibex in mountainous regions of southern Spain // *Annales Zoologici Fennici*. – Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2009. – Т. 46. – №. 1. – С. 39-50.
41. Bardgett R. D., Whittaker J. B., Frankland J. C. The diet and food preferences of *Onychiurus procampatus* (Collembola) from upland grassland soils // *Biology and fertility of soils*. – 1993. – Т. 16. – №. 4. – С. 296-298.
42. Berg M.P., Stoffer M., van den Huevel H.H. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes // *Pedobiologia*. 2004. V. 48. P. 589-601.
43. Berg M. P., Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure // *Oikos*. – 2007. – Т. 116. – №. 11. – С. 1789-1804.
44. Bearhop S. et al. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis // *Journal of animal ecology*. – 2004. – Т. 73. – №. 5. – С. 1007-1012.
45. Bellinger, P.F., Christiansen, K.A. & Janssens, F. 1996-2018. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org>
46. Bengtsson J. et al. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests // *Forest ecology and management*. – 2000. – Т. 132. – №. 1. – С. 39-50.
47. Blüthgen N., Gebauer G., Fiedler K. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community // *Oecologia*. – 2003. – Т. 137. – №. 3. – С. 426-435.
48. Bockemuhl J. Die Apterzgoten des Spitzberges bei Tübingen, eine faunistisch-ökologische Untersuchung // *Zoologische Jahrbücher für Systematik*. – 1956. – Т. 84. – С. 114-194.
49. Boecklen W. J. et al. On the use of stable isotopes in trophic ecology // *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. – 2011. – Т. 42. – С. 411-440.

50. Bommarco R. et al. Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2010. – T. 277. – №. 1690. – C. 2075-2082.
51. Boutton T. W., Arshad M. A., Tieszen L. L. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands // *Oecologia*. – 1983. – T. 59. – №. 1. – C. 1-6.
52. Brose U., Hillebrand H. Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. – 2016.
53. Cardinale B. J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning // *Nature*. – 2011. – T. 472. – №. 7341. – C. 86-89.
54. Caut S., Angulo E., Courchamp F. Discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio // *Functional Ecology*. – 2008. – T. 22. – №. 2. – C. 255-263.
55. Caut S., Angulo E., Courchamp F. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction // *J. Appl. Ecol.* 2009. V. 46. P. 443-453.
56. Chen B., Snider R. J., Snider R. M. Food consumption by Collembola from northern Michigan deciduous forest // *Pedobiologia*. – 1996. – T. 40. – №. 2. – C. 149-161.
57. Chase J. M., Leibold M. A. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago: Univ. – 2003.
58. Chase J. M., Leibold M. A. *Ecological niches*. – University of Chicago Press, 2009.
59. Chernov Yu. I. The species diversity and compensation occurrences in communities and biological systems // *Zool. J.* 2005. V. 84, N 10. P. 1221–1238.
60. Connell J. H., Lowman M. D. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence // *The American Naturalist*. – 1989. – T. 134. – №. 1. – C. 88-119.
61. Codron J. et al. Stable isotope evidence for trophic niche partitioning in a South African savanna rodent community // *Current Zoology*. – 2015. – T. 61. – №. 3. – C. 397-411.
62. Crawley M. J. What makes a community invulnerable? // *Colonization, succession and stability*. – 1987. – C. 429-453.

63. Crawford K., McDonald R. A., Bearhop S. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals // *Mammal Review*. – 2008. – T. 38. – №. 1. – C. 87-107.
64. Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37. P. 1718-1725.
65. Chamberlain P.M., Bull I.D., Black H.I.J., Ineson P., Evershed R.P. Lipid content and carbon assimilation in Collembola: implications for the use of compound-specific carbon isotope analysis in animal dietary studies // *Oecologia*. 2004. V. 139. P. 325-335.
66. Christiansen K. Bionomics of Collembola // *Annu. Rev. Entomol.* 1964. V. 9. P. 147-148.
67. Clarke K. R., Ainsworth M. A method of linking multivariate community structure to environmental variables // *Marine Ecology-Progress Series*. – 1993. – T. 92. – C. 205-205.
68. Connor E. F., McCoy E. D. The statistics and biology of the species-area relationship // *The American Naturalist*. – 1979. – T. 113. – №. 6. – C. 791-833.
69. Crawley M. J., Bazzaz F. A. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. – 1987.
70. Cucherousset J., Villéger S. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: new metrics for stable isotope ecology // *Ecological Indicators*. – 2015. – T. 56. – C. 152-160.
71. Bazzaz F. A. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations // *Symposium of the British Ecological Society*. – 1987.
72. Dammhahn M., Randriamoria T. M., Goodman S. M. Broad and flexible stable isotope niches in invasive non-native *Rattus* spp. in anthropogenic and natural habitats of central eastern Madagascar // *BMC ecology*. – 2017. – T. 17. – №. 1. – C. 1-13.
73. Dammhahn M, Soarimalala V, Goodman SM. Trophic niche differentiation and microhabitat utilization in a species-rich montane forest small mammal community of eastern Madagascar. *Biotropica*. 2013; 45: 111–8.
74. Dammhahn M., Rakotondramanana C. F., Goodman S. M. Coexistence of morphologically similar bats (*Vespertilionidae*) on Madagascar: stable isotopes reveal fine-grained niche differentiation among cryptic species // *Journal of Tropical Ecology*. – 2015. – T. 31. – №. 2. – C. 153-164.

