

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

На правах рукописи

Зуев Андрей Георгиевич

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ И
ПОЧВЕННЫХ МИКОФАГОВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ**

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Специальность 1.5.15 – экология
Научный руководитель
д.б.н., чл.-корр. РАН Алексей Владимирович Тиунов

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Актуальность работы	5
Цель и задачи исследования	11
Положения, выносимые на защиту.....	11
Научная новизна	12
Научно-практическая значимость.....	12
Личный вклад автора.....	13
Апробация работы	14
Публикации автора по теме диссертации	14
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1. Почвенные пищевые сети	15
1.2. Грибной канал почвенных пищевых сетей	17
1.3. Грибоядные беспозвоночные животные (микофаги).....	18
1.4. Микоризные и сапротрофные грибы в почве и пищевых сетях	20
1.5. Взаимодействие микоризных и сапротрофных грибов в почве.....	25
1.6. Вклад микоризных грибов в формирование и трансформацию почвенного органического вещества.....	28
1.7. Что известно о питании почвенных беспозвоночных микоризными грибами	31
1.7.1. Питание беспозвоночных плодовыми телами микоризных грибов.....	31
1.7.2. Питание беспозвоночных мицелием микоризных грибов	32
1.7.3. Нетрофические взаимодействия грибов и беспозвоночных животных в почве.....	34
1.8. Методы оценки продукции мицелия микоризных грибов	35
1.8.1. Классические методы визуальной оценки биомассы	35
1.8.2. Полевые вегетационные методы	36
1.8.3. Лабораторные методы	39
1.8.4. Оценка биомассы мицелия по содержанию хитина	39
1.8.5. Оценка биомассы мицелия по содержанию эргостерола.....	40
1.8.6. Оценка биомассы мицелия по содержанию жирных кислот.....	41
1.8.7. Оценка биомассы мицелия по содержанию ДНК.....	41
1.9. Манипуляционные экологические эксперименты	42
1.9.1. Подрезка корней древесных растений (окапывание)	42
1.9.2. Подрезка флоэмы древесных растений.....	43
1.10. Изотопный анализ углерода и азота.....	44
1.11. Анализ изотопного состава углерода и азота при исследовании почвенных грибов	45

1.12. Анализ изотопного состава углерода и азота при исследовании грибного канала почвенных пищевых сетей	47
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	51
2.1 Регионы исследования	51
2.2 Исследованные экосистемы	53
2.3 Полевые эксперименты, проведенные на экспериментальных площадях.....	54
2.3.1 Подрезка корней (заповедник Кивач)	54
2.3.2 Внесение углеродной метки (ЦЛГЗ, Малинки)	55
2.3.3 Дефаунирование почвы (Кивач, ЦЛГЗ)	56
2.4 Сбор образцов	57
2.4.1 Сбор плодовых тел грибов и населяющих их микофагов.....	57
2.4.2 Отбор опада, почвенных монолитов и экстракция почвенных беспозвоночных	58
2.4.3 Получение биомассы мицелия микоризных грибов в полевых условиях.....	58
2.5 Изотопный анализ	60
2.6 Нормализация изотопного состава	62
2.7 Молекулярно-генетический анализ	62
2.8 Статистическая обработка данных	63
ГЛАВА 3. ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДА ОЦЕНКИ БИОМАССЫ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ И ИЗОТОПНЫХ МЕТОДОВ ВЫЯВЛЕНИЯ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ С ГРИБАМИ	65
3.1 Оптимизация гранулометрического состава субстрата для оценки биомассы мицелия микоризных грибов.	66
3.2 Изотопный состав углерода и азота мицелия и различных частей плодовых тел микоризных и сапротрофных грибов.	69
3.3 Определение величин трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота у грибоядных беспозвоночных.....	79
Заключение к главе 3.....	84
ГЛАВА 4. ВЫЯВЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ КОЛЛЕМБОЛ, ТРОФИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ С МИЦЕЛИЕМ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ, В ЭКСПЕРИМЕНТЕ С ПОДРЕЗКОЙ КОРНЕЙ.....	86
Дизайн эксперимента	87
Результаты	87
Обсуждение результатов.....	93
Заключение к главе 4.....	95
ГЛАВА 5. ВЫЯВЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С МИЦЕЛИЕМ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ УГЛЕРОДНОЙ МЕТКИ (¹³C)	96

Дизайн эксперимента	97
Результаты.....	99
Обсуждение результатов.....	102
Заключение к главе 5.....	104
ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА ПРИРОСТ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ	106
Дизайн эксперимента	107
Результаты.....	108
Обсуждение результатов.....	112
Заключение к главе 6.....	114
7. ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ	115
8. ВЫВОДЫ.....	117
9. БЛАГОДАРНОСТИ	119
10. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	120

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы

Функционирование лесных экосистем во многом определяется процессами, происходящими в почве и на границе почвы и наземных местообитаний. На поверхности почвы и в её верхних горизонтах проходят основные этапы деструкции, трансформации и перераспределения органического вещества, определяющих протекание циклов основных биогенных элементов (Перельман, 1987; Baldock, Nelson, 2000). Сообщество живых организмов, обеспечивающих деструкцию мертвого органического вещества, формирует детритную пищевую сеть (Edwards, 1969), включающую множество трофических взаимодействий между микроорганизмами, мезо- и макрофауной (Стриганова, 1980; Scheu, 2002). В современной экологии исследованию почвенных пищевых сетей уделяется много внимания, однако интенсивность взаимодействий между многими группами организмов до сих пор неизвестна. Комплексное и полное исследование сообщества почвенных беспозвоночных и структуры детритных пищевых сетей необходимо для определения и детализации принципов функционирования лесных экосистем, а также важно при рассмотрении вопросов лесного хозяйства.

Энергетическую основу сконцентрированных в почве детритных пищевых сетей составляют растительные остатки (Allison, 2006; Swift et al., 1979), а их базовым звеном, ответственным за передачу углерода мертвых растительных тканей на более высокие трофические уровни, служат сапротрофные почвенные микроорганизмы: прокариоты и грибы (Звягинцев и др., 2005). Две группы первичных деструкторов часто потребляются разными группами многоклеточных консументов (Pollierer et al., 2009). Это дает основание выделить в детритной пищевой сети «грибной» и «бактериальный» энергетические каналы (Ingham et al., 1985), которые различаются приуроченностью как освоением разных базовых ресурсов, так и скоростью трансформации вещества и его поступления на более высокие уровни почвенных пищевых сетей (Potapov, 2022).

Концепции «грибного» и «бактериального» каналов в почвенных пищевых сетях использовались при моделировании почвенных пищевых сетей в классических работах (De Ruiter et al., 1993, 1995; Hunt et al., 1987) и входят в набор ключевых представлений о структуре детритных пищевых сетей. Разделение энергетических каналов связано не только с составом базовых пищевых ресурсов микробофагов, но и особенностями динамики пищевых цепей, основанных на одноклеточных (бактерии) или многоклеточных сапротрофных организмах (грибы). В первом случае почвенный раствор выступает аналогом водной среды обитания: в таких системах можно ожидать быстрое возобновление первичных ресурсов, наличие трофических каскадов, корреляцию размера организма и его трофического уровня. Во втором случае эти эффекты обычно не наблюдаются (Strong et al., 1992; Wardle et al., 2002). Разная динамика двух каналов может способствовать поддержанию устойчивости почвенных пищевых сетей (Rooney et al., 2006).

Экологические группы почвенных грибов – микоризные и сапротрофные – в свою очередь, получают питательные вещества, в первую очередь углерод, из различных источников. Основу углеродного питания микоризных грибов являются продукты фотосинтеза, получаемые непосредственно от живых растений через корни (Godbold et al., 2006), в то время как сапротрофные грибы осваивают мертвое органическое вещество (Griffin, 1972). Кроме того, микоризные грибы, в отличие от большинства сапротрофных, способны к освоению минерального азота более глубоких горизонтов почвы и релокации его в верхние слои почвы и корни растений (Hobbie, Hobbie, 2006). Таким образом, микоризные и сапротрофные грибы формируют энергетические каналы почвенных пищевых сетей, основанные на различных базовых ресурсах, и в большинстве случаев рассматриваются отдельно (Antunes, Koyama, 2017).

Трофические связи почвенных беспозвоночных с грибами систематически исследуются с начала двадцатого века. Классические представления о принадлежности почвенных животных к «грибному каналу» были основаны

преимущественно на микроскопии содержимого кишечника, анализе морфологии ротового аппарата и лабораторных экспериментах по выявлению пищевых предпочтений (Стриганова, 1980). Грибы различных таксономических и экологических групп могут включаться в рацион основных групп почвенных беспозвоночных: дождевых червей (Bonkowski et al., 2000), коллембол (Гиляров, Чернова, 1984), жесткокрылых (Hsiau, Harrington, 2003; Graf-Peters et al., 2011), клещей (Hubert et al., 2004; Maraun et al., 2003), протур (Bluhm et al., 2019), нематод (Ruess et al., 2002; Yeates, 1979), двукрылых (Remén, 2010). С другой стороны, специализированная микофагия требует специальных адаптаций, таких как устойчивость к токсинам грибного происхождения (Staadén et al., 2010) и ротовой аппарат грызущего или стилетного типа (Shaw, 1992; Yeates, 1979).

Наиболее привлекательны для беспозвоночных темноокрашенные виды микроскопических грибов (микромикетов) (Scheu, Folger, 2004), одна из массовых групп грибов в почвах (Звягинцев и др., 2005). Легкость проведения лабораторных экспериментов с сапротрофными (Зенова и др., 2002), но не микоризными (Laluyt et al., 2014) грибами, необходимость использования сложных инструментальных методов при работе с микоризными грибами (Rosendahl, 2008; Van Der Heijden et al., 2015; Wallander et al., 2013), а также непосредственная роль сапротрофных микромикетов в первичной деструкции опада и мертвого органического вещества почвы (Звягинцев и др., 2005) обусловили относительную редкость публикаций, посвященных исследованию трофических связей почвенной фауны с микоризными грибами. Тем не менее, экспериментально показано, что углерод, поступающий в детритные пищевые сети через корни живых растений, является важным базовым ресурсом, прежде всего для почвенной мезофауны (Pollierer et al., 2007). Поскольку микоризные грибы – важнейший потребитель и резервуар «корневого углерода» в почве, разделению вклада микоризных и сапротрофных грибов в энергетику почвенных пищевых сетей в последнее время уделяется особое внимание (Henderson, 2021; Pollierer et al., 2019; Pollierer, Scheu, 2021). Этот интерес определяется как необходимостью расшифровки структуры почвенных пищевых сетей, так и

поиском механизмов, регулирующих деятельность комплекса микоризных грибов – ключевого компонента любых лесных экосистем.

Теоретически, в лесных почвах микоризные грибы представляют собой обильный пищевой ресурс для микофагов. Продукция мицелия микоризных грибов под хвойными лесами достигает 800 мкг сухой биомассы / грамм почвы в месяц (Wallander et al., 2013). По оценкам, чистая первичная продукция микоризного мицелия лесных почв составляет 350 – 9540 кг сухой биомассы на гектар в год, что при содержании углерода в грибной биомассе около 45% соответствует 16 - 423 г углерода на квадратный метр в год (Ekblad et al., 2016; Godbold et al., 2006). Однако значимость мицелия микоризных грибов в питании почвенных беспозвоночных остается спорным вопросом. Трофическая связь с мицелием микоризных грибов периодически подтверждается для отдельных групп почвенной мезофауны. Например, численность некоторых панцирных клещей (Oribatida: *Oppiella nova*, *Nothrus silvestris* и *Tectocepheus velatus*) была выше при наличии микоризных грибов (Remén, 2010; Remén et al., 2008), питание панцирных клещей *Oribatula tibialis*, *N. silvestris* и *Carabodes femoralis* микоризными грибами было также показано в лабораторном эксперименте (Schneider, Maraun, 2005). В последние годы трофические связи почвенных беспозвоночных с микоризными грибами были показаны в полевых исследованиях с использованием изотопного анализа. Такие исследования проведены, в частности, для протур (Bluhm et al., 2019) и коллембол (Díaz-Aguilar et al., 2021; Fujii et al., 2021).

О влиянии почвенной фауны на микоризные грибы известно еще меньше; оно оценено лишь в единичных работах. В лабораторных условиях показано повреждение мицелия микоризных грибов *Suillus spraguei*, *Tricholoma aestuans* и *Piloderma bicolor* коллемболами *Folsomia candida* (Isotomidae), однако не было отмечено влияние коллембол на биомассу мицелия (LeFait et al., 2019). Присутствие мезофауны сокращало видовое разнообразие эктомикоризных, но не эндомикоризных грибов в эксперименте с мезокосмами. Относительное обилие

отдельных таксонов эктомикоризных грибов могло как сокращаться, так и увеличиваться (Janoušková et al., 2018). В полевом эксперименте присутствие коллембол *Protaphorura armata* (Onychiuridae) снижало обилие мицелия эктомикоризных грибов *Amphinema byssoides* и *Cortinari* sp. в подстилке, но наблюдалось увеличение обилия мицелия *Suillus variegatus* и *Phellodon tomentosus* (Kanters et al., 2015). Описаны также некоторые косвенные взаимодействия: так, предпочтительное употребление почвенными микроартроподами темноокрашенных микромицетов (Maraun et al., 2003) может приводить к увеличению доли микоризных грибов в почве, за счет освобождения части пула органического вещества и приводить к замедлению деструкции опада (Hättenschwiler et al., 2005; Tiunov, Scheu, 2005). Коллемболы и панцирные клещи могут способствовать распространению спор микоризных грибов (Klironomos, Moutoglis, 1999; Vašutová et al., 2019).

Разнонаправленные эффекты воздействия почвенной мезофауны на отдельные виды микоризных грибов, описанные выше, а также скудость данных о питании почвенных беспозвоночных мицелием микоризных грибов (Bluhm et al., 2019; Pollierer, Scheu, 2021; Potapov, Tiunov, 2016) могут быть связаны как с низкой интенсивностью трофических связей почвенных мезофауны и микоризных грибов, так и с методическими трудностями, возникающими при исследовании этого вопроса. Микоризные грибы плохо поддаются культивированию в лабораторных условиях, а полевые эксперименты требуют специфического дизайна и использования современных аналитических методов (Wallander et al., 2013).

Изучение трофических связей почвенных беспозвоночных с мицелием микоризных грибов, необходимое для выявления потребителей вещества и энергии грибного канала почвенных пищевых сетей, осложнено небольшими размерами животных и свойствами почвенной среды. Одним из наиболее распространенных методов исследования структуры почвенных пищевых сетей является масс-спектрометрия стабильных изотопов углерода и азота (изотопный

анализ); ее применение основывается на ряде хорошо установленных закономерностей (Potapov et al., 2019b). Особенности формирования изотопного состава относительно хорошо известны для наиболее обильных всеядных и грибоядных почвенных беспозвоночных - коллембол и клещей (Díaz-Aguilar, Quideau, 2013; Larsen et al., 2008; Maraun et al., 2011; Potapov et al., 2013; Ruess et al., 2005; Scheu, Folger, 2004; Staaden et al., 2010), а также специализированных микофагов - личинок двукрылых (Remén, 2010), грибоядных нематод (Kudrin et al., 2015), протур (Bluhm et al., 2019). Изотопный состав плодовых тел микоризных макромицетов также описан достаточно детально (Tedersoo и др., 2012; Hobbie, Agerer, 2010), однако для исследования микоризного мицелия и его связи с почвенными микофагами было необходимо уточнение информации об изотопном составе разных частей микоризных и сапротрофных грибов, а также характере трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота микофагами. Данные вопросы частично или полностью решены в представленной работе.

Основой наших полевых исследований стали манипуляционные полевые эксперименты. Эксперименты с подрезкой корней (Toumey, Kienholz, 1931; Epron et al., 1999; Hanson et al., 2000; Kelting et al., 1998) или флэмы деревьев (Högberg et al., 2001; Remén et al., 2008) широко применяются в почвенной экологии. В данной работе эти методы были использованы для установления роли мицелия микоризных грибов в питании почвенных беспозвоночных.

В рамках работы также усовершенствована методика использования вегетационных мешочков (in-growth mesh bags) (Wallander et al., 2001) для получения биомассы мицелия микоризных грибов в природных условиях. Уточнены особенности использования этого метода в разные периоды вегетационного сезона и при химической дефаунизации почвы циперметрином.

Полевой эксперимент с дефаунированием почвы был необходим для определения влияния почвенных беспозвоночных на развитие мицелия микоризных грибов в почве. Дефаунирование было проведено с использованием

раствора циперметрина – инсектицида, широко применяемого в сельском хозяйстве. Использование более популярных методов дефаунирования – просеивания почвы через сито, промораживания субстрата или его высушивания (Любечанский и др., 2019; Mordkovich et al., 2006; Scheu et al., 1999) были невозможны из-за дополнительных эффектов таких воздействий на сообщества почвенных грибов (Magan, 2007; Penton et al., 2016).

Цель и задачи исследования

Цель исследования: Экспериментально оценить распространенность и интенсивность трофических связей между мицелием микоризных грибов и почвенными беспозвоночными – микофагами в лесных экосистемах.

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

1. Усовершенствовать полевые методы оценки биомассы мицелия микоризных грибов и трофических связей беспозвоночных животных с грибами.
2. В полевых экспериментах выявить таксоны почвенных беспозвоночных, трофически связанные с мицелием микоризных грибов.
3. Экспериментально оценить влияние почвенных беспозвоночных-микофагов на биомассу мицелия микоризных грибов.

Положения, выносимые на защиту

1. Закономерности трофического обогащения беспозвоночных изотопами ^{13}C и ^{15}N схожи при питании микоризными и сапротрофными грибами. Тем не менее, микофаги, потребляющие микоризные грибы, существенно обогащены ^{15}N , что обусловлено различием изотопного состава разных функциональных групп грибов. Это позволяет дифференцировать беспозвоночных-участников «микоризного» и «сапротрофного» грибных каналов в почвенных и наземных пищевых сетях.

2. Очень небольшая часть таксонов почвенных беспозвоночных имеет трофические связи с мицелием микоризных грибов. Однако нами установлены

регулярные трофические связи с мицелием микоризных грибов отдельных видов эуэдафических коллембол семейства Hypogastruridae и панцирных клещей семейства Phthiracaridae. Подтверждено питание мицелием микоризных грибов отдельных видов коллембол семейств Isotomidae и Onychiuridae, а также панцирных клещей семейства Oppiidae.

3. Исключение почвенных беспозвоночных не оказывает значительного воздействия на биомассу мицелия микоризных грибов в хвойных лесах.

Научная новизна

Впервые оценено влияние гранулометрического состава минерального субстрата на продукцию мицелия микоризных грибов в природных условиях. На основании этих результатов предложена модификация метода вегетационных мешочков. Впервые детально исследован изотопный состав азота и углерода мицелия микоризных и сапротрофных грибов. Впервые оценены величины трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота грибоядными личинками двукрылых, питающихся на разных экологических группах грибов: микоризных, сапротрофных и паразитических. Впервые выявлен ряд таксонов (семейства, роды, виды) почвенных коллембол и орибатид, трофически связанных с мицелием микоризных грибов. Экспериментально установлено, что мицелий микоризных грибов потребляют преимущественно животные, обитающие в минеральных горизонтах почвы (собственно-почвенные, эуэдафические). Показано поступление вещества и энергии через микоризные грибы (микоризный грибной канал вещества и энергии) на более высокие трофические уровни почвенных пищевых сетей. Впервые экспериментально показано ограниченное влияние почвенных микофагов на биомассу микоризного мицелия в почве.

Научно-практическая значимость

Исследование детализирует структуру грибного канала вещества и энергии в почвенных пищевых сетях лесных экосистем. Получены новые знания о

трофической экологии некоторых наиболее обильных групп почвенной микро- и мезофауны, в том числе коллембол семейств Isotomidae, Entomobryidae и Hypogastruridae, панцирных клещей семейств Oppiidae и Phthiracaridae. Установленные в работе закономерности распределения изотопного состава между различными тканями грибов, а также рассчитанная изотопная ниша беспозвоночных-микофагов позволят облегчить будущие исследования структуры трофических сетей.

Предложенные усовершенствования метода вегетационных мешочков позволяют получить достаточную для наиболее популярных инструментальных и молекулярно-генетических анализов биомассу мицелия микоризных грибов при проведении краткосрочных и среднесрочных (10-30 суток) полевых экологических исследований.

Установленные трофические связи почвенных беспозвоночных с мицелием микоризных грибов необходимы для оценки интенсивности процессов эмиссии и депонирования углерода в лесных экосистемах, участия сообщества почвенных беспозвоночных и мицелия микоризных грибов в процессах почвообразования. Эти знания необходимы для эффективного управления лесными экосистемами.

Личный вклад автора

Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научным руководителем. Автором выполнены сбор основной части материала, подготовка образцов, проведен изотопный анализ грибов, животных и растительных материалов; молекулярно-генетический анализ; анализ литературных данных, статистическая и графическая обработка данных, их интерпретация, подготовка текстов публикаций. Таксономическая идентификация и сбор плодовых тел и мицелия грибов отчасти проведены д.б.н. А.В. Александровой (МГУ) и Е.С. Правдолюбовой (Сколтех). Сбор и идентификация гамазовых клещей проведена к.б.н. О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН). Идентификация двукрылых проведена д.б.н. М.Г. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН).

Идентификация коллембол проведена А.К. Сараевой (Институт леса КарНЦ РАН). Идентификация орибатид проведена к.б.н. В.Д. Леоновым (ИПЭЭ РАН).

Апробация работы

Результаты работы представлены в устных и постерных докладах на российских и международных конференциях и совещаниях: XVIII (Москва, 2018) и XIX (Улан-Удэ, 2022) Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии; международной конференции «Building Bridges. Micro-, Meso- and Macrofauna processes across systems» (Геттинген, 2019); VI (Нальчик, 2019) и VII (Екатеринбург, 2021) Полевых школах по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых; IV Всероссийской научно-практической конференции «Окружающая среда: комфортность и экологическая безопасность» (Курск, 2021); XXVIII и XXIX Всероссийских молодежных научных конференциях «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2021 и 2022); на международных конференциях «EGU General Assembly» (Вена, 2022 и 2023).

Публикации автора по теме диссертации

По теме работы опубликовано 19 печатных работ: 10 статей, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, и 9 публикаций в материалах и тезисах конференций.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Почвенные пищевые сети

Первые исследования трофических связей почвенных беспозвоночных проводились ещё в XIX веке. Тогда основным изучаемым вопросом была роль почвенных животных, в первую очередь дождевых червей, в процессе разложения растительных остатков, формировании почв и почвенного органического вещества (Гиляров, Стриганова, 1978; Стриганова, 1980).

В трофической экологии наземных сообществ выделяют два основных типа пищевых сетей, основанных на принципиально различных базовых ресурсах – пастбищные и детритные. Базовым ресурсом пастбищных пищевых цепей являются живые зеленые растения, в то время как энергетическую основу детритных пищевых сетей составляют различные фракции мертвого органического вещества – детрита (Криволуцкий, Покаржевский, 1990; Одум, 1986). В большинстве наземных экосистем первичными консументами-участниками пастбищных пищевых сетей потребляется не более 10% первичной растительной продукции. Остальная биомасса растений отмирает и вовлекается в детритные пищевые сети, локализованные преимущественно в почве. Доминирование детритных (почвенных) пищевых сетей проявляется в наибольшей степени в лесных экосистемах (Стриганова, 1980). Дополнительным источником вещества и энергии в почве являются корневые выделения живых растений (Rovira, 1969; Panchal et al., 2022). Вокруг корней растений формируются «горячие точки» микробной активности (Grayston et al., 1997; Kuzyakov, Blagodatskaya, 2015), способствующие биохимической трансформации органического вещества и быстрому его вовлечению в детритные пищевые сети. Мощность потоков вещества и энергии детритных пищевых сетей значительно превышает значения, показанные для пастбищных сетей (Shurin et al., 2006). Суммарная биомасса почвенных животных, как правило, превышает биомассу наземных пищевых сетей и может достигать 80% от общей биомассы животных

для отдельных экосистем (Стриганова, 1980). Таким образом, детритные пищевые сети доминируют в большинстве экосистем (Petersen, Luxton, 1982; Ings et al., 2009).

В настоящее время наиболее часто компоненты пищевых сетей рассматриваются в качестве формализованных пар «пища-потребитель» или более длинных трофических цепей, отражающих как непосредственные трофические взаимодействия между отдельными таксонами и экологическими группами организмов, так и базовый ресурс пищевых сетей. Детритные пищевые сети сформированы трофическими взаимодействиями между многими группами почвенных организмов, включая бактерий и архей, грибы различных экологических групп, простейших и многоклеточных животных (Гиляров, 1951; Pollierer et al., 2012). Пары «пища-потребитель» учитываются в моделях при расчетах интенсивности трофических взаимодействий, что, при учете биомассы, позволяет количественно оценивать параметры потоков вещества и энергии в пищевых сетях (Deckmyn et al., 2020; Flores et al., 2021). Роль отдельных функциональных и экологических групп почвенной биоты в процессах преобразования органического вещества и формировании потоков вещества и энергии достаточно детально описана в современной литературе (Potapov, 2022; Bardgett, Van Der Putten, 2014; Orgiazzi et al., 2016).

Данные, опубликованные в мировой литературе за последние два десятилетия, показали большую важность биологического разнообразия почвенной биоты как для предсказания и описания свойств почвы, так и для объективной оценки её состояния и прогнозирования последствий различных видов природопользования (Deng, 2012; Wagg et al., 2014). В частности, поддержание биологического разнообразия необходимо для нормального функционирования почвенных пищевых сетей и обеспечения процессов разложения органического вещества, перераспределения элементов питания и сохранения плодородия почвы (Bengtsson et al., 1996; Philippot et al., 2013). Высокая чувствительность почвенных пищевых сетей к антропогенному

воздействию (Wardle et al., 1995; Yeates et al., 1997) делает необходимым учет их функциональных и структурных параметров при планировании рационального использования территорий.

Формализация представлений о почвенных пищевых сетях как компонентов сложной системы взаимодействий продуцентов, редуцентов и консументов разных уровней важна для детальной и точной оценки параметров потоков вещества и энергии в почвах и дальнейшего включения этих параметров в более сложные модели. Для упрощения сравнения сообществ с большим видовым разнообразием, отдельные виды, населяющие один исследуемый ареал, могут быть объединены в функциональные и экологические группы на основании их пищевой специализации, размера и локализации в почвенном профиле (Potarov, 2022). В таких случаях допускают, что различные виды почвенных беспозвоночных, имеющие схожие размеры и местообитания, а также представляющие одну и ту же трофическую гильдию, выполняют схожие функции в сообществе (Briones, 2014).

1.2. Грибной канал почвенных пищевых сетей

Микроорганизмы различных трофических групп, выполняющие принципиально разные функции в наземных экосистемах, определяют существование относительно обособленных каналов передачи вещества и энергии в почвенных пищевых сетях. В целом, грибной канал противопоставляется бактериальному как имеющий более низкие темпы оборота вещества и энергии (Pollierer, Scheu, 2021; Rooney et al., 2006). Соотношение значимости бактериального и грибного каналов может изменяться в зависимости от типа экосистем (Crotty et al., 2014) или доминантного вида растений (Ferlian, Scheu, 2014), а также вида природопользования (Susanti et al., 2019) или абиотических факторов (Ferlian et al., 2012).

Грибной канал в целом преобладает в слабонарушенных или ненарушенных экосистемах. Другими факторами, определяющими преобладание грибов над

бактериями (здесь и далее мы традиционно называем бактериями весь комплекс почвенных прокариот), можно назвать низкое качество растительного опада (высокие величины C/N) и низкое содержание в почве легкодоступных органических компонентов. Так, бактерии могут преобладать в ризосфере, получая легкодоступные органические вещества с корневыми экссудатами, в то время как грибы – в минеральной части почвы (Pollierer et al., 2015; Pollierer, Scheu, 2021; Wardle et al., 2002).

Микобиота почвы представлена двумя принципиально различными функциональными группами – сапротрофными и микоризными грибами. Вещество и энергия, поступающие в почвенные пищевые сети через микоризные грибы, в последнее время выделяются в отдельный энергетический канал (Pollierer, Scheu, 2021). Основным фактором, определяющим различие микоризных и сапротрофных грибов, является симбиотрофное получение микоризными грибами углеродного питания от живых растений (Allen et al., 2005; Read, 1992) с дальнейшими процессами его трансформации и релокации в почвенный пул.

1.3. Грибоядные беспозвоночные животные (микофаги)

В общем смысле микофаги – животные, потребляющие грибы в качестве основного либо одного из основных источников вещества и энергии. Изначально микофагия (питание грибами, реже – «мицетофагия») изучалась как явление употребления в пищу плодовых тел макромицетов (Claridge, Trappe, 2005). Выделяют четыре основных категории микофагии. Облигатная («obligate») микофагия подразумевает, что грибы являются основной и незаменимой пищей вследствие различных специфических адаптаций (Claridge, Trappe, 2005; Zhang et al., 2021). Типичным примером такого рода взаимоотношений можно считать питание личинок двукрылых, в частности, представителей семейств *Mycetophilidae* (Remén, 2010), *Sciaridae* (Binns, 1981) или некоторых родов семейства *Drosophilidae* (Zhang et al., 2021) на плодовых телах базидиомицетов.

Предпочтительная («preferential») и оппортунистическая («opportunistic») микофагия подразумевает регулярное (например сезонное) потребление грибов при отсутствии трофической специализации у консументов. Спонтанная («accidental») микофагия определяется случайным потреблением тканей или спор грибов наряду с прочей пищей (Claridge, Trappe, 2005) и, по-видимому, является распространенным явлением среди почвенной мезо- и макрофауны (Martin, 2019; Crowther et al., 2011; Maraun et al., 2003).

Микофаги представлены организмами с различными вариациями анатомических адаптаций к трофической специализации (Габидова, Галынкин, 2019). Так, грибоядные нематоды имеют ротовой аппарат стилетного типа и обладают внекишечным пищеварением, что позволяет употреблять содержимое грибных гиф, но не клеточные стенки, состоящие из трудноусваиваемого хитина (Kudrin et al., 2015; Yeates, 1979). Многие почвенные и наземные артроподы-микофаги обладают ротовым аппаратом грызущего или жующего типа (Кривошеина, Зайцев, 2008; Hernández-Santiago et al., 2020; Shaw, 1992), что позволяет питаться фрагментами гиф и спорами грибов.

Наземные беспозвоночные-микофаги представляют собой достаточно обширный комплекс таксонов, специализирующихся на питании плодовыми телами макромицетов, а также микромицетами, образующими налеты – эктопаразитами растений, лишайниками, некоторыми сапротрофными микромицетами. Наиболее обширной группой, представляющей наземных беспозвоночных-микофагов, являются личинки двукрылых. Выделяются несколько основных экологических групп грибоядных двукрылых на основании местообитания и трофической специализации их личинок: ксилобионты, населяющие пронизанную мицелием грибов толщу древесины (некоторые роды семейств *Ditomyiidae* и *Sciaridae*), микромикобионты, обитающие в разлагающейся древесине и потребляющие мицелий сапротрофных грибов (некоторые роды семейства *Mycetophilidae*), а также макромикобионты, чьи личинки населяют плодовые тела макромицетов и встречаются на поверхности

древесины. Питание личинок двукрылых мицелием грибов показано лишь для некоторых родов, со смешанными типами питания: древесина, наряду с грибными гифами, отмечается при микроскопическом анализе содержимого кишечника большинства микофагов-ксилобионтов (Кривошеина, Зайцев, 2008).

Микофаги *sensu lato*, потребляющие не только плодовые тела, но и мицелий грибов, представляют собой одну из ключевых трофических гильдий почвенных консументов (Potarov et al., 2022), активно участвующих в формировании и функционировании экосистем лесной зоны. Более того, в последние десятилетия преобладает мнение, что основой питания людых почвенных «сапрофагов», составляет не мертвое органическое вещество почвы, но бактерии и грибы, развивающиеся в детрите (Габидова, Галынкин, 2019; Maraun et al., 2003; Qiu et al., 2019). Почвенные беспозвоночные-микофаги непосредственно влияют на микробный комплекс почв и связанные с ним процессы, определяя интенсивность и направленность потоков вещества и энергии в экосистемах (Filser, Jiménez, 2016; Soong, Nielsen, 2016; Crowther, A'Beir, 2012). Почвенные беспозвоночные способствуют колонизации свежего опада (David, 2014), а также почвы (Tiunov, Scheu, 2000) микромицетами, распространяя грибные споры на покровах тела (Behan, Hill, 1978; Vašutová et al., 2019), а также в кишечнике (Gardiner et al., 1990; Kitabayashi et al., 2022; Nakamori, Suzuki, 2010; Taylor, Taylor, 2014). Увеличивая разнообразие продуктов разложения, деятельность почвенных беспозвоночных помогает формированию обширной базы пищевых ресурсов и более сложных микробных сообществ, тем самым формируя условия для заселения подстилки другими таксонами, в том числе микофагами, в рамках сезонной сукцессии (Anderson, 1975).

1.4. Микоризные и сапротрофные грибы в почве и пищевых сетях

Почвенные грибы различных экологических групп в большей или меньшей степени выполняют функцию редуцентов в экосистемах; разложение и трансформация ими детрита во многом определяет не только доступность элементов питания для растений (Schimel, Schaeffer, 2012), но и является одним из

ключевых факторов регуляции процессов запасаения и перераспределения органического вещества в почвенном профиле (Fang, Moncrieff, 2005; Gougoulias et al., 2014). Большое количество активных экзометаболитов, выделяемых грибным мицелием в почве, определяет активное участие как микоризных, так и сапротрофных грибов в процессах разложения органического вещества почвы, а также в его дальнейшем перераспределении (Макаров, 2019; Frey, 2019) и вовлечении в почвенные пищевые сети.

Обе экологические группы грибов выполняют несколько ключевых функций в качестве компонентов лесных экосистем. Грибной мицелий считается одним из главных биологических агентов формирования почвенной структуры. Гифы механически опутывают органоминеральные частицы почвы, при этом плотное прикрепление к ним мицелия для извлечения отдельных элементов питания во многом обуславливает высокую прочность и водоустойчивость микроагрегатов. Отмирание гиф ведет к разрушению таких структур (Иванов и др., 2014). В некоторых рыхлых песках частицы могут связываться в первичные почвенные агрегаты исключительно грибными гифами (Clough, Sutton, 1978; Bond, Harris, 1964), однако в целом роль грибного мицелия в формировании почвенных агрегатов исследована неполно (Miller, Jastrow, 1990; Rillig, Mummey, 2006; Wright, Upadhyaya, 1998).

Многоклеточные сапротрофные грибы заселяют и осваивают субстрат с помощью разрастания сети гиф (Van Der Wal et al., 2013). Грибные гифы являются эффективным переносчиком воды и растворенных минеральных элементов питания через гетерогенную почвенную толщу: разрастание гиф позволяет многоклеточным микромицетам преодолевать почвенные поры, заполненные воздухом (Yuste et al., 2011) и максимально быстро заселять богатые субстраты (Добровольская и др., 2015). Сапротрофные грибы - ключевые агенты трансформации мертвого органического вещества (Geethanjali, Jayashankar, 2016), их активность может определять до 65% общего микробного дыхания почвы (Joergensen, Wichern, 2008). Наибольшая роль сапротрофных грибов заключается

в их способности к разрушению сложных органических соединений, таких как целлюлоза или лигнин. Существуют отдельные функциональные группы сапротрофных грибов, специализирующиеся на разрушении этих веществ – так называемые белые и бурые гнили (Звягинцев и др., 2005). В качестве отдельных трофических групп сапротрофных грибов принято выделять подстилочных сапротрофов, растущих на растительном опаде различной степени разложенности, древоразрушающих сапротрофов – на мертвой древесине, а также сапротрофные грибы, разрушающие стабилизированные органические соединения, составляющие почвенный «гумус» (Gebauer, Taylor, 1999).

Сапротрофные грибы представлены в почве также и одноклеточными формами (дрожжами), ассоциированными, в основном, с легкодоступными и сахаристыми субстратами, так и многоклеточными формами, образующими колонии с гифальным ростом (Звягинцев и др., 2005). Дрожжи встречаются в составе грибных сообществ разлагающейся древесины (Jimenez et al., 1991) и лесных подстилок (Бабьева и др., 1977). Одноклеточные микромицеты, обладающие дрожжевым ростом, также являются компонентами сообществ органогенных горизонтов почв (Бабьева, Горин, 1987); с глубиной их численность резко снижается, а распространенность имеет локусный характер и часто приурочена к эфемерным легкодоступным субстратам (Чернов, 2018).

Микоризные грибы представляют собой группу почвенных грибов – макромицетов и гломеромицетов, образующих симбиоз с растениями (Brundrett, Tedersoo, 2018). Основными экологическими функциями микоризных грибов являются снабжение растений-хозяев элементами питания и водой, что приводит к увеличению устойчивости видов растений, образующих микоризу по сравнению с не-микоризными (Smith et al., 2015). Наличие микоризных растений способствует увеличению продуктивности растительных сообществ (Tedersoo et al., 2020; Van Der Heijden et al., 2015). Получая углеродное питание от растений-хозяев, микоризные грибы используют его как для активного экстраматрикулярного роста (то есть развития свободнорастущего мицелия в

толще почвы), так и для продукции большого количества экзометаболитов (Smith, Read, 2010), участвующих в трансформации минеральных (Martino, Perotto, 2010) и органических веществ почвы (Кураков, 2015; Frey, 2019; Lindahl, Tunlid, 2015). Следует отметить способность микоризных грибов к высвобождению и частичной ассимиляции почвенного органического вещества, связанного с минеральной матрицей (Deckmyn et al., 2014). По некоторым оценкам, микоризные грибы получают от растений-хозяев до 30% производимых ими углеводов, одновременно снабжая растения минеральным азотом более чем на 70% от общей потребности (Hobbie, Hobbie, 2006; Smith, Read, 2010). Различные группы микоризных грибов способны осваивать лишь некоторые пулы органического азота в почве: например, эктомикоризные грибы, как правило, ограниченно способны разлагать водорастворимые полифенольные комплексы, в то время как арбускулярно-микоризные грибы успешно их ассимилируют (Bending, Read, 1997; Smith, Read, 2010). Микоризные грибы также активно потребляют и передают растениям фосфор, входящий в состав органического вещества почвы (Bending, Read, 1995; Leake et al., 2004), сохраняя в своей биомассе не более 20 % от его общего потребления (Colpaert, Verstuylft, 1999; Wells, Boddy, 1995). Физиологическая активность мицелия микоризных грибов в почве также высока: выделяемый ими углекислый газ составляет около 30% совокупного почвенного дыхания в лесных почвах (Söderström, Read, 1987) или около 40% углерода, поступающего в корни растений-хозяев (Nottingham et al., 2010).

На основании морфологии структур, формируемых гифами в корневых окончаниях – непосредственной точке развития симбиоза, а также таксономической принадлежности растений и грибов-участников симбиоза, выделяется несколько типов микоризы. Наиболее часто встречаемыми типами являются эктомикориза и микориза арбускулярного типа, образующаяся единственным порядком грибов *Glomales* с травянистыми растениями и некоторыми древесными растениями. Также выделяют некоторые высокоспецифичные виды микориз – эрикоидного типа, формируемую

растениями семейства *Ericaceae*, а также микоризу орхидных, характерную для растений семейства *Orchidaceae* (Frąc и др., 2018; Read, 1992). Два первых типа микоризы (арбускулярная и эктомикориза) являются наиболее массовыми и доминируют во многих экосистемах (Brundrett, Tedersoo, 2018), им посвящено наибольшее количество детальных таксономических и экологических исследований. Арбускулярно- и эктомикоризные грибы наиболее часто включаются в генерализованные модели потоков вещества и энергии в почвенных пищевых сетях (Treseder, 2016). Например, в некоторых моделях пищевых сетей учтена способность не только сапротрофных, но и эктомикоризных грибов к разрушению почвенного органического вещества (Vries de, Caruso, 2016; Baskaran et al., 2017) и способность эктомикоризных грибов к косвенному влиянию на микробные сообщества почвы в целом, через изменение пулов почвенного органического вещества (Baskaran et al., 2017). Одна из самых масштабных и детальных моделей функционирования экосистем – KEYLINK, включает отдельные потоковые параметры для сапротрофных и микоризных грибов как при разложении почвенного органического вещества, так и в качестве пищевого субстрата для почвенных беспозвоночных (Flores et al., 2021).

Приблизительно 90% первичной продукции лесных экосистем попадает в почву в виде мертвого органического вещества (Sebrian, 1999) или корневых выделений живых растений (Högberg et al., 2001). Процессы дельнейшей минерализации, торфо- или гумусообразования регулируются взаимодействиями между функциональными группами почвенных организмов (Averill, Hawkes, 2016; Crowther et al., 2019). В качестве связующего звена между наземной растительностью и детритными почвенными пищевыми сетями, микоризные грибы играют ключевую роль в данных процессах (Clemmensen et al., 2013). Поскольку микоризные грибы получают большую часть углеродного питания от живых растений (по аналогии с пастбищными пищевыми сетями) а не из мертвого органического вещества почвы (Godbold et al., 2006), они формируют дополнительный поток поступления «зеленого» углерода в почвенные пищевые

сети (Pollierer et al., 2012). Однако, по некоторым оценкам, только около 25-50% углерода почвенного микоризного мицелия составляет углерод, полученный из корней растений, а остальная часть является продуктом разложения мертвого органического вещества почвы (Godbold et al., 2006). Сапротрофные грибы, в свою очередь, являются важнейшим компонентом «коричневых» (детритных) пищевых сетей, участвуя в разложении растительных остатков и будучи важнейшим источником питания для почвенной мезо- и макрофауны (Pollierer, Scheu, 2021).

Наличие грибов в рационе показано для подавляющего большинства групп почвенных животных: личинок двукрылых (Remén, 2010), коллембол (Chahartaghi et al., 2005), клещей (Hubert et al., 2004; Maraun et al., 2003), протур (Bluhm et al., 2019) и нематод (Kudrin et al., 2015; Ruess et al., 2002). Отмечены трофические связи с грибами для многих представителей макрофауны, например дождевых червей (Bonkowski et al., 2000), жуков (Lipkow, Betz, 2005), мокриц (Rossi, Fano, 1979), брюхоногих моллюсков (Keller, Snell, 2002). Тем не менее, многие аспекты трофической активности почвенных микофагов остаются слабо исследованными. Результаты лабораторных экспериментов по определению пищевых предпочтений почвенных беспозвоночных предполагают, что коллемболы (Visser, Whittaker, 1977; Moore et al., 1987) и панцирные клещи (Maraun et al., 1998; Schneider, Maraun, 2005) предпочитают мицелий темноокрашенных сапротрофных микромицетов, в частности, представителей родов *Cladosporium*, *Alternaria*, *Ulocladium* (Maraun et al., 2003; Schneider, Maraun, 2005). С другой стороны, экспериментальных данных о питании почвенных животных микоризным мицелием крайне мало; этот вопрос будет рассмотрен ниже в отдельном разделе.

1.5. Взаимодействие микоризных и сапротрофных грибов в почве

Несмотря на различия в основных выполняемых функциях, микоризные и сапротрофные грибы имеют большое количество общих черт, связанных как с

морфологией (что является следствием гифального строения колоний), так и с общностью осваиваемого субстрата (органическое вещество почвы).

И сапротрофные, и эктомикоризные грибы образуют плотные мицелиальные структуры – ризоморфы и мицелиальные тяжи, используемые для освоения больших объемов почвы (Звягинцев и др., 2005; Cairney, Meharg, 2002). Обе группы грибов используют мицелиальные тяжи для эффективного распределения и сохранения питательных веществ в мицелии, а также для транспортировки питательных веществ и метаболитов между разными участками колонии (Leake et al., 2004; Wells, Boddy, 1990). Такие структурные сходства при совместном обитании неизбежно приводят к конкурентным процессам в сообществах.

Взаимоотношения колоний эктомикоризных и сапротрофных грибов в почве часто носит избегательный характер. Показано, что трансфер продуктов фотосинтеза от растения-хозяина в зону краевого роста колонии микоризного гриба прекращается (Bending, Read, 1995) или уменьшается (Leake et al., 2001) при контакте с колонией сапротрофного гриба - происходит перераспределение потоков в другие части колонии (Bending, Read, 1995). Присутствие сапротрофных грибов может замедлять микоризацию корней растений (Pereira и др., 2012; Shaw et al., 1995). Для арбускулярно-микоризных грибов показан меньший антагонизм по отношению к сапротрофным грибам; описан эффект стимулирования микоризации корней травянистых растений в присутствии сапротрофных макромицетов (Garcia-Garrido et al., 1998). В свою очередь, влияние арбускулярно-микоризных грибов на сапротрофные микромицеты в почве может быть более интенсивным в присутствии почвенных беспозвоночных (Tiunov, Scheu, 2005) или в условиях химического загрязнения почвы (Lagos et al., 2018).

Одним из наиболее детально описанных конкурентных процессов между микоризными и сапротрофными грибами в почве можно назвать антагонистическую активность эктомикоризных грибов по отношению к

сапротрофным микромицетам в конкуренции за богатое азотом и фосфором почвенное органическое вещество (Bending, Read, 1995; Bodeker et al., 2016). Микоризные грибы, в отличие от сапротрофных, способны к освоению иммобилизованного фосфора минеральной части почвы (Leake et al., 2004), а сапротрофные грибы, по-видимому, более успешно осваивают древесные остатки (Lindahl et al., 2001). Конкурентный потенциал как микоризных, так и сапротрофных грибов видоспецифичен (Baar, Stanton, 2000; Lindahl et al., 2001).

Взаимоотношения микоризных и сапротрофных грибов оказывают непосредственное влияние на динамику почвенного углерода (Hättenschwiler et al., 2005). Существуют три основные гипотезы, описывающие механизмы трансформации почвенного органического вещества микоризными грибами (Verbruggen et al., 2017). Первая гипотеза заключается в использовании почвенного органического углерода в качестве альтернативный источника вещества и энергии при низком уровне фотосинтеза у растений-хозяев (Kuiper, 2017; Courty et al., 2008). Второе мнение описывает разложение почвенного органического вещества микоризными грибами для извлечения азота и фосфора и дальнейшего частичного поглощения углеродных соединений как побочного продукта (Leake et al., 2004; Verbruggen et al., 2017). Третья гипотеза продолжает вторую и описывает стимулирующее воздействие микоризных грибов на сапротрофные микромицеты почвы путем создания пула легкодоступных органических соединений. В частности, показано, что наибольшая активность микоризных грибов по разрушению органического вещества почвы происходит при высокой активности фотосинтеза у растений-хозяев (Kuzyakov et al., 2000). Арбускулярно-микоризные грибы, по-видимому, проявляют ещё большее стимулирующее воздействие на сообщество почвенных микромицетов, так как их экссудаты содержат большое количество сахаров (Hooker et al., 2007).

Отмерший мицелий микоризных грибов также может стимулировать развитие сапротрофов, представляя собой не слишком богатый, но обильный субстрат. Формирование специфического пула микроорганизмов-деструкторов

некромассы микоризных грибов до конца не изучено, однако показано, что она представляет собой более бедный субстрат по сравнению с некоторыми темноокрашенными микромицетами (Maillard et al., 2020) и заселяется специфическим сообществом микроорганизмов-деструкторов, часто имеющих развитый ферментативный аппарат для разрушения труднодоступных соединений, в том числе меланинов и хитина. Таким образом, некромасса микоризных грибов вносит вклад в «медленный» (трудноразлагаемый и труднотрансформируемый) пул почвенного органического вещества (Beidler et al., 2020; Fernandez, Kennedy, 2018; Maillard et al., 2020).

1.6. Вклад микоризных грибов в формирование и трансформацию почвенного органического вещества

Важность микоризных грибов как отдельного компонента почвенных систем была признана к середине XX века (Kelley, 1950; Rayner, Levisohn, 1941; Stone Jr, 1950). Ранее преобладало мнение, что условия минерального питания растений в основном определяются протяженностью и геометрией корневых систем (Hatch, 1937; Kelley, 1950). Однако в целом высокопродуктивные леса, доминантные виды растений в которых образуют эктомикоризу, имеют небольшую, по сравнению с травянистыми растениями, удельную площадь и густоту корневых систем, которые далеко не всегда проникают на большую глубину почвы. Таким образом, эффективное освоение почвы древесными растениями во многом связано с микоризным симбиозом (Newman, 1969; Smith, Read, 2010). Несмотря на различную физиологию и морфологию, микоризные грибы двух основных групп выполняют схожие функции в питании растений-хозяев, мобилизуя фосфор и азот из органических и органоминеральных соединений почвы (Rineau et al., 2013; Teotia et al., 2017). Одно из основных различий заключается в способности эктомикоризных грибов к более эффективному разложению почвенного органического вещества, в то время как арбускулярно-микоризные грибы выполняют, по большей части, транспортные функции. Отчасти микоризный мицелий может считаться продолжением корня растения, способным проникать

на большие расстояния в почве и осваивать большой объем доступных веществ (Vries de, Caruso, 2016; Moore et al., 2015; Smith, Read, 2010). Различная морфология мицелия микоризных грибов может определять стратегии в освоения субстрата и выражаться в различной протяженности мицелия в почве (Weigt et al., 2012). С другой стороны, недавнее исследование показало, что «типы освоения субстрата» («exploration types») микоризных грибов (Agerer, 2001) связаны не с конкретным субстратом, а с интенсивностью его освоения (Jørgensen et al., 2022).

Ранние работы фиксировали суммарную длину мицелия микоризных грибов в пределах от 300 до 2000 мм/мм корней растения-хозяина (Jones et al., 1991; Read, Boyd, 1986; Rousseau et al., 1994), либо от 50 до 6400 мм / г сухой почвы (Finlay, Söderström, 1989; Ekblad et al., 2013; Leake et al., 2004; Read, Boyd, 1986; Rousseau et al., 1994). По более современным оценкам, чистая первичная продукция мицелия микоризных грибов в лесных почвах может составлять до 1 кг углерода на квадратный метр в год, либо 100 – 940 кг сухого вещества на гектар в год (Cairney, 2012; Ekblad et al., 2016; Godbold et al., 2006; Wallander et al., 2004). В мицелий эктомикоризных грибов может поступать до 17% от общего количества ассимилированного растением углерода в тундрах и бореальных лесах (Hobbie, Hobbie, 2006; Smith, Read, 2010), и до 34-35% в хвойных и широколиственных лесных экосистемах умеренного пояса (Allen, Kitajima, 2014; Frey, 2019; Ouimette et al., 2020). При этом, интенсивность роста и развития мицелия микоризных грибов прямо зависит от интенсивности фотосинтеза растений-хозяев (Söderström, Read, 1987). Потребление азота эктомикоризными грибами, в свою очередь, также велико: до 50% нитратов, освобождаемых при деструкции органического вещества в почвах бореальных лесов перехватывается мицелием, большая часть передается растениям-хозяевам, а потери азота и фосфора из органического вещества почвы существенно снижаются благодаря деятельности эктомикоризных грибов (Lindahl et al., 2007). С другой стороны, в бедных почвах интенсивное поглощение азота эктомикоризными грибами может привести в

лимитации сообществ доступностью азота (Högberg et al., 2017; Näsholm et al., 2013).

Вследствие отсутствия развитого экстраматрикулярного мицелия, сухая биомасса арбускулярно-микоризных грибов обычно относительно невелика. По отдельным оценкам, она может составлять от 2 мкг до 50 мг на грамм сухой почвы для безлесных систем (Olsson et al., 1999; Jiang et al., 2020; Soudzilovskaia et al., 2015). Для некоторых тропических лесов, где арбускулярно-микоризные грибы являются доминантными симбионтами древесных видов растений, суммарная длина экстраматрикулярного мицелия арбускулярных грибов может достигать от 2 до 34 м/г сухой почвы (Camenzind, Rillig, 2013), а прирост – до 1.3 м/см³ почвы в день (Lovell et al., 2004). Колонизация корней травянистых растений арбускулярно-микоризными грибами в ряде случаев достигает 80% и выше (Jiang et al., 2020; Treseder, Cross, 2006). Высокая степень распространения арбускулярной микоризы в травянистых системах, а также наличие широкое распространение связанных с арбускулярной микоризой древесных растений в тропиках (Tedersoo et al., 2010) позволяет говорить о глобальной биомассе экстраматрикулярного мицелия арбускулярно-микоризных грибов в пределах от 1.5 до 5 Пг (петаграмм) и оценивать поток углерода, получаемый арбускулярной микоризой от растений хозяев в размерах до 10% общего количества углерода, зафиксированного растениями (Vago et al., 2000; Smith, Read, 2010; Treseder, Cross, 2006). Эти показатели более чем в два раза превышают оценки поступления первичной продукции растений в почву путем ризодепозиции (Pausch, Kuzyakov, 2018).

Невысокая продолжительность жизненного цикла мицелия микоризных грибов способствует образованию большого количества некромассы в почве. По некоторым данным (Grandy, Neff, 2008), грибная некромасса вносит огромный вклад в формирование стабилизированного органического вещества почвы (Kögel-Knabner, 2002) и депонирует значительное количество питательных веществ, в первую очередь, органического азота (Frey, 2019; Simpson et al., 2007).

В экосистемах, где доминантом выступают эктомикоризные грибы, более половины новообразованного органического вещества почвы может быть представлено некромассой экстраматрикулярного грибного мицелия (Clemmensen et al., 2013; Godbold et al., 2006).

Устойчивость некромассы эктомикоризного мицелия выше, чем у растительных остатков или бактериальной биомассы (Schweigert et al., 2015), хотя основные компоненты грибных клеточных стенок - β -глюканы и хитин - относительно лабильны по сравнению с другими компонентами (Fernandez, Koide, 2012; Kögel-Knabner, 2002) и сравнительно легко включается в обменные процессы микроорганизмов (Zeglin, Myrold, 2013) с дальнейшим образованием большого спектра побочных органических продуктов (Frey, 2019). Наиболее сложным и мало гидролизуемым соединением, обуславливающим высокую устойчивость некромассы микоризных грибов, является меланин, требующий наличия пероксидазных ферментов для его ассимиляции (Kögel-Knabner, 2002). Содержание меланина в мицелии различных видов грибов различается, темпы деструкции некромассы обратно пропорциональны его концентрации (Fernandez et al., 2016; Fernandez, Kennedy, 2018; Frey, 2019). Таким образом, содержание в мицелии меланина может быть основным фактором, определяющим скорость деструкции некромассы грибов в почве (Clemmensen et al., 2013).

1.7. Что известно о питании почвенных беспозвоночных микоризными грибами

1.7.1. Питание беспозвоночных плодовыми телами микоризных грибов

Плодовые тела сапротрофных и микоризных грибов заселяются большим числом таксономически разнообразных беспозвоночных: двукрылых (Diptera), жуков (Coleoptera), коллембол (Collembola), различных клещей (Acari) и других. В настоящее время только для двукрылых известно более 700 (Кривошеина, 2008), а для жесткокрылых – более 1100 (Островерхова, Островерхова, 2007) видов, чьи циклы развития связаны с плодовыми телами грибов. При этом трофическая

специализация двукрылых, населяющих плодовые тела грибов, также различна: это могут быть микофаги или сапромикофаги, а также хищники, выступающие в роли факультативных микобионтов (Papp, 1972; Кривошеина, 2008).

Появление грибоядных личинок двукрылых (Кривошеина, 2008; Чернакова, 2021) и стафилинид (Войтенкова, 2018) на плодовых телах грибов-макромицетов, в том числе микоризных, сезонно, и коррелирует с погодными условиями. Периодические различия в сезонности появления плодовых тел грибов и заселения их беспозвоночными связываются с наличием у последних диапауз в циклах развития (Островерхова-Плотникова, 1964). Разные виды микоризных грибов заселяются беспозвоночными с разной интенсивностью; средние показатели заселенности напочвенных плодовых тел микоризных грибов превышают 50%, а в ряде случаев 70% (Пестовский, 2010; Степанов и др., 2018; Чернакова, 2021).

1.7.2. Питание беспозвоночных мицелием микоризных грибов

Трофическая связь с мицелием микоризных грибов периодически подтверждается для отдельных групп почвенной мезо- и макрофауны, при этом таксономическая детализация от исследования к исследованию широко варьирует: от уровня отрядов до уровня видов. Питание трех видов панцирных клещей (*Oribatula tibialis*, *Northrus silvestris* и *Carabodes femoralis*) мицелием (Schneider, Maraun, 2005), а также мокриц плодовыми телами и мицелием микоризных грибов (Thomas, Thomas, 2022) показано в лабораторных экспериментах. Встречаются отдельные упоминания питания жуков (Coleoptera) семейств Erotilidae и Mucetophagidae грибным мицелием, однако без указаний его экологических характеристик (Сычев и др., 2008). Большинство известных оценок взаимодействий беспозвоночных с мицелием микоризных грибов в природных условиях косвенны и представлены в виде зависимостей численности или биоразнообразия беспозвоночных от присутствия или обилия мицелия микоризных грибов в почве. Выявление трофических связей почвенных

беспозвоночных с мицелием микоризных грибов в полевых условиях требует проведения манипуляционных полевых экспериментов, а затем обработки их результатов с использованием лабораторных инструментальных методов. Так, в эксперименте с использованием мезокосмов и саженцев деревьев, инокулированных микоризными грибами, численность некоторых панцирных клещей (*Oppiella nova*, *Tectocephus velatus*) увеличивалась в присутствии микоризных грибов (Remén et al., 2010). Для единичных видов, в том числе коллембол *Micranurida pygmaea*, протур *Eosentomon* sp. (Malmström, Persson, 2011) и орибатид *Eulohmannia ribagai*, *O. nova* и *O. maritima* (Remén et al., 2008) также показано снижение численности при угнетении корней деревьев и мицелия микоризных грибов.

Трофические связи различных беспозвоночных с микоризными грибами показаны в последние годы с использованием изотопного анализа. Такие исследования проведены, в частности, для протур (Protura) (Bluhm et al., 2019) и коллембол (Collembola) (Díaz-Aguilar et al., 2021; Fujii et al., 2021). Для некоторых коллембол с использованием молекулярно-генетического анализа содержимого кишечника выявлены спорадические трофические связи с мицелием арбускулярно-микоризных грибов (Chen et al., 2022). Однако в других экспериментах таких взаимодействий не выявлено, что позволяет говорить о большой лабильности почвенных микофагов по отношению к пищевым ресурсам (Parker et al., 2022). По-видимому, на экосистемном уровне можно говорить о наличии трофических взаимодействий почвенных беспозвоночных и микоризных грибов «в целом», однако сила таких связей остается предметом дискуссий (Vleminckx et al., 2019). Так, в одной из недавних работ роль микоризных грибов в питании почвенных беспозвоночных оценена в пределах одного-двух процентов от общего количества потребляемого ресурса (Li et al., 2022).

1.7.3. Нетрофические взаимодействия грибов и беспозвоночных животных в почве

Взаимодействия почвенных беспозвоночных с грибами не ограничиваются отношениями в паре «пища-потребитель». Деятельность почвенных беспозвоночных часто способствует распространению грибных спор в почвенной толще и увеличивает прирост общей биомассы мицелия (Bretherton et al., 2006; Janowski, Leski, 2022). В частности, перенос спор эктомикоризных и сапротрофных грибов показан для коллембол и орибатид (Renker et al., 2005; Vašutová et al., 2019). Арбускулярно-микоризные грибы расселяются в почве преимущественно с помощью дождевых червей, многоножек и мокриц, переносящих их споры в кишечниках (Vašutová et al., 2019). Споры разных видов грибов имеют разнонаправленный отклик на пассаж через кишечник беспозвоночных (Бызов, 1998; Кураков и др., 2016), но в основном проходят неизменными или подавляются (Бызов, 2005; Хомяков и др., 2007; Vyzov et al., 2007).

Почвенные микохаги могут влиять на конкурентные взаимодействия в грибном сообществе через избирательное питание сапротрофным или микоризным мицелием (Tordoff et al., 2011). Активное потребление беспозвоночными доминантных микоризных или сапротрофных грибов в одной системе может предотвратить вытеснение менее конкурентоспособных видов (Crowther, A'Bear, 2012).

Реакция растений на присутствие почвенных беспозвоночных-микофагов говорит о наличии тесной связи между трофическими взаимодействиями в ризосфере и процессами в тканях растений (Graf et al., 2019). Показано наличие растительных метаболитов, передающихся в микоризный мицелий для защиты от микофагов (Duhamel et al., 2013). Выявлено также не прямое воздействие микоризы на наземных беспозвоночных-фитофагов: в среднем, число фитофагов на растениях, образующих микоризу, выше, хотя это не влечет снижения

биомассы растений. Эти явления связывают в первую очередь с эффективным обеспечением микоризованных растений водным и минеральным питанием (Koricheva et al., 2009).

1.8. Методы оценки продукции мицелия микоризных грибов

Сходная морфология и одновременное обитание в сложной гетерогенной среде почвы делают дифференциацию гиф грибов различных экологических групп непростой задачей (Wallander et al., 2013). Эктомикоризные грибы, в отличие от арбускулярно-микоризных, не образуют единой монофилетической клады (Tedersoo et al., 2010), что делает невозможным применение единого генетического маркера для оценки обилия грибов этой группы. Применение биохимических маркеров, входящих в состав клеточной стенки (эргостерол, жирные кислоты) также малоэффективно, поскольку их содержание мало отличается у сапротрофных и микоризных грибов (Kock, Botha, 2020; Olsson et al., 2003). В последние два десятилетия наиболее активно применяется метод вегетационных мешочков, заполненных чистым песком (in-growth mesh bags; Wallander et al., 2001), позволяющий получить биомассу мицелия микоризных грибов, свободную от корней растений, почвенного органического вещества и мицелия сапротрофных грибов (Wallander et al., 2013). Однако и этот метод не лишен недостатков; в частности прирост экстраматрикулярного мицелия в вегетационных мешочках может быть отличным от реального прироста мицелия в почве (Jørgensen et al., 2022). Ниже приведено описание большинства существующих на данный момент методов оценки биомассы мицелия микоризных грибов в природных условиях.

1.8.1. Классические методы визуальной оценки биомассы

Ранние методы оценки прироста биомассы экстраматрикулярного мицелия микоризных грибов заключались в использовании неразлагаемого материала, закладываемого в почву или подстилку, и дальнейших подсчетов мицелия, оказавшегося на его поверхности через определенные промежутки времени с

помощью световой или эпифлуорисцентной микроскопии. Наряду с наиболее известными в отечественной школе почвенной микологии стеклами обрастания (Зенова и др., 2002; Молотковский, 1935), в аналогичных целях также применялись пластиковые листы (Орлов, 1957, 1960) и нейлоновая ткань (Lussenhop, Fogel, 1999). Однако подобные методы не позволяли достоверно различать мицелий микоризных и сапротрофных грибов.

Прямые оптические методы, позволяющие проследить развитие мицелия на корнях растений в полевых (Rygiewicz et al., 1997; Stober et al., 2000) или лабораторных (Coutts, Nicoll, 1990) условиях, имеют много методических ограничений и обычно использовались для изучения динамики микоризных окончаний (Pritchard et al., 2008; Treseder et al., 2005), но не для оценки биомассы экстратрикарального мицелия.

1.8.2. Полевые вегетационные методы

Необходимость оценки продукции мицелия микоризных грибов в природных условиях, а также развитие инструментальных методов анализа, во многом обусловило появление методик получения биомассы экстратрикарального мицелия микоризных грибов *in vivo* в почве.

Наиболее популярным методом, используемым в настоящее время по всему миру, является использование вегетационных мешочков (Wallander et al., 2001). Мешки изготавливаются из бионедоступного материала – в большинстве случаев, из полиамидной или полиэфирной ситовой ткани. Швы обычно скрепляются путем склеивания, сшивания или спаивания. Размер ячеек ситовых тканей, используемых для создания таких мешочков, обычно варьирует в пределах от 25 до 50 мкм. Такой диаметр пор сетки предотвращает прорастание внутрь корней растений, но не грибного мицелия (Wallander et al., 2013). Однако показано, что корни некоторых растений, в частности, представителей семейства Ericaceae, могут иметь диаметр всего 20 мкм (Bonfante-Fasolo, Gianinazzi-Pearson, 1979), что нужно учитывать при разработке дизайна полевых экспериментов.

Вегетационные мешочки могут иметь разную форму; при проведении полевых исследований их обычно закладывают на границе органического и органоминерального или минерального горизонтов почвы. Такое расположение максимизирует прирост мицелия микоризных грибов, так как их обилие на границе горизонтов часто выше, чем в самом органическом горизонте (Lindahl et al., 2007; Rosling et al., 2003). Важным преимуществом метода считается присутствие в вегетационных мешочках молодой и активной биомассы экстраматрицального мицелия и минимальное обилие некромассы (Ekblad et al., 2013; Wallander et al., 2013).

Для оценки прироста мицелия на разной глубине (Kjøller, 2006) или в сезонной динамике (Nilsson et al., 2005; Queralt-Azcona et al., 2017) используют мешочки-монолиты или же цилиндрические полевые мезокосмы, изготовленные из металла или пластика с «окошками» из ситовой ткани (in-growth cores, (Hendricks et al., 2016; Wallander et al., 2013). Такая конструкция позволяет сравнивать отдельные экспериментальные варианты в рамках площадки (с пересчетом биомассы на объем субстрата). Жесткие цилиндрические конструкции могут быть извлечены и заменены с минимальным воздействием на окружающую почву. Подобная конструкция также может быть использована для предотвращения развития мицелия внутри мезокосмов путем их вращения (Johnson et al., 2001, 2002). Однако физико-химические параметры субстрата внутри мезокосмов с монолитными стенками могут быть отличны от окружающей почвы даже при использовании её в качестве наполнителя мезокосмов (Wallander et al., 2013), что влияет на прирост биомассы микоризного мицелия (Hestrin et al., 2022).

В качестве субстрата в вегетационных мешочках обычно используется прокаленный промытый кислотой кварцевый песок (Wallander et al., 2001). В отдельных исследованиях также применялись иные минеральные субстраты, например биотит или апатит (Hagerberg et al., 2003; Potila et al., 2009). Использование чистого кварцевого песка в сетчатых мешках может влиять на

рост мицелия и искажать оценки его продукции и биомассы (Hendricks et al., 2006). Некоторые эктомикоризные грибы, по-видимому, активнее заселяют определенные типы субстрата – в частности, грибы *Cortinarius* избегают роста в минеральных горизонтах, активно заселяя органические горизонты почвы (Read, Perez-Moreno, 2003). Таким образом, даже обильно образуя микоризу, эти грибы редко встречаются в вегетационных мешочках, в то время как для других родов, например *Xerocomus*, наблюдается обратная ситуация (Kjøller, 2006; Kjøller et al., 2012). Кроме того, наличие обширного порового пространства в заполненных песком вегетационных мешочках может оказывать стимулирующее влияние на прирост в них экстраматрикулярного мицелия даже тех микоризных грибов, чей мицелий очень ограниченно встречается в почве (Jørgensen et al., 2022). Таким образом, сообщество микоризных грибов, активно заселяющих вегетационные мешочки, может не полностью отражать разнообразие этой функциональной группы в окружающей почве. Все вышеописанные причины, в сочетании с мозаичностью почвенных свойств и неравномерностью распространения мицелия, приводят к большим различиям в оценках прироста биомассы мицелия. Так, годовой прирост мицелия в сходных экосистемах оценивается в диапазоне от 12 до 1350 кг/га (Wallander et al., 2013). Несмотря на описанные выше ограничения, метод вегетационных мешочков остается наиболее распространенным подходом, поскольку только он позволяет эффективно отделять микоризный мицелий от сапротрофного. Последний почти отсутствует в вегетационных мешках (Wallander et al., 2001).

Время инкубации вегетационных мешочков в почве обычно составляет один вегетационный сезон, так как этот срок предоставляет данные о чистой первичной продукции экстраматрикулярного мицелия микоризных грибов за год. Более длительный инкубационный период осложняет оценку биомассы за счет формирования, разложения и частичного освоения некромассы мицелия и приводит к систематическим ошибкам (Wallander et al., 2013). Однако для исследований, включающих оценку динамики прироста мицелия (Nilsson et al., 2005; Queralt-Azcona et al., 2017) потоковых величин (Kjøller et al., 2012) или

реакции мицелия на внесение различных веществ (Lilleskov et al., 2002; Nilsson, Wallander, 2003; Teste et al., 2016), время инкубации может быть уменьшено, а в случае оценки трансформации и ассимиляции микоризными грибами минеральных компонентов (Gryndler et al., 2006; Hagerberg et al., 2003; Potila et al., 2009) – увеличено.

1.8.3. Лабораторные методы

До 90-х годов XX века основные методические наработки в области извлечения мицелия из песчаного субстрата заключались в комбинировании методик флотации и фильтрации. Для визуальной оценки обилия мицелия была предложена категориальная шкала, описывающая стадии проникновения мицелия в субстрат: 0 – мицелия не выявлено, 1 – единичные нити, 2 – заполнение без агрегации, 3 – заполнение с агрегацией субстрата (Korkama et al., 2007). Однако данная методика не получила широкого распространения. Более перспективным вариантом представляется использование прямой фильтрации-гравиметрии для измерения биомассы грибного мицелия, получаемого из вегетационных мешочков, однако данная методика только тестировалась некоторыми авторами (Hagerberg et al., 2003; Korkama et al., 2007; Wallander et al., 2004). Подавляющее же число современных исследований, связанных с оценкой биомассы мицелия микоризных грибов, использует инструментальные методы оценки содержания в образце того или иного биохимического маркера (ДНК, хитина и др.) с последующим пересчетом полученных величин в биомассу (Ekblad, Näsholm, 1996; Murugan et al., 2014) либо же прямым анализом полученных величин (Adamczyk et al., 2020). Ниже описаны основные инструментальные методы, которые применяются для оценки биомассы извлеченного из почвы мицелия, а также биомассы мицелия в вегетационных мешках или непосредственно в почве.

1.8.4. Оценка биомассы мицелия по содержанию хитина

Хитин присутствует в грибах в качестве основного компонента клеточных стенок и является одним из наиболее надежных биомаркеров, используемых для оценки их продукции в почве (Joergensen, Wichern, 2008). Содержание

глюкозамина определяется с использованием хроматографических методов (Ekblad et al., 1998; Wallander et al., 2013). Традиционно хитин считается относительно трудноразлагаемым веществом (Fernandez et al., 2016), однако результаты современных исследований показывают достаточно быстрое его разложение в почве (Drigo et al., 2012; Fernandez, Koide, 2012). Обилие «свободного» хитина, поступающего из не-грибных источников (в частности, экзоскелетов беспозвоночных животных), составляет менее 0.5% от биомассы почвенных грибов (Simpson et al., 2004), что минимизирует возможные ошибки измерений.

1.8.5. Оценка биомассы мицелия по содержанию эргостерола

Вторым биохимическим маркером, широко используемым для оценки грибной биомассы, является эргостерол (Djajakirana et al., 1996; Hagerberg et al., 2003; Karliński et al., 2007; Wallander et al., 2001; Zhao et al., 2005). Эргостерол - липид, содержащийся практически исключительно в мембранах живых клеток грибов: этот биомаркер, как правило, не синтезируется растениями и животными и присутствует лишь в небольших количествах в некоторых микроводорослях (Wallander et al., 2013; Weete, 1989). После отмирания грибного мицелия, эргостерол достаточно быстро разлагается в почве (Wallander, Nylund, 1992). Разделение выделенного из грибного мицелия эргостерола на свободную и этерифицированную (связанную) формы и отдельный анализ их содержания сам по себе (Wallander et al., 2013) или же в комбинации с анализом содержания хитина (Ekblad et al., 1998) используется для выявления соотношения биомассы и некромы мицелия микоризных грибов в почве, так как этерифицированная форма эргостерола более стабильна, чем свободная (Yuan et al., 2008). В пробах мицелия, получаемых из вегетационных мешочков, большая часть эргостерола (90%) представлена свободной формой. В почве, в свою очередь, преобладает этерифицированная форма (Wallander et al., 2010).

1.8.6 Оценка биомассы мицелия по содержанию жирных кислот

Жирные кислоты фосфолипидов (PLFA) являются ещё одним популярным биомаркером для анализа грибной биомассы (Frostegård, Vååth, 1996; Joergensen, 2022; Kaiser et al., 2010). Они являются важными компонентами клеточных мембран, и в то же время быстро разлагаются в почве после гибели клеток (Frostegård et al., 2011). В целом, метод оценки содержания жирных кислот используется для анализа биомассы тех или иных групп организмов в почве и других образцах и не уникален для грибов.

Несмотря на присутствие не только в грибах, но и в других организмах (Frostegård et al., 2011; Schoug et al., 2008; Wallander et al., 2013), две PLFA - 18:2 ω 6,9 (Dembitsky и др., 1994; Wassef, 1977) и 18:1 ω 9 (Brondz et al., 2004; Ruess et al., 2002) широко используются для оценки биомассы грибов. Их концентрации обычно хорошо коррелируют (Frostegård et al., 2011).

Жирная кислота 16:1 ω 5, встречающаяся по большей части у арбускулярно-микоризных грибов (Olsson et al., 1995), используется для оценки их присутствия и биомассы в корнях растений и почве (Ngosong et al., 2012). Однако показано, что данная PLFA встречается также у бактерий (Nichols et al., 1986). Недавние исследования показывают, что большая часть жирных кислот, определяемых в арбускулярно-микоризных грибах, синтезируются в растениях-хозяевах (Luginbuehl et al., 2017).

1.8.7. Оценка биомассы мицелия по содержанию ДНК

Ещё одним методом, всё более широко применяемым для количественной оценки содержания грибов в почве, является количественная полимеразная цепная реакция (qPCR, real-time PCR, rtPCR). Метод хорошо себя зарекомендовал для количественной и качественной оценки биомассы арбускулярно-микоризных грибов (Thonar et al., 2012); для них разработана отдельная пара селективных праймеров (Stevens et al., 2020). В настоящее время qPCR стала ведущим методом при анализе грибных сообществ корней растений (Bodenhausen et al., 2021;

Janoušková et al., 2015; Knecht et al., 2016) и почвы в луговых экосистемах (Heller, Carrara, 2022). Как отмечено выше, использование генетических маркеров для оценки биомассы эктомикоризных грибов связано с намного большими затруднениями.

1.9. Манипуляционные экологические эксперименты

Манипуляционные полевые эксперименты, направленные на изменение какого-либо фактора окружающей среды или пищевого ресурса, являются одним из основных способов изучения экологических взаимодействий. При исследовании почвенных пищевых сетей, наиболее часто используются манипуляционные эксперименты, включающие привнесение или исключение одного или нескольких базовых пищевых ресурсов. Наблюдаемый отклик исследуемых таксонов выражается в изменении обилия, либо инструментально изменяемых параметров (изотопного состава, состава жирных кислот и других). Для оценки важности корневого углерода и мицелия микоризных грибов в почвенных пищевых сетях и напряженности микоризного канала почвенных пищевых сетей, наиболее часто применяются эксперименты, физически ограничивающие поступление углерода в корни. К таким экспериментам относятся подрезка корней или флэзмы деревьев.

1.9.1. Подрезка корней древесных растений (окапывание)

Изоляция участка лесной почвы от корней деревьев траншеями (окапывание, trenching) относится к классическим методам экспериментальной почвенной экологии (Romell, 1938). Эксперименты с подрезкой корней стали основой для формирования представлений о роли микоризных грибов в функционировании лесных экосистем. В частности, они были использованы для изучения сукцессий микоризных грибов (Last et al., 1987).

Изолированные от корней участки почвы имеют гидрофизический режим, в разной степени отличный от окружающих территорий, за счет отсутствия

потребления воды корнями растений и мицелием микоризных грибов. Микробная активность на изолированных участках может быть повышена за счет высвобождения большого количества органического вещества почвы в виде некромассы корней и мицелия микоризных грибов. Содержание растворимых соединений азота (в первую очередь, аммонийного и нитратного) также повышается (Vitousek, 1977). Активная деятельность микроорганизмов-деструкторов обеспечивает эффективную минерализацию органического вещества (Babel, 1977; Gadgil, Gadgil, 1974), однако интенсивность почвенного дыхания на окопанных участках в среднем снижается (Fisher, Gosz, 1986), так как вклад корней и ризосферного микробиома в почвенное дыхание очень велик (Kelting et al., 1998).

1.9.2. Подрезка флоэмы древесных растений

Угнетение корней растений и мицелия микоризных грибов также часто производится с использованием подрезки флоэмы деревьев (*girdling*). Этот метод был впервые использован ещё в начале XX века (Baldwin, 1934). Эффект воздействия на почвенную систему во многом аналогичен подрезке корней: описаны снижение почвенного дыхания за счет угнетения корней, микоризных грибов и ризосферного пула микроорганизмов (Ekblad, Högberg, 2001; Högberg et al., 2009; Subke et al., 2004), а также увеличение содержания легкодоступного минерального азота в почве, в частности, в аммонийной форме (Robinson, Morrison, 2001; Casciotti, 2009).

Под деревьями с подрезанной флоэмой закономерно наблюдается снижение обилия плодоношения микоризных грибов. Прерывание потока продуктов фотосинтеза через флоэму к корням растений приводит к резкому снижению содержания сахаров в доступном для микоризы виде (Hobbie, 2006). Плодоношение микоризных грибов (Högberg et al., 2009; Pena et al., 2010), а также общая биомасса мицелия в почве (Subke et al., 2004) также значительно снижаются.

1.10. Изотопный анализ углерода и азота

Изотопами называют атомы одного и того же химического элемента, различающиеся количеством нейтронов в ядре. Атомы разных изотопов одного и того же элемента имеют разные массы, что обуславливает их различную химическую кинетику. Стабильным изотопом называют нерадиоактивный изотоп, а изотопным анализом – определение соотношения различных изотопов в анализируемом веществе.

Активное использование методов изотопного анализа в биологии и экологии началось в последние десятилетия XX века (DeNiro, Epstein, 1978, 1981; Smith, Epstein, 1970), а наиболее активное развитие в этой области метод получил в последние 20 лет. Большинство биогенных макроэлементов (в частности, водород, углерод, азот, кислород, сера), имеют более одного стабильного изотопа. Соотношение стабильных изотопов одного или нескольких элементов позволяет оценить пути превращения вещества и энергии в изучаемой системе (Лебедев, 2022; Fry, 2006). В почвенной зоологии и экологии чаще всего используется изотопный анализ углерода (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Изотопный состав принято выражать в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta X_{\text{образец}} (\text{‰}) = [(R_{\text{образец}} - R_{\text{стандарт}}) / R_{\text{стандарт}}] * 1000$$

где X – это элемент (азот или углерод); R – атомное отношение тяжелого и легкого изотопа в анализируемом образце и стандарте. Международными стандартами для анализа азота и углерода, значения которых приняты за нулевые, являются азот (N_2) атмосферного воздуха и кальцит белемнита PeeDee формации (VPDB) (Tiunov, 2007).

Явление более простого (энергетически эффективного) вовлечения более легкого изотопа в биохимические реакции называют фракционированием (Третьяков и др., 2001). Результатом фракционирования является обогащение или

обеднение конечного продукта реакции тем или иным стабильным изотопом, и эта закономерность активно используется в почвенной экологии для выявления потоковых и трофических процессов в экосистемах (Tiunov, 2007). Величину изотопного фракционирования выражают в промилле (‰) и обозначаются символом Δ , например для трофического фракционирования:

$$\Delta X = \delta X_{\text{потребитель}} - \delta X_{\text{пища}},$$

где X – изотопный состав образца по одному элементу (например, величина $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$). Изотопный состав углерода, менее изменчивый в трофических цепях, чаще используется для определения источника вещества, то есть базового ресурса пищевой цепи. Более лабильный изотопный состав азота является хорошим индикатором интенсивности экологических процессов и определения трофической позиции организмов. Используемые одновременно, изотопные составы углерода и азота позволяют определить трофическую нишу организма, основываясь на разнице изотопного состава различных базовых ресурсов экосистемы и явлении трофического фракционирования изотопов (DeNiro, Epstein, 1978, 1981; Tiunov, 2007; Potapov et al., 2019b).

1.11. Анализ изотопного состава углерода и азота при исследовании почвенных грибов

Впервые изотопный анализ был использован для исследования экологии грибов в полевых условиях около 30 лет назад (Gebauer, Dietrich, 1993). Было показано обогащение плодовых тел эктомикоризных грибов ^{15}N по сравнению с растением-хозяином. Этот феномен был подтвержден во многих последующих работах (Hobbie et al., 1999; Högberg et al., 1996; Taylor et al., 1997, 2003) и стал своеобразной основой «изотопной экологии» грибов (Taylor et al., 2000).

Систематические различия в изотопном составе углерода и азота между плодовыми телами сапротрофных и микоризных грибов называются «mycorrhizal-

saprotrophic divide» (Henn, Chapela, 2001). Феномен «mycorrhizal-saprotrophic divide» широко известен и часто используется для определения принадлежности грибов к той или иной экологической группе (Henn, Chapela, 2001; Kohzu et al., 1999; Trudell, Edmonds, 2004). Микоризные грибы обогащены тяжелым изотопом ^{15}N по сравнению с сапротрофами вследствие биохимического фракционирования растворимых соединений азота при передаче растениям-хозяевам (Martin, Botton, 1993; Taylor, Fransson, 2007) и доступа к источникам минеральных веществ в глубоких горизонтах почвы (Clemmensen et al., 2013; Courty et al., 2008). Сапротрофные грибы в среднем обогащены ^{13}C вследствие биохимических особенностей ассимиляции мертвого растительного органического вещества и гумуса (Hobbie et al., 2020). Различия в изотопном составе микоризных и сапротрофных грибов могут быть связаны и с другими механизмами. Обогащение микоризных грибов ^{15}N можно частично объяснить разницей до 10 ‰ (Taylor et al., 1997) между величинами $\delta^{15}\text{N}$ для аминокислот (белков), и хитина (Hobbie, Högberg, 2012). Микоризные грибы обычно обогащены белками по сравнению с сапротрофными (Altaf et al., 2020), хотя в ряде исследований было показано, что плодовые тела сапротрофных грибов могут иметь высокое содержание общего азота при низких значениях величин $\delta^{15}\text{N}$ (Gil-Martínez et al., 2020; Hobbie et al., 2020; Vaario et al., 2019).

Различные участки плодовых тел грибов различаются по изотопному составу и соотношению обилия общего углерода и азота (C/N). В большинстве случаев шляпки (гименофоры) содержат больше общего азота по сравнению с ножками (Hobbie et al., 2012; Vaario et al., 2019), а также обогащены ^{15}N . Различия между гименофорами и стерильными ножками по величине $\delta^{13}\text{C}$ незначительны. Эта общая тенденция для микоризных и сапротрофных грибов (Hobbie, Agerer, 2010; Taylor et al., 1997; Vaario et al., 2019). Различия объясняются перераспределением вещества внутри грибных организмов. Шляпки грибов содержат больше белка (Bartnicki-Garcia, 1968; Cohen et al., 2014), а содержание в них обедненных ^{13}C липидов мало отличается от такового в ножках (Cherno et al., 2016; Zhang et al.,

2013). Различия в изотопном составе плодовых тел и мицелия грибов остается дискуссионным. Было показано, что мицелий грибов обеднен ^{13}C и ^{15}N по сравнению с плодовыми телами (Handley et al., 1996; Kohzu et al., 2000), однако в другом эксперименте (и на примере других видов) разница между мицелием и плодовыми телами не была обнаружена (Zeller et al., 2007).

Дальнейшие исследования грибов выявили различия в изотопном составе разных видов и экологических подгрупп, таких как подгруппы по способу освоения субстрата эктомикоризных грибов (exploration types, (Hobbie, Agerer, 2010) или приуроченности сапротрофных грибов к тому или иному субстрату (Hobbie et al., 2012; Trudell, Edmonds, 2004). Среди сапротрофных грибов обычно наиболее обогащены ^{13}C и ^{15}N виды, активно разлагающие гумус (так называемые гумусные сапротрофы) (Hobbie et al., 2012, 2020; Tiunov et al., 2015; Trudell, Edmonds, 2004; Trudell et al., 2004).

К сожалению, описанные выше систематические различия в изотопном составе сапротрофных и микоризных грибов не носят универсальный характер. Отдельные виды или образцы микоризных и сапротрофных грибов могут быть близки по изотопному составу. Это сходство может быть обусловлено потреблением одинакового органического субстрата (Lindahl et al., 2002) или сочетанием целого ряда факторов. Так, гумусовые сапротрофы часто имеют сходный с микоризными грибами изотопный состав азота (напр. Tiunov et al., 2015).

1.12. Анализ изотопного состава углерода и азота при исследовании грибного канала почвенных пищевых сетей

Оценка изотопного состава углерода и азота широко используется в качестве инструмента исследования трофической структуры сообществ почвенных организмов (Scheu, Falca, 2000; Tiunov, 2007). Применение изотопного анализа в этих целях основано на двух основополагающих принципах: (1) изотопный состав консумента отражает изотопный состав пищевого ресурса; (2) консументы

обогащены тяжелым азотом (^{15}N) и в меньшей степени тