

*На правах рукописи*

Короткевич Анастасия Юрьевна

**Структура трофических ниш таксоценов коллембол в природных и антропогенных местообитаниях**

**Специальность – 1.5.15 – Экология  
(биологические науки)**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2021

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Института биологии и химии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет»

**Научный руководитель:**

**Кузнецова Наталия Александровна**

доктор биологических наук

**Официальные оппоненты:**

**Макаров Михаил Иванович**

доктор биологических наук, доцент,  
заведующий кафедрой общего почвоведения  
факультета почвоведения  
ФГБОУ ВО Московский государственный  
университет им. М.В. Ломоносова

**Таскаева Анастасия Анатольевна**

кандидат биологических наук, старший научный  
сотрудник лаборатории наземных и почвенных  
беспозвоночных отдела экологии животных,  
Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

**Ведущая организация:**

ФГБУН Институт экологии растений и  
животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

Защита состоится 02 ноября 2021 года в 14 часов на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 по защите диссертаций на соискание учёной степени доктора наук, на соискание учёной степени кандидата наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН по адресу [www.sev-in.ru](http://www.sev-in.ru) и на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru)

Автореферат разослан «    » августа 2021 г.

Учёный секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Кацман Елена Александровна

## 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 перекрывания 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 перекрыванием ниш оставшихся видов (Giller, 1996), что может привести к снижению качества выполняемых сообществом экосистемных функций (Naem 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, получения информации о длине и структуре пищевых 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. Результаты часто представляют в виде диаграмм с осями, отражающими изотопный состав углерода и азота. 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).

Это дало инструмент количественной оценки перекрывания трофических ниш в природных сообществах (Nielsen 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 таксоценов 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 (Potarov et al., 2016). Для ряда доминирующих в лесах видов коллембол с помощью комбинации изотопного анализа с анализом 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 (Potarov 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 (Potarov et al., 2019). Было показано разделение изотопных ниш морфологически близких родов коллембол семейства Dicyrtomidae, совместно обитающих в лугово-лесном ландшафте (Ванявина, 2012). Однако данные о различиях трофических ниш совместно обитающих видов одного рода коллембол отрывочны. Даже в случае выявления существенных различий изотопного состава близких видов (Scheu and Falca 2000; Shahartaghi et al. 2005; Hishi 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 перекрытия изотопных ниш, которые отражают трофические ниши (Schmidt et al., 2009; Layman, 2007; Jackson et al., 2011). Чем меньше перекрытие видовых ниш в сообществе, тем больший вклад в его организацию, предположительно, вносит конкуренция (Mac Arthur and Levins 1967; Violle et al. 2011). Так, слабое перекрытие изотопных ниш показано для таксоцена коллембол в лесных экосистемах (Shahartaghi et al., 2005) и конкурентная организация таких таксоценов была независимо подтверждена методом функциональных признаков (Widenfalk et al. 2015). Как противоположный пример, широкое перекрытие изотопных ниш было обнаружено в таксоценах беспозвоночных хищников, таких как жужелицы (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 изотопных 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

таксоценов коллембол, как модельной группы почвенных сапрофагов с широким спектром пищевых объектов, в нарушенных местообитаниях.

Коллемболы – удобный модельный объект для изучения нишевой структуры таксоценов, 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 (Hagvar, 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 нарушенных 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.

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

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

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 таксоценов.
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 таксоценох 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 таксоценозах 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 таксоценозов 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 ногохвосток в природных местообитаниях, с одной стороны, подтверждает конкурентную природу их таксоценозов 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. Перекрытие "изотопных" трофических ниш, оценённое по показателю R (ANOSIM) (отношение меж- и внутривидовой дисперсии значений изотопного состава видов), – хороший индикатор, который отражает выраженность нишевой структуры. Увеличение перекрытия ниш в таксоценозе коллембол при антропогенных воздействиях, можно интерпретировать как нарушения в функционировании детритного блока наземных экосистем. Можно предположить, что степень перекрытия 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 мероприятиях.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Разделение ниш коллембол природных лесов и лугов указывает на конкурентную организацию их таксоценозов.
2. В антропогенных местообитаниях по сравнению с природными трофическая ниша всего таксоценоза 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 гемиедафических видов.

### **Апробация работы**

Материалы исследований были представлены на XVI и XVII Международных коллоквиумах по почвенной зоологии (Coimbra, 2012; Nara, 2016), XVII и XVIII

Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Сыктывкар, 2014; Москва, 2018), IX Международном семинаре по Arterygota (Görlitz, 2014), международной научной конференции “Роль почв в биосфере и жизни человека” (Москва, 2015), XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017), а также на конференциях молодых учёных МПГУ (Москва, 2014 – 2018).

По теме исследования опубликовано 5 статей, из них 4 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

### **Структура работы**

Диссертация состоит из 100 страниц текста: введение, 6 глав, заключение, выводы, список литературы и приложение. В работе использовано 17 рисунков и 9 таблиц.

### **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 и 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.

### **Содержание работы**

#### **Глава 1. Обзор литературы**

В разделе рассмотрено представление об экологической нише как основе конкурентно-организованного сообщества в природных экосистемах. Описан опыт исследования трофической структуры сообществ почвенных животных. Дан обзор работ, посвящённых изменению изотопных ниш различных видов животных при антропогенных воздействиях. Дана характеристика объекта исследований – коллембол с точки зрения разнообразия их морфологии, биологии и экологии. Проанализирован опыт изучения трофической экологии коллембол методом изотопного анализа.

#### **Глава 2. Материалы и методы**

*Лабораторный эксперимент: влияние хранения почвенных образцов на трофическую структуру таксоценоза.*

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. Материал был собран на территории Дарвинского государственного заповедника в сосновых лесах (лишайниковом, черничном, сфагновом), подстилка которых сильно различается по влажности и содержанию органического вещества. 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. В лаборатории пробы хранили в полиэтиленовых пакетах при комнатной температуре и слабой аэрации, периодически увлажняли. Выгонку коллембол проводили на воронках Тулльгрена через 1 сутки, 1 неделю, 1 месяц, 3 месяца и 6 месяцев после взятия проб. Особей определяли до вида, высушивали в термостате при 50°C в течение двух суток и хранили в пластиковых пробирках для дальнейшего изотопного анализа.

*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 бьюксы 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 бьюксах 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.

*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 на приусадебных участках. Всего было изучено десять таксоценов. Для исследования были выбраны местообитания, отличающиеся по продолжительности существования и регулярности поступления ресурсов в пространстве и времени. Ельники и луга – местообитания с продолжительным временем существования. Ельники – без внешнего вмешательства и регулярным поступлением ресурса в виде опада, луга – вмешательство в виде ежегодного кошения и регулярное поступление ресурса в виде сезонного отмирания травянистого яруса. Пастбища – локальное разрушение (вытаптывание), регулярный, но очаговый ресурс. Газон – непостоянен во времени: происходит смена грунта, ресурс нерегулярный и локальный.

Отбор почвенных проб проводили в Московской области (биостанция Малинки ИПЭЭ РАН, Звенигородская биостанция МГУ, посёлок Шаховская) и Москве (бульвар ул. Кибальчича, ул. Вавилова). В каждом местообитании отбирали по 5 проб, массой около 5 кг каждая, включающих верхний слой почвы до глубины 10 см.

Для экстракции коллембол из почвы использовали воронки Тулльгрена с поэтапной экстракцией образцов и выгонкой материала в 70% спирт. Сортировку по видам и определение проводили под бинокулярным микроскопом в отраженном свете. Использовали виды, которые оказались достаточно массовыми для изотопного анализа: это либо многочисленные виды мелких и средних размеров, либо немногочисленные, но крупные виды. Для уточнения видовой принадлежности часть особей заключали в микропрепараты. Для определения использовали ключи: Fjellberg, 1998, 2007 и Potapov, 2002. Коллембол, рассортированных по видам, высушивали в термостате при 50°C в течение 2 суток и хранили в пластиковых пробирках для дальнейшего изотопного анализа.

*Анализ стабильных изотопов.* Все изотопные анализы проводили на масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus (continuous-flow mode) и элементном анализаторе (Thermo Flash 1112) в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. Образцы были проанализированы относительно референтного газа ( $N_2$  и  $CO_2$ ), откалиброванного относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 [ $\delta^{15}N = -4.5$ ;  $\delta^{13}C = -26.389$ ], глутаминовая кислота USGS 41 [ $\delta^{15}N = +47.6$ ;  $\delta^{13}C = +37.626$ ] и целлюлоза IAEA-CH3 [ $\delta^{13}C = -24.724$ ]). В качестве рабочего лабораторного стандарта использовали казеин. Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 8-10-й пробы. Стандартное отклонение величин  $\delta^{15}N$  и  $\delta^{13}C$  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.

*Статистическая обработка результатов.* Основные расчеты были выполнены в программах Microsoft Office Excel 2007, STATISTICA 6.0, и R (пакет SIAR). Для сравнения средних величин использовали Евклидово расстояние в программе PAST 2.17 (ANOSIM), за уровень статистической значимости принято  $p < 0.05$ .

*Описание изотопной трофической ниши.*

1. **Степень перекрытия ниш видов (R)** по величинам  $\delta^{15}N$  и  $\delta^{13}C$  оценивали с помощью непараметрического анализа ANOSIM (Analysis of similarity), который сравнивает сходство индивидуальных величин  $\delta$  между видами и внутри видов (Clarke, 1993). Получаемый параметр R может варьировать от -1, когда межвидовая вариабельность меньше внутривидовой, и виды не 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  $\delta^{15}N$  – разница между максимальной и минимальной величиной  $\delta^{15}N$ ; ширина ниши по  $\delta^{13}C$  – разница между максимальной и минимальной величиной  $\delta^{13}C$  для каждого вида.

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

5. **Число трофических уровней ( $N_{Tn}$ )** в конкретном таксоценоне, рассчитывали путем деления разницы между максимальной и минимальной величиной  $\delta^{15}N$  в телах

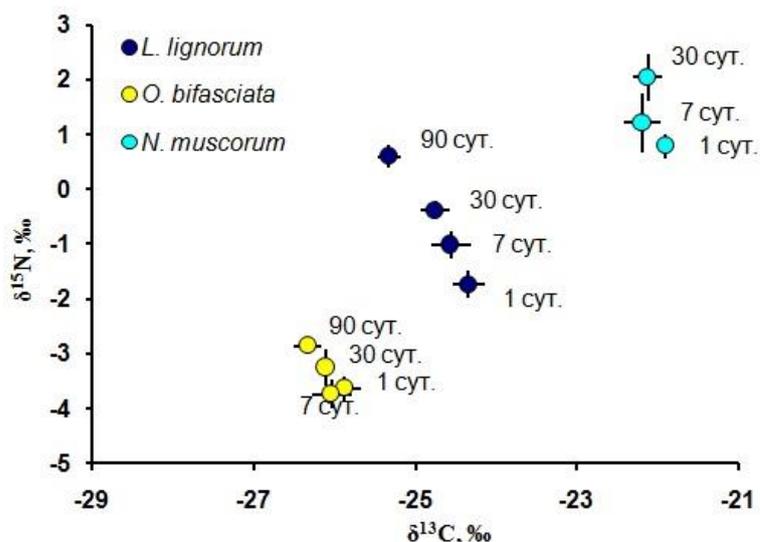
коллембол на 3 – среднюю эмпирически найденную разницу величин  $\delta^{15}\text{N}$  на соседних трофических уровнях (Vander Zanden, Rasmussen, 2001; Post, 2002; Caut et al., 2009).

Для корректного сравнения структуры изотопных ниш в различных таксоценох данные изотопного состава видов были нормированы на среднее значение изотопного состава коллембол в каждом таксоцене. 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 сообществе (Cucherouss et Villéger, 2015).

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.

### **Глава 3. Влияние хранения почвенных образцов на изотопный состав коллембол**

Применение изотопного анализа для исследования трофической структуры таксоценов мелких почвенных животных, включая коллембол, требует сбора большого количества особей. Эффективный метод сбора почвенных животных – эклекторная экстракция, основанная на активном выходе микроартропод из порций подсыхающего субстрата в течение нескольких суток. Материал по коллемболам разных видов удобно получать с помощью поэтапной экстракции, постепенно накапливая их до необходимой для изотопного анализа навески. При этом весь объем почвенной пробы последовательно проходит процедуру выгонки в течение нескольких недель. В литературе нет данных, как длительное хранение почвенных проб может повлиять на изотопный состав коллембол и могут ли эти изменения (при наличии) повлиять на оценку трофической структуры таксоценов. Для выяснения этого вопроса выбраны различные по влажности местообитания сосняков. Результаты показали, что в подстилке всех типов леса (лишайникового, черничного и сфагнового сосняков), несмотря на небольшие изменения изотопного состава конкретных видов (в пределах 1,5‰ в течение первого месяца), они незначительно меняли свою позицию относительно друг друга, и общая картина разделения изотопных ниш не нарушилась даже после хранения образцов субстрата в течение трех месяцев (рис. 1).



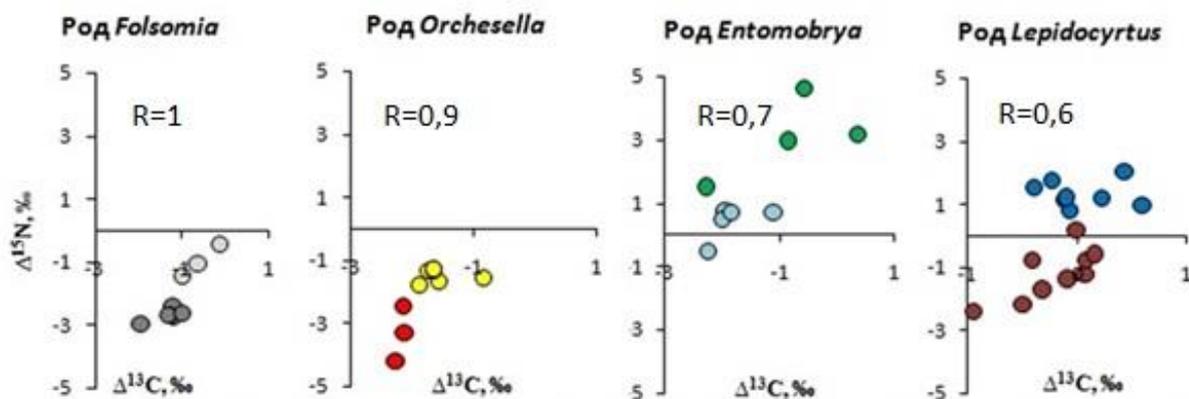
**Рис. 1** Изменение изотопного состава трех видов коллембол (среднее  $\pm$  стандартное отклонение,  $n = 2-6$ ) в зависимости от сроков хранения образцов подстилки из лишайникового сосняка. Цифрами обозначено время хранения образцов в сутках. *L. lignorum* – *Lepidocyrtus lignorum*, *O. bifasciata* – *Orchesella bifasciata*, *N. muscorum* – *Neanura muscorum*.

Таким образом, даже длительное хранение образцов субстрата не вносит существенной погрешности при оценке трофической структуры таксоцена с помощью изотопного анализа.

#### Глава 4. Трофические ниши близких видов

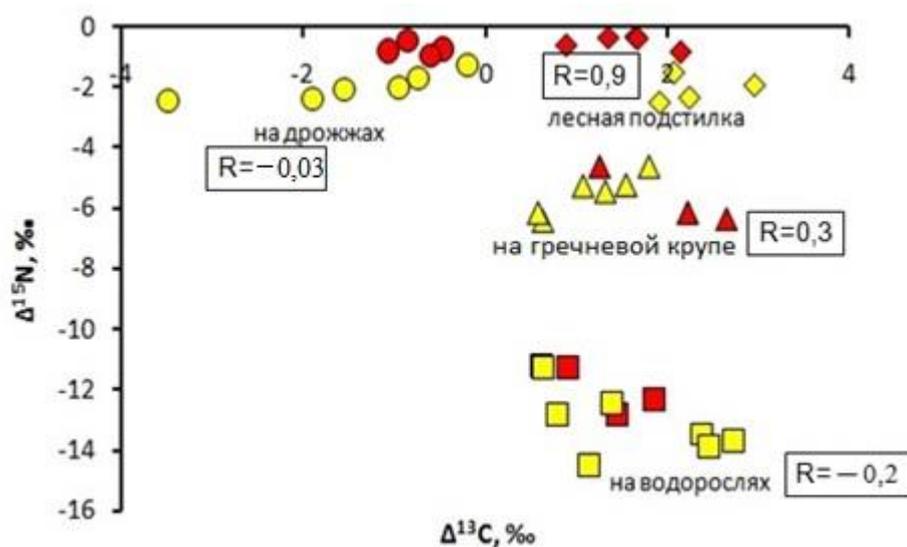
Разделение трофических ниш близких видов коллембол – один из наиболее ярких феноменов, открытых с помощью изотопного анализа (Chahartaghi et al. 2005; Ванявина, 2012). Однако данные пока отрывочны и требуют подтверждения, что разделение изотопных ниш имеет под собой трофические причины. Чтобы подтвердить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

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 разницы оказалась только по содержанию  $^{15}\text{N}$  так же как и для видов рода *Lepidocyrtus* на пастбище (ANOSIM,  $p < 0,05$ ) (рис. 2).



**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* ;

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 ( $R=0,9$ ) (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  $R= (-0,03)$ ; на гречневой крупе –  $0,3$ ; на водорослях –  $(-0,2)$ . Таким образом, причина разделения трофических ниш близкородственных видов, по-видимому, связана с использованием ими разных пищевых ресурсов.



**Рис. 3** 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 слаборазрушенных местообитаний

*Таксоцены ельников.* В умеренном поясе коллемболы наиболее многочисленны и разнообразны в хвойных лесах (обзор Petersen, Luxton, 1982, Potapov et al., 2020), 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 квадратный метр (Кузнецова, 2007). Мы предположили, что именно в еловых лесах формируются наиболее развитые конкурентно организованные таксоцены коллембол, основанные на разделении видами ресурсов. Если это предположение верно, трофические ниши видов будут лишь в малой степени пересекаться.

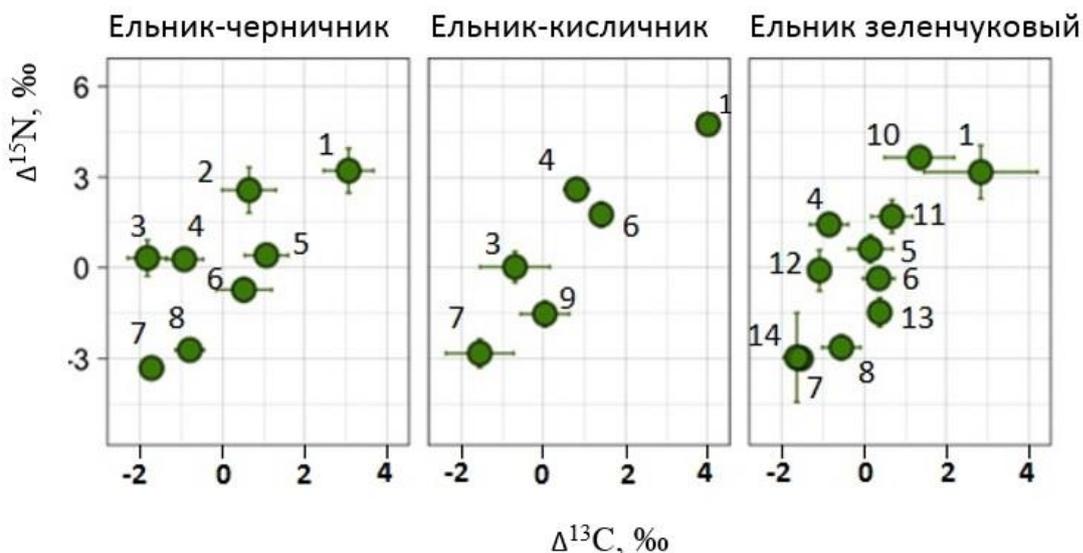
В изученных нами ельниках преобладали *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Lepidocyrtus lignorum* и ряд других видов. Заметный вклад в биомассу коллембол вносили крупные виды родов *Pogonognathellus* и *Orchesella*.

Изотопный состав был определён у 19 видов ногохвосток, вносящих наибольший вклад в численность или биомассу коллембол, обитающих в ельниках. Для таксоценов 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). Важно отметить, что для каждого конкретного вида диапазон величин  $\delta^{15}\text{N}$  ни в одном случае не превышал 3‰, т.е. не выходил за пределы ресурсов одного трофического уровня (рис. 4).

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‰. Виды, относящиеся к одному трофическому уровню, в большинстве случаев различались по изотопному составу углерода. Это означает, что виды осваивали разные ресурсы в пределах одного трофического уровня.

Значение параметра R (ANOSIM) составило 0,8 и 0,9, что отражает четкое разделение изотопных ниш в таксоценах коллембол всех изученных лесов.



**Рис. 4.** Изотопный состав коллембол ельников, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Каждая точка – это один вид, в качестве меры вариации показаны стандартные отклонения. Виды: 1 - *Neanura muscorum*, 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*.

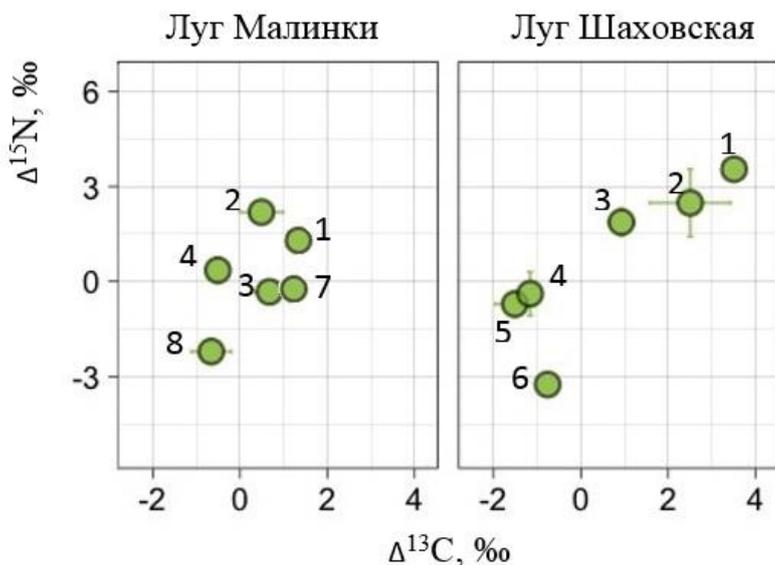
Таким образом, предположение о наличии четко выраженной структуры трофических ниш в таксоценах коллембол ельников подтвердилось. Известно, что для этих таксоценов характерна стабильная многолетняя динамика, которая проявляется в постоянстве набора доминирующих видов (Кузнецова, 2007). Можно предположить, что стабильность видовой структуры и четкое разделение ниш – это взаимообусловленные характеристики таксоцена.

*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 таксоцене коллембол, и трофические ниши видов в этом случае должны перекрываться сильнее, чем в лесу.

В почве изученных нами лугов преобладали эврибионтные виды коллембол: *Lepidocyrtus lignorum*, *Parisotoma notabilis*, *Protaphorura armata*, *Folsomia quadrioculata*. Всего изотопный состав был определена у 13 массовых видов. Результаты анализа показали, что диапазон значений изотопного состава коллембол (6 и 7‰) охватывает два трофических уровня (рис. 5). Как и в лесных местообитаниях, на лугах были исследованы представители всех четырех трофических гильдий ногохвосток: эпигейные микробофаги/фикофаги – *Pogonognathellus flavescens*, *Dicyrtomina flavosignata*, *Isotoma viridis*; подстилочные микробофаги – *Lepidocyrtus lignorum*, *Parisotoma notabilis*, *Folsomia*

*quadrioculata*; почвенный микробофаг *Protaphorura armata* и гильдия хищники/некрофаги была представлена одним подстилочным видом – *Neanura muscorum*.

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. Тем не менее, высокое значение индекса  $R=0,9$  (ANOSIM) как и в лесах, предполагает наличие чётко выраженной трофической структуры в таксоценах коллембол. Таким образом, предположение о большей степени перекрытия ниш на лугах, по сравнению с лесами, не подтвердилось.

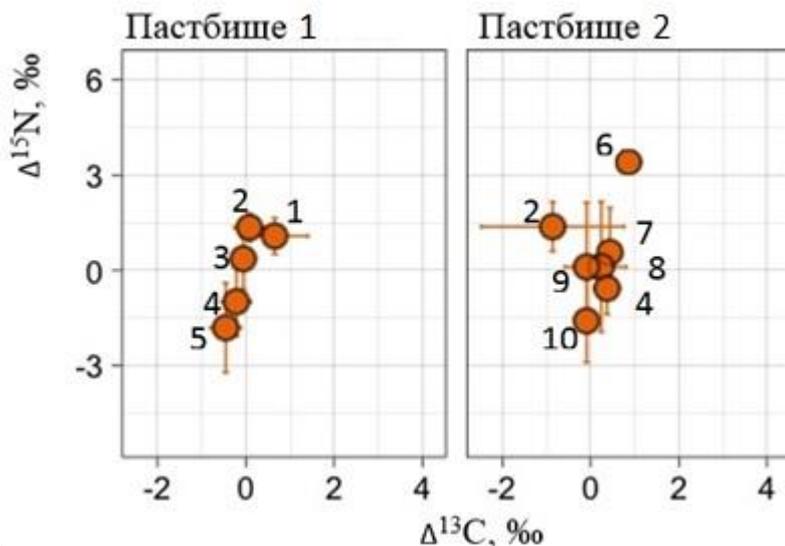


**Рис. 5.** Изотопный состав коллембол лугов, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4. Виды: 1 - *Neanura muscorum*, 2 - *Protaphorura armata*, 3 - *Parisotoma notabilis*, 4 - *Lepidocyrtus lignorum*, 5 - *Isotoma viridis*, 6 - *Dicyrtomina flavosignata*, 7 - *Folsomia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

## Глава 6. Структура трофических ниш таксоценов коллембол антропогенных местообитаний

*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.

На исследованных нами пастбищах преобладали: на одном рудеральный вид *Isotoma anglicana*, на другом – инвазионный компостный вид *Parisotoma trichaetosa* (90% от общей численности). Изотопный состав был получен для 10 видов ногохвосток. Таксоцен осваивал два трофических уровня, как и на лугах, поскольку диапазон значений изотопного состава азота на разных пастбищах был около 6 и 7‰ (рис. 6). Существенное различие в том, что эти уровни не были связаны, как на лугах, с дифференцировкой трофических ниш разных видов.



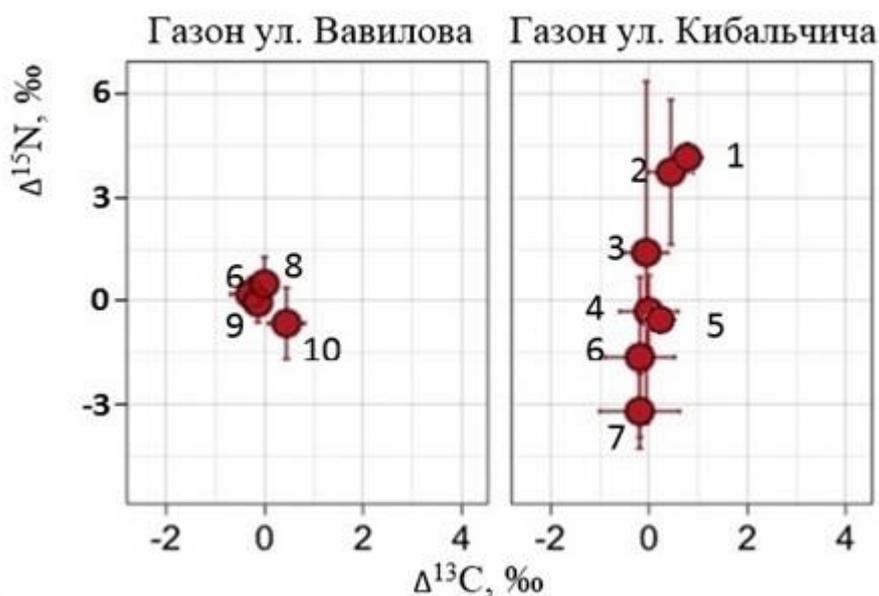
**Рис. 6.** Изотопный состав коллембол пастбищ, нормированный на среднее значение всего таксоцена. Обозначения как на рис. 4. Виды: 1 - *Pseudosinella alba*, 2 - *Lepidocyrtus cyaneus*, 3 - *Parisetoma notabilis*, 4 - *Lepidocyrtus lignorum*, 5 - *Isotoma anglicana*, 6 - *Protaphorura armata*, 7 - *Parisetoma 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 о друга ( $R=0,37$  и  $0,32$ , ANOSIM). Таким образом, нишевая структура таксоценов коллембол на пастбищах была выражена слабо, что подтвердило нашу гипотезу.

*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). В целом, на городских газонах, в условиях гетерогенности ресурсов и разнообразия внешних воздействий, можно ожидать слабую выраженность трофической структуры населения коллембол.

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

На газоне ул. Кибальчича диапазон значений изотопного состава азота у коллембол (от 8,1 до -4,9‰) предполагает освоение таксоценом четырёх трофических уровней (рис. 7).



**Рис. 7.** 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 - *Sminthurinus elegans*, 8 - *Pseudosinella alba*, 9 - *Lepidocyrtus lignorum*, 10 - *Orchesella cincta*.

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 трофических уровней. Диапазон значений  $\delta^{13}\text{C}$  (от 0,9 до -1,1‰), напротив, был небольшим (2‰), т.е. таксоцен, скорее всего, осваивает ограниченный спектр базовых источников энергии. Структура трофических ниш таксоцена коллембол выражена слабо ( $R=0,15$ , ANOSIM).

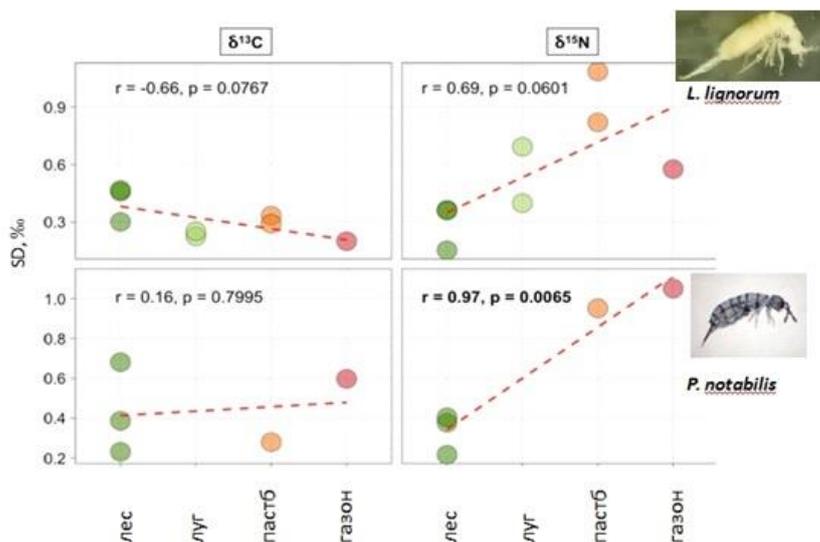
Данные по газону на ул. Вавилова, напротив, показали узкий диапазон значений как по  $\delta^{15}\text{N}$  для всех проанализированных видов (5,2-6,6‰), так и по  $\delta^{13}\text{C}$  (1‰) (рис. 7). Виды почти не отличались по изотопному составу между собой ( $R=0,14$ , ANOSIM).

Несмотря на различия в диапазоне величин  $\delta^{15}\text{N}$ , структура трофических ниш таксоценов коллембол на газонах имела общие черты, такие как широкое перекрывание ниш большинства видов. Более того, ресурсы разных трофических уровней осваивали одни и те же виды (сходные значения  $\delta^{13}\text{C}$ ), что не было свойственно таксоценам природных местообитаний.

Данные по компостам показали обогащение тел коллембол  $\delta^{15}\text{N}$  от 4,5 до 20,0‰. Разница в 15,5‰ соответствует примерно 5 трофическим уровням. Не обнаружено ни одного вида, который использовал бы ресурсы только одного трофического уровня. Таким образом, широкая дисперсия содержания тяжелых изотопов в телах коллембол компостов может рассматриваться как свидетельство неопределенности трофических ниш в этом очаговом островном и достаточно гетерогенном местообитании.

*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. 8). Рост вариабельности  $\delta^{15}\text{N}$  показывает расширение изотопной ниши этих видов на пастбищах и городских газонах.

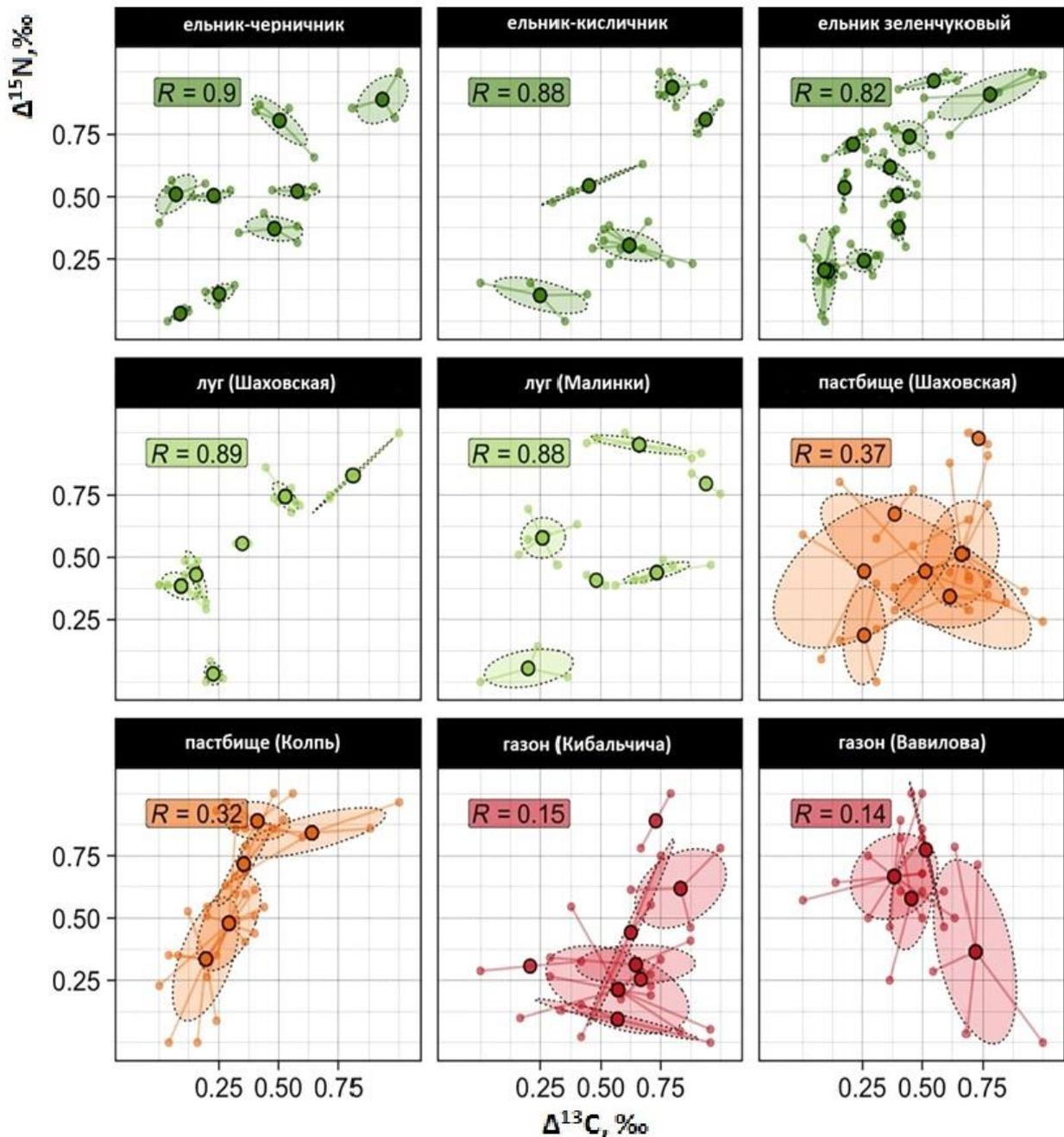


**Рис. 8** Среднее стандартное отклонение величин  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  отдельных видов в природных и антропогенных местообитаниях. (n = 3).

## Заключение

Изучение трофических ниш коллембол в ряде местообитаний показало наличие двух типов таксоценов: 1) лесов и лугов, где ниши коллембол хорошо дифференцированы и 2) пастбищ и газонов с неопределённой структурой трофических ниш. 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 (рис. 8). В антропогенных местообитаниях нишевое пространство таксоценов 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 таксоценов ногехвосток антропогенных местообитаний может сохраняться таким же большим, как и в природных.



**Рис. 9.** 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 таксоцена 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).

Развитая структура трофических ниш указывает на конкурентно организованные сообщества, поддерживаемые разделением ресурсов (Mac Arthur, Levins, 1967; Violle et al., 2011). Показано, что такие сообщества формируются и у ряда групп почвенных

животных, включая коллембол в естественных местообитаниях (Schneider et al, 2004; Chahartaghi et al., 2005, Pollierer et al., 2009, Potapov et al., 2016). Наши данные подтвердили эти результаты для серии лесных и луговых экосистем. Коллемболы известны как группа, сохраняющая достаточно высокие показатели численности в нарушенных 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 перекрывании 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 формирующими 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 нарушенных 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 пастбищных таксоценах 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. Изученные городские газоны представляют собой фрагментированные местообитания, где происходит периодическое обновление грунта и скашивание травы. Они подвергаются воздействию различными загрязнителями и органическими отходами. Распределение пищевых ресурсов и загрязняющих веществ в городской среде является весьма неоднородным, что способствует выживанию видов, способных быстро размножаться в локально благоприятных условиях. Ситуация напоминает таковую на пастбищах и может объяснить низкую трофическую специализацию. 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 положение разных видов коллембол (т.е. структура «изотопных» трофических ниш) в таксоценозе 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 слаборазрушенных (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.

### Список публикаций по теме диссертации

#### Журналы из перечня изданий рекомендованных ВАК:

1. **Korotkevich, A.Yu.**, Potapov, A.M., Tiunov, A.V., Kuznetsova, N.A. (2018). Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance. *Ecosphere*, 9 (12), e02528.

2. **Короткевич, А.Ю.**, Кузнецова, Н.А., Тиунов, А.В. (2016). Изменение изотопного состава ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  и  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) коллембол при длительном хранении почвенных проб. *Экология*, (6), 472-475.

3. Potapov, A.A., Semenina, E.E., **Korotkevich, A.Yu.**, Kuznetsova, N.A., & Tiunov, A.V. (2016). Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biology and Biochemistry*, 101, 20-31.

4. Potapov A.M., **Korotkevich A.Yu.**, Tiunov A.V. (2018) Non-vascular plants as a food source for litter-dwelling Collembola: Field evidence. *Pedobiologia*, 66: 11-17.

#### Другие издания:

Кузнецова Н.А., Е.Э. Семенина, **А.Ю. Короткевич**, А.В. Тиунов .2014. Изотопные методы и структурно-функциональный подход в экологии сообществ: новая жизнь старой методологии (на примере таксоценоза коллембол). Поток вещества и энергии в трофических сетях: современные методы изучения. Доклады на XXIII чтениях памяти академика В.Н. Сукачева, С. 57–93.

### Тезисы и материалы конференций:

- 1) Kuznetsova N.A., Tiunov A.V., Korotkevich A.J., 2012. Trophic niche structure in the community of compost-dwelling Collembola (isotopic evidence) // Abstracts of XVI International Colloquium on Soil Zoology. С.184.
- 2) Короткевич А.Ю., 2014. Изменяется ли изотопная подпись коллембол, живущих в длительно хранящихся почвенных образцах? // Материалы XVII Всероссийского Совещания по Почвенной Зоологии: Сборник Тезисов. Сыктывкар. С. 119.
- 3) Kuznetsova N.A., Korotkevich A.J., 2014. Trophic niche differentiation in Collembola in grassland soils: evidence from stable isotope ratios // Abstracts of 9th International seminar of Apterygota, Goerlitz. С. 89-90.
- 4) Короткевич А.Ю., Потапов А.М., 2015. Влияние прижизненных корневых выделений на видовую и трофическую структуру сообществ коллембол // Материалы докладов международной научной конференции “Роль почв в биосфере и жизни человека”, к 100-летию со дня рождения академику Г.В. Добровольскому и к Международному году почв, Москва. С.184.
- 5) Potapov A.M., Korotkevich A.J., 2016. Response of collembolans to the termination of belowground C allocation in a spruceforest // Abstract book of XVII International Colloquium on Soil Zoology, Nara. С. 39.
- 6) Короткевич А.Ю., 2017. Изотопные ниши в сообществе коллембол: от доминирующих до редких видов // Материалы XV Съезда Русского энтомологического общества: сборник тезисов.
- 7) Короткевич А.Ю., 2018. Изменения трофической структуры сообщества коллембол в градиенте антропогенной нагрузки // Материалы XVIII Всероссийского Совещания по Почвенной Зоологии: Сборник Тезисов. Москва. С. 117.