75. Dammhahn M., Goodman S. M. Trophic niche differentiation and microhabitat utilization revealed by stable isotope analyses in a dry-forest bat assemblage at Ankarana, northern Madagascar // *Journal of Tropical Ecology*. – 2014. – C. 97-109.
76. Darwin C., Bynum W. F. The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favored races in the struggle for life. – New York : AL Burt, 2009. – C. 458.
77. Delgado V., Ederra A., Santamaría J. M. Nitrogen and carbon contents and $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signatures in six bryophyte species: assessment of long-term deposition changes (1980–2010) in Spanish beech forests // *Global change biology*. – 2013. – T. 19. – №. 7. – C. 2221-2228.
78. DeNiro M. J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *GeochimCosmochim Acta*. 1981; 45: 341–51.
79. De Ruiter P. C., Moore J. C. Modelling nitrogen and carbon mineralization in the belowground food webs in agricultural soils // *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*. – 1996. – T. 81. – C. 155-166.
80. Dunger, W. *Tiereimboden* // A. Ziemsen Wittenberg, Hohenwarsleben – 1964.
81. di Lascio A. et al. Stable isotope variation in macroinvertebrates indicates anthropogenic disturbance along an urban stretch of the river Tiber (Rome, Italy) // *Ecological indicators*. – 2013. – T. 28. – C. 107-114.
82. Elton C. S. *Animal ecology*. – University of Chicago Press, 2001.
83. Endlweber K., Ruess L., Scheu S. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores // *Soil Biol. Biochem*. 2009. V. 41. P. 1151-1154.
84. Fábíán M. The effects of different methods of preservation on the ^{15}N concentration in *Folsomia candida* (Collembola) // *Appl. Soil Ecol*. 1998. V. 9. P. 101-104.
85. Feranec R. S., MacFadden B. J. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2000. – T. 162. – №. 1-2. – C. 155-169.
86. Ferlian O., Scheu S., Pollierer M. M. Trophic interactions in centipedes (Chilopoda, Myriapoda) as indicated by fatty acid patterns: variations with life

stage, forest age and season //Soil Biology and Biochemistry. – 2012. – T. 52. – C. 33-42.

87. Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha. Fauna Entomologica Scandinavica. – 1998.

88. Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. – Brill, 2007.

89. Fiera C. Detection of food in the gut content of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda: Collembola) by DNA/PCR-based molecular analysis //North-Western Journal of Zoology. – 2014. – T. 10. – №. 1.

90. Finke D. L., Snyder W. E. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities //Science. – 2008. – T. 321. – №. 5895. – C. 1488-1490.

91. Flaherty E. A., Ben-David M. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches //Oikos. – 2010. – T. 119. – №. 9. – C. 1409-1416.

92. Gause G. F. The struggle for existence Williams and Wilkins //Baltimore, Maryland. – 1934.

93. Gehring T. M., Swihart R. K. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape //Biological conservation. – 2003. – T. 109. – №. 2. – C. 283-295.

94. Genner M. J. et al. Niche segregation among Lake Malawi cichlid fishes? Evidence from stable isotope signatures //Ecology Letters. – 1999. – T. 2. – №. 3. – C. 185-190.

95. Grime J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences //Journal of Vegetation Science. – 2006. – T. 17. – №. 2. – C. 255-260.

96. Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher //The Auk. – 1917. – T. 34. – №. 4. – C. 427-433.

97. Guisan A. et al. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions //Trends in ecology & evolution. – 2014. – T. 29. – №. 5. – C. 260-269.

98. Ghilarov M. S. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil // Ecological Bulletins. – 1977. – C. 593-597.

99. Giller P. S. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest' //Biodiversity & Conservation. – 1996. – T. 5. – №. 2. – C. 135-168.

100. Gisin H. Okologie und Levensgemeinschaften der Collembole im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels // *Revue suisse de Zoologie*. – 1943. – T. 50. – C. 131-224.
101. Godfrey-Smith P. *Complexity and the Function of Mind in Nature*. – Cambridge University Press, 1998.
102. Hansen A. G. et al. Trophic compression of lake food webs under hydrologic disturbance // *Ecosphere*. – 2018. – T. 9. – №. 6. – C. e02304.
103. Hasegawa M. Changes in feeding attributes of four collembolan populations during the decomposition process of pine needles // *Pedobiologia*. – 1995. – T. 39. – C. 155-169.
104. Holt R. D. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities // *Theoretical population biology*. – 1977. – T. 12. – №. 2. – C. 197-229.
105. Holt R. D., Grover J., Tilman D. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition // *The American Naturalist*. – 1994. – T. 144. – №. 5. – C. 741-771.
106. Hubbell S. P. *A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*– Princeton University Press // Princeton, NJ. – 2001.
107. Hutchinson G. E. *A Treatise on Limnology*. – 1957. – T. 1. – C. 243.
108. Hishi T., Hyodo F., Saitoh S., Takeda H. The feeding habits of collembola along decomposition gradients using stable carbon and nitrogen isotope analyses // *Soil Biol. Biochem.* 2007. V. 39. P. 1820-1823.
109. Hopkin S.P. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)* // Oxford University Press. 1997. 333 p.
110. Jackson A. L. et al. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // *Journal of Animal Ecology*. – 2011. – T. 80. – №. 3. – C. 595-602..
111. Jackson M. C. et al. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology // *PloS one*. – 2012. – T. 7. – №. 2. – C. e31757.
112. Joosse E. N. G., Verhoef S. C. Lead tolerance in *Collembola* // *Pedobiologia*; (German Democratic Republic). – 1983. – T. 25. – №. 1.
113. Jørgensen H. B., Lövei G. L. Tri-trophic effect on predator feeding: consumption by the carabid *Harpalus affinis* of *Heliothis armigera* caterpillars fed

on proteinase inhibitor-containing diet // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1999. – T. 93. – №. 1. – C. 113-116.

114. Jørgensen H.B., Hedlund K., Axelsen J.A. Life-history traits of soil collembolans in relation to food quality // *Appl. Soil Ecol.* 2008. V. 38. P. 146–151.

115. Kaneko N., McLean M.A., Parkinson D. Grazing preference of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) and *Oppiella nova* (Oribatei) for fungal species inoculated on pine needles // *Pedobiologia*. 1995. V. 9. P. 538–546.

116. Klarner B., Maraun M., Scheu S. Trophic diversity and niche partitioning in a species rich predator guild–Natural variations in stable isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of mesostigmatid mites (Acari, Mesostigmata) from Central European beech forests // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – T. 57. – C. 327-333.

117. Klironomos J. N., Widden P., Deslandes I. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungus successions on decaying litter // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1992. – T. 24. – №. 7. – C. 685-692.

118. König T., Kaufmann R., Scheu S. The formation of terrestrial food webs in glacier foreland: evidence for pivotal role of decomposer prey and intraguild predation // *Pedobiologia*. 2011. V. 54. P. 147-152.

119. Korobushkin D. I. et al. Consumption of aquatic subsidies by soil invertebrates in coastal ecosystems // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2016. – T. 9. – №. 4. – C. 396-406.

120. Korobushkin D. I., Gongalsky K. B., Tiunov A. V. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // *Rapid communications in mass spectrometry*. – 2014. – T. 28. – №. 11. – C. 1303-1311.

121. Korotkevich A. Y. et al. Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance // *Ecosphere*. – 2018. – T. 9. – №. 12. – C. e02528.

122. Krab E.J., van Logtestijn R.S.P., Cornelissen J.H.C., Berg M.P. Reservations about preservations: storage methods affect delta C-13 signatures differently even in closely related soil fauna // *Methods. Ecol. Evol.* 2012. V. 3. P. 138-144.

123. Kudrin A. A., Tsurikov S. M., Tiunov A. V. Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2015. – T. 86. – C. 193-200.

124. Kuznetzova N. A. Collembolan guild structure as an indicator of tree plantation conditions in urban areas // *Memorabilia zoologica*. – 1994. – T. 49.
125. Kuznetsova N.A. Classification of collembolan communities in the east-european taiga // *Pedobiologia*. 2002. V. 46. P.373-384.
126. Kuznetsova N.A. Long-term dynamics of Collembola in two contrast ecosystems // *Pedobiologia*. 2006.V. 50. № 2. P. 157-164.
127. Kuznetsova N. A. Communities in extreme natural and anthropogenic conditions: a case study of collembolan taxocoenoses // *Species and Communities in Extreme Environments*. – 2009. – C. 441-458.
128. Kuznetsova N.A., Semenina E.E. Collembolan communities of different types of organization: a study using stable isotope analysis // 8-th International Seminar on Apterygota. Siena. 2010. P. 78.
129. Kuznetsova N.A., Tiunov A.V., Korotkevich A.J. Trophic niche structure in the community of compost-dwelling Collembola (isotopic evidence) // *Abstracts of XVI International Colloquium of Soil Zoology*. August 6-10, 2012. Coimbra: University of Coimbra. P. 120.
130. Larsen T., Ventura M., Damgaard C., Hobbie E.A., Krogh P.H. Nutrient allocations and metabolism in two collembolans with contrasting reproduction and growth strategies // *Funct. Ecol*. 2009. V. 23. P. 745-755.
131. Layman C. A., Allgeier J. E. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas // *Marine Ecology Progress Series*. – 2012. – T. 448. – C. 131-141.
132. Layman C. A. et al. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation // *Ecology letters*. – 2007. – T. 10. – №. 10. – C. 937-944.
133. Lee Q., Widden P. *Folsomia candida*, a fungivorous collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1996. – T. 28. – №. 4-5. – C. 689-690.
134. Leonard M. J., Anderson J. M. Grazing interactions between a collembolan and fungi in a leaf litter matrix // *Pedobiologia (Jena)*. – 1991. – T. 35. – №. 4. – C. 239-246.
135. Leibold M. A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context // *Ecology*. – 1995. – T. 76. – №. 5. – C. 1371-1382.
136. Lewontin R. C. Gene, organism and environment // *Evolution from molecules to men*. – 1983. – T. 273. – C. 285.

137. Losos J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species // *Ecology letters*. – 2008. – T. 11. – №. 10. – C. 995-1003.
138. MacArthur R., Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *The american naturalist*. – 1967. – T. 101. – №. 921. – C. 377-385.
139. Malcicka M., Berg M. P., Ellers J. Ecomorphological adaptations in Collembola in relation to feeding strategies and microhabitat // *European Journal of Soil Biology*. – 2017. – T. 78. – C. 82-91.
140. Maraun M. et al. Stable isotopes revisited: their use and limits for oribatid mite trophic ecology // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2011. – T. 43. – №. 5. – C. 877-882.
141. Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S. Adding to ‘the enigma of soil animal diversity’: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates // *Eur. J. Soil Biol.* 2003. V. 39. P. 85-95.
142. Martinez del Rio C., Wolf N., Carleton S.A., Gannes L.Z. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biol. Rev.* 2009. V. 84. P. 91-111.
143. Mason N. W. H. et al. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities // *Journal of Ecology*. – 2011. – T. 99. – №. 3. – C. 788-796.
144. Mayor J. R., Schuur E. A. G., Henkel T. W. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes // *Ecology Letters*. – 2009. – T. 12. – №. 2. – C. 171-183.
145. McCann K., Hastings A., Huxel G. R. Weak trophic interactions and the balance of nature // *Nature*. – 1998. – T. 395. – №. 6704. – C. 794-798.
146. McCutchan Jr J. H. et al. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. – 2003. – T. 102. – №. 2. – C. 378-390.
147. Naeem S. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes // *Issues in ecology*. – 1999. – T. 4. – №. 11.
148. Newsome S. D. et al. Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*) // *Ecology*. – 2009. – T. 90. – №. 4. – C. 961-974.

149. Newell K. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing // *Soil Biol. Biochem.* 1984. V. 16. P. 227–233.
150. Newsome S., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D.L. A niche for isotopic ecology // *Front. Ecol. Environ.* 2007. 5. P. 429-436.
151. Nielsen U. N. et al. The enigma of soil animal species diversity revisited: the role of small-scale heterogeneity // *PLoS One.* – 2010. – T. 5. – №. 7. – C. e11567.
152. Olsson K. et al. Invasions and niche width: does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? // *Freshwater Biology.* – 2009. – T. 54. – №. 8. – C. 1731-1740.
153. Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T. Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis // *Ecol. Res.* 2009. V. 24. P. 1351-1359.
154. Okuzaki Y. et al. Stable isotope analysis indicates trophic differences among forest floor carabids in Japan // *Entomologia Experimentalis et Applicata.* – 2010. – T. 135. – №. 3. – C. 263-270.
155. Oelbermann K., Scheu S. Trophic guilds of generalist feeders in soil animal communities as indicated by stable isotope analysis ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Bull. Entomol. Res.* 2010. V. 100. P. 511–520.
156. Parnell A. C. et al. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation // *PloS one.* – 2010. – T. 5. – №. 3. – C. e9672.
157. Pearman P. B. et al. Niche dynamics in space and time // *Trends in ecology & evolution.* – 2008. – T. 23. – №. 3. – C. 149-158.
158. Perkins M. J. et al. Application of nitrogen and carbon stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to quantify food chain length and trophic structure // *PloS one.* – 2014. – T. 9. – №. 3. – C. e93281.
159. Peterson G., Allen C. R., Holling C. S. Ecological resilience, biodiversity, and scale // *Ecosystems.* – 1998. – T. 1. – №. 1. – C. 6-18.
160. Pocheville A. The ecological niche: history and recent controversies // *Handbook of evolutionary thinking in the sciences.* – Springer, Dordrecht, 2015. – C. 547-586.
161. Ponge J. F. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests // *Biology and fertility of soils.* – 2000. – T. 32. – №. 6. – C. 508-522.

162. Post D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. – 2002. – T. 83. – №. 3. – C. 703-718.
163. Potapov A. M. et al. Large $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and small $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope fractionation in an experimental detrital foodweb (litter–fungi–collembolans) // *Ecological research*. – 2013. – T. 28. – №. 6. – C. 1069-1079.
164. Potapov A. M., Semenyuk I. I., Tiunov A. V. Seasonal and age-related changes in the stable isotope composition ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of millipedes and collembolans in a temperate forest soil // *Pedobiologia*. – 2014. – T. 57. – №. 4-6. – C. 215-222.
165. Potapov A. A. et al. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – T. 101. – C. 20-31.
166. Potapov A. M. et al. Arthropods in the subsoil: Abundance and vertical distribution as related to soil organic matter, microbial biomass and plant roots // *European Journal of Soil Biology*. – 2017. – T. 82. – C. 88-97.
167. Potapov A. M., Tiunov A. V. Stable isotope composition of mycophagous collembolans versus mycotrophic plants: do soil invertebrates feed on mycorrhizal fungi? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – T. 93. – C. 115-118.
168. Potapov A. M., Tiunov A. V., Scheu S. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biological Reviews*. – 2019. – T. 94. – №. 1. – C. 37-59.
169. Potapov A. M. et al. Combining bulk and amino acid stable isotope analyses to quantify trophic level and basal resources of detritivores: a case study on earthworms // *Oecologia*. – 2019. – T. 189. – №. 2. – C. 447-460.
170. Potapov A. M., Scheu S., Tiunov A. V. Trophic consistency of supraspecific taxa in below-ground invertebrate communities: Comparison across lineages and taxonomic ranks // *Functional Ecology*. – 2019. – T. 33. – №. 6. – C. 1172-1183.
171. Potapov A. M. et al. Trophic position of consumers and size structure of food webs across aquatic and terrestrial ecosystems // *The American Naturalist*. – 2019. – T. 194. – №. 6. – C. 823-839.
172. Potapov A. M. et al. Assimilation of plant-derived freshly fixed carbon by soil collembolans: Not only via roots? // *Pedobiologia*. – 2016. – T. 59. – №. 4. – C. 189-193.
173. Potapov A. M., Korotkevich A. Y., Tiunov A. V. Non-vascular plants as a food source for litter-dwelling Collembola: Field evidence // *Pedobiologia*. – 2018. – T. 66. – C. 11-17.

174. Pringle C. M. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective // *Ecological Applications*. – 2001. – T. 11. – №. 4. – C. 981-998.
175. Peterson B. J., Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annual review of ecology and systematics*. – 1987. – T. 18. – №. 1. – C. 293-320.
176. Petersen H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium: proceedings of the Xth international colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the beginning of the third millennium // *Pedobiologia*. – 2002. – T. 46. – №. 3-4. – C. 246-260.
177. Petersen H., Luxton M. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition process // *Oikos*. 1982. V. 39. P. 287-388.
178. Pollierer M.M., Langel R., Scheu S., Maraun M. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // *Soil Biol. Biochem.* 2009. V. 41. P. 1221-1226.
179. Ponge J. F. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests // *Biology and fertility of soils*. – 2000. – T. 32. – №. 6. – C. 508-522.
180. Ponsard S., Amlou M. Effects of several preservation methods on the isotopic content of *Drosophila* samples // *Anim. Biol.* 1999. V. 322. P. 35-41.
181. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. 2002. V. 83. P. 703-718.
182. Rader J. A. et al. Isotopic niches support the resource breadth hypothesis // *Journal of Animal Ecology*. – 2017. – T. 86. – №. 2. – C. 405-413.
183. Rodríguez M M. A., Herrera M L. G. Isotopic niche mirrors trophic niche in a vertebrate island invader // *Oecologia*. – 2013. – T. 171. – C. 537-544.
184. Roughgarden J. Resource partitioning among competing species—a coevolutionary approach // *Theoretical Population Biology*. – 1976. – T. 9. – №. 3. – C. 388-424.
185. Rusek J. Ecological specialization in some Mesaphoruraspecies (Collembola, Tullbergiinae) // *Acta Ent. Bohemoslov.* 1979. V. 76. P. 1-9.
186. Rusek J. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem // *Biodivers. Conserv.* 1998. V. 7. P. 1207-1219.
187. Rusek J. A new classification of Collembola and Protura life forms // *Contributions to soil zoology in Central Europe II*. – 2007. – T. 5. – C. 109-115.

188. Schaefer V. Green links and urban biodiversity—an experiment in connectivity // Vancouver, British Columbia. – 2003.
189. Scheu S., Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community // *Oecologia*. 2000. V. 123. P. 285-296.
190. Scheunemann N., Scheu S., Butenschoen O. Incorporation of decade old soil carbon into the soil animal food web of an arable system // *Appl. Soil Ecol.* 2010. V. 46. P. 59-63.
191. Schmidt O., Scrimgeour C. M., Handley L. L. Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – T. 29. – №. 9-10. – C. 1301-1308.
192. Schmidt O., Scrimgeour C.M., Curry J.P. Carbon and nitrogen stable isotope ratios in body tissue and mucus of feeding and fasting earthworms (*Lumbricusfestivus*) // *Oecologia*. 1999. V. 118. P. 9-15.
193. Schmidt O. et al. Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources // *Pedobiologia*. – 2004. – T. 48. – №. 2. – C. 171-180.
194. Schmidt S. N. et al. Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data // *Ecology*. – 2007. – T. 88. – №. 11. – C. 2793-2802.
195. Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Soil Biol. Biochem.* 2004. V. 36. P. 1769-1774.
196. Schulze E. D., Mooney H. A. (ed.). Biodiversity and ecosystem function. – Springer Science & Business Media, 2012.
197. Semenina E. E., Tiunov A. V. Isotopic fractionation by saprotrophic microfungi: Effects of species, temperature and the age of colonies // *Pedobiologia*. – 2010. – T. 53. – №. 3. – C. 213-217.
198. Semenina E.E., Tiunov A.V. Trophic fractionation ($\Delta^{15}\text{N}$) in *Collembola* depends on nutritional status and on $\delta^{15}\text{N}$ in the diet: a laboratory experiment and mini-review // *Pedobiologia*. 2011. V. 54. P. 101-109.
199. Semmens B. X. et al. Quantifying inter-and intra-population niche variability using hierarchical Bayesian stable isotope mixing models // *PloS one*. – 2009. – T. 4. – №. 7. – C. e6187.

200. Simberloff D. Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic // *The American Naturalist*. – 1978. – T. 112. – №. 986. – C. 713-726.
201. Singh S.B. Preliminary observations on the food preference of certain *Collembola* (Insecta) // *Rev. Ecol. Biol.* 1969. V. 6. P. 461-467.
202. Shilenkova O. L., Tiunov A. V. Soil–litter nitrogen transfer and changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in decomposing leaf litter during laboratory incubation // *Pedobiologia*. – 2013. – T. 56. – №. 3. – C. 147-152.
203. Solga A. et al. Nitrogen content, ^{15}N natural abundance and biomass of the two pleurocarpous mosses *Pleuroziumschreberi* (Brid.) Mitt. and *Scleropodiumpurum* (Hedw.) Limpr. in relation to atmospheric nitrogen deposition // *Environmental pollution*. – 2005. – T. 134. – №. 3. – C. 465-473.
204. Stebajeva S. K. Life forms of *Collembola* // *Zool, Journ.* – 1970. – T. 49. – C. 1437-1455.
205. Sticht H., Hashemolhosseini S. A common structural mechanism underlying GCMB mutations that cause hypoparathyroidism // *Medical hypotheses*. – 2006. – T. 67. – №. 3. – C. 482-487.
206. Sulkava P., Huhta V. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor // *Oecologia*. – 1998. – T. 116. – №. 3. – C. 390-396.
207. Strong D. R. Null hypotheses in ecology // *Synthese*. – 1980. – C. 271-285.
208. Swihart R. K. et al. Responses of ‘resistant’ vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries // *Diversity and Distributions*. – 2003. – T. 9. – №. 1. – C. 1-18.
209. Statzner B. Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions // *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. – Springer, Berlin, Heidelberg, 1987. – C. 365-390.
210. van Straalen N. M., van Wensem J. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body-size and trophic level // *Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological*. – 1986. – T. 42. – №. 3. – C. 209-221.
211. Sticht C., Schrader S., Giesemann A. Influence of chemical agents commonly used for soil fauna investigations on the stable C-isotopic signature of soil animals // *European journal of soil biology*. – 2006. – T. 42. – C. S326-S330.

212. Sydenham M. A. K. et al. Community level niche overlap and broad scale biogeographic patterns of bee communities are driven by phylogenetic history //Journal of Biogeography. – 2018. – T. 45. – №. 2. – C. 461-472.
213. Tiunov A. V. et al. Stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of slime molds: placing bacterivorous soil protozoans in the food web context //Rapid Communications in Mass Spectrometry. – 2015. – T. 29. – №. 16. – C. 1465-1472.
214. Taylor A. F. S. et al. Species level patterns in ^{13}C and ^{15}N abundance of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal sporocarps //New Phytologist. – 2003. – T. 159. – №. 3. – C. 757-774.
215. Thiele A., Larink O. Colour-marking in experiments on food selection with Collembola //Biology and fertility of soils. – 1990. – T. 9. – №. 2. – C. 203-204.
216. Townsend C. R. The patch dynamics concept of stream community ecology //Journal of the North American Benthological Society. – 1989. – T. 8. – №. 1. – C. 36-50.
217. Townsend C. R., Hildrew A. G. Species traits in relation to a habitat templet for river systems //Freshwater biology. – 1994. – T. 31. – №. 3. – C. 265-275.
218. Tsurikov S.M., Ermilov S.G., Tiunov A.V. Trophic structure of a tropical soil-and litter-dwelling oribatid mite community and consistency of trophic niches across biomes // Experimental and Applied Acarology. – 2019. – T. 78. – №. 1. –C. 29-48.
219. Zanden M. J. V., Rasmussen J. B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies //Limnology and oceanography. – 2001. – T. 46. – №. 8. – C. 2061-2066.
220. Walter D. E. Trophic behavior of "mycophagous" microarthropods //Ecology. – 1987. – T. 68. – №. 1. – C. 226-229.
221. Wiens J. J., Graham C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology //Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2005. – T. 36. – C. 519-539.
222. Zinkler D. CarbohydrasenstrebewohnenderCollembolen und Oribatiden //CR IV. ColloqueFaune du Sol, Dijon. – 1971. – C. 329-334.
223. Turner T. F., Collyer M. L., Krabbenhoft T. J. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies //Ecology. – 2010. – T. 91. – №. 8. – C. 2227-2233.
224. Tsurikov S. M., Ermilov S. G., Tiunov A. V. Trophic structure of a tropical soil-and litter-dwelling oribatid mite community and consistency of trophic niches

- across biomes //Experimental and Applied Acarology. – 2019. – T. 78. – №. 1. – C. 29-48.
225. Vakhrushev A. A., Rautian A. S. Historical approach to the ecology of communities //Zhurn. obshcheibologii. – 1993. – T. 54. – №. 5. – C. 532-553.
226. Vanderklift MA, Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*. 2003;136:169–82.
227. Violle C. et al. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion //Ecology letters. – 2011. – T. 14. – №. 8. – C. 782-787.
228. Verhoef H. A., Prast J. E., Verweij R. A. Relative importance of fungi and algae in the diet and nitrogen nutrition of *Orchesellacineta* (L.) and *Tomocerus minor* (Lubbock)(Collembola) // Functional Ecology. – 1988. – C. 195-201.
229. Wallander H., Göransson H., Rosengren U. 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. – 2004. – T. 139. – №. 1. – C. 89-97.
230. Widenfalk L. A. et al. Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil—Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions // Soil Biology and Biochemistry. – 2016. – T. 103. – C. 52-62.
231. Yodzis P., Kolenosky G. B. A population dynamics model of black bears in eastcentral Ontario //The Journal of wildlife management. – 1986. – C. 602-612.
232. Zalewski M. et al. High niche overlap in the stable isotope space of ground beetles //Annales ZoologiciFennici. – Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2014. – T. 51. – №. 3. – C. 301-312.
233. Zanden M. J. V., Rasmussen J. B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies //Limnology and oceanography. – 2001. – T. 46. – №. 8. – C. 2061-2066.
234. Zuev A. et al. Different groups of ground-dwelling spiders share similar trophic niches in temperate forests //Ecological Entomology. – 2020. – T. 45. – №. 6. – C. 1346-1356.

Приложение

Виды коллембол, местообитания	<i>N</i>	мин. – макс. $\delta^{15}\text{N}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$ диап., ‰	мин. – макс. $\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{13}\text{C}$ диап., ‰
Ельник кисличник (Малинки)					
<i>Orchesella bifasciata</i>	4	-5.64 – -4.58	1.06	-28.97 – -27.08	1.89
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	10	-4.15 – -3.00	1.15	-26.99 – -25.24	1.75
<i>Entomobrya corticalis</i>	3	-2.47 – -1.48	0.99	-27.74 – -26.11	1.64
<i>Parisotoma notabilis</i>	3	-0.74 – 0.12	0.87	-25.09 – -24.70	0.39
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	6	-0.04 – -0.93	0.97	-25.79 – -25.04	0.75
опад	5	-3.35 – -2.58	0.77	-29.40 – -28.22	1.18
Ельник черничник (Шаховская)					
<i>Entomobrya corticalis</i>	4	0.41 – 1.68	1.28	-26.61 – -25.49	1.13
<i>Isotomiella minor</i>	3	1.25 – 1.49	0.24	-23.87 – -22.90	0.96
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	3	1.15 – 1.35	0.20	-25.80 – -24.87	0.92
<i>Micraptorura absoloni</i>	4	2.38 – 4.01	1.63	-24.28 – -22.86	1.41
<i>Neanura muscorum</i>	3	3.58 – 4.99	1.41	-22.00 – -20.88	1.12
<i>Orchesella bifasciata</i>	3	-2.59 – -2.18	0.41	-26.41 – -25.88	0.54
<i>Pogonognathellus longicornis</i>	3	-2.08 – -1.54	0.54	-25.50 – -24.80	0.70

<i>Parisotoma notabilis</i>	4	-0.18 – 0.71	0.89	-24.66 – -23.25	1.41
опад	10	-3.20 – -1.80	1.40	-29.20 – -28.30	0.90

Ельник зеленчуковый (ЗБС)

<i>Isotomiella minor</i>	6	0.05 – 1.15	1.10	-25.82 – -24.49	1.34
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	6	0.86 – 1.84	0.98	-27.01 – -25.72	1.29
<i>Neanura muscorum</i>	5	1.74 – 3.94	2.20	-24.34 – -21.11	3.23
<i>Orchesella bifasciata</i>	6	-3.41 – -2.62	0.79	-27.21 – -26.54	0.67
<i>Orchisella flavescens</i>	6	-4.78 – -1.59	3.19	-27.61 – -26.68	0.93
<i>Parisotoma notabilis</i>	4	-0.68 – -0.19	0.49	-25.44 – -24.55	0.89
<i>Pogonognathellus longicornis</i>	6	-3.22 – -2.12	1.10	-26.70 – -25.49	1.21
<i>Protaphorura armata</i>	6	1.02 – 2.39	1.38	-25.31 – -24.06	1.25
<i>Pseudosinella alba</i>	3	3.28 – 3.91	0.63	-25.04 – -23.44	1.60
<i>Desoria hiemalis</i>	5	-2.16 – -1.13	1.04	-25.23 – -24.76	0.47
<i>Entomobrya nivalis</i>	3	-0.85 – 0.38	1.24	-26.54 – -26.42	0.13
опад	3	-1.54 – -1.87	0.33	-28.78 – -27.97	0.81

Луг (Малинки)

<i>Pogonognathellus flavescens</i>	3	1.99 – 2.71	0.72	-26.20 – -25.27	0.93
<i>Protaphorura armata</i>	6	6.42 – 6.90	0.48	-25.13 – -23.94	1.18

<i>Folsomia quadrioculata</i>	6	3.93 – 4.42	0.49	-24.78 – -23.75	1.02
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	6	4.33 – 5.36	1.03	-25.84 – -25.17	0.67
<i>Parisotoma notabilis</i>	2	3.92 – 4.08	0.16	-25.11 – -24.92	0.19
<i>Neanura muscorum</i>	2	5.67 – 6.08	0.41	-24.05 – -23.67	0.38
растения	3	0.43 – 1.66	1.23	-28.92 – -27.36	1.56

Луг (Шаховская)

<i>Isotoma viridis</i>	7	3.13 – 4.26	1.13	-27.94 – -26.80	1.14
<i>Protaphorura armata</i>	7	5.87 – 7.18	1.32	-25.40 – -24.56	0.83
<i>Neanura muscorum</i>	3	6.33 – 8.18	1.86	-23.92 – -22.30	1.62
<i>Dicyrtoma flavasignata</i>	3	1.00 – 1.56	0.56	-26.77 – -26.40	0.37
<i>Parisotoma notabilis</i>	2	4.95 – 4.98	0.03	-26.13 – -25.79	0.34
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	3	3.34 – 4.50	1.16	-27.26 – -26.78	0.49
Сухие растения	3	1.39 – 2.09	0.70	-30.07 – -28.96	1.11

Пастбище 1 (Колпь)

<i>Parisotoma notabilis</i>	7	5.71 – 8.31	2.60	-25.81 – -25.03	0.78
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	10	3.91 – 7.46	3.55	-26.29 – -25.19	1.10
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	7	7.10 – 8.33	1.23	-25.75 – -24.76	0.99
<i>Pseudosinella alba</i>	5	6.50 – 8.13	1.62	-25.46 – -23.83	1.63

<i>Isotoma anglicana</i>	9	2.61 – 6.14	3.53	-26.21 – -25.30	0.90
Растения	3	2.08 – 2.25	0.17	-29.63 – -28.25	1.38

Пастбище 2 (Шаховская)

<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	5	10.26 – 12.54	2.28	-26.43 – -25.65	0.78
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	3	12.60 – 14.02	1.42	-29.08 – -26.18	2.90
<i>Parisotoma trichaetosa</i> , Inv.	11	11.08 – 14.89	3.80	-26.29 – -25.64	0.65
<i>Isotoma riparia</i>	3	10.51 – 14.17	3.67	-26.55 – -25.50	1.05
<i>Isotomurus</i> sp.	3	9.52 – 13.21	3.69	-26.81 – -25.92	0.88
<i>Protaphorura armata</i>	2	15.15 – 15.52	0.37	-25.89 – -25.82	0.07
<i>Sminthurinus</i> sp.	3	8.91 – 11.53	2.62	-26.65 – -26.39	0.26
Растения	3	-1.01 – -0.05	0.96	-30.07 – -28.96	1.11

Газон (ул. Кибальчича)

<i>Sphaeridia pumilis</i>	4	1.31 – 14.68	13.4	-28.26 – -27.46	0.79
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	5.64 – 10.17	4.5	-28.63 – -27.15	1.48
<i>Sminthurinus elegans</i>	3	4.78 – 6.82	2.0	-28.53 – -27.03	1.51
<i>Hyogastrura assimilis</i>	3	7.27 – 18.01	10.7	-27.66 – -27.38	0.29
<i>Isotoma anglicana</i>	10	5.41 – 12.03	6.6	-28.94 – -26.98	1.96
<i>Ceratophysella denticulata</i>	3	10.86 – 15.09	4.2	-27.75 – -26.89	0.86

Сухие растения	5	2.13 – 6.03	3.9	-31.70 – -29.49	2.21
Газон (ул. Вавилова)					
<i>Isotoma anglicana</i>	12	6.47 – 8.00	1.54	-28.98 – -27.63	1.35
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	5	5.89 – 7.50	1.6	-28.17 – -27.69	0.48
<i>Orchesella cincta</i>	5	5.24 – 7.40	2.17	-27.76 – -26.79	0.97
<i>Pseudosinella alba</i>	3	6.55 – 7.90	1.42	-27.95 – -27.73	0.22
Растения	3	2.40 – 3.35	0.95	-33.08 – -31.77	1.31
Компосты					
<i>Ceratophysella denticulata</i>	4	8.82– 14.53	5.72	-26.16– -24.34	1.82
<i>Tomocerus vulgaris</i>	4	4.70– 12.15	7.45	-26.48– -25.27	1.21
<i>Desoria trispinata</i>	8	6.79– 18.54	11.74	-26.09– -23.56	2.53
<i>Desoria grisea</i>	4	9.48– 17.43	7.95	-25.75– -25.16	0.59
<i>Lepidocyrtus sp.</i>	7	4.52– 20.00	15.48	-26.22– -24.37	1.85
<i>Hypogastrura sp.</i>	7	8.41– 14.83	6.42	-26.17– -24.59	1.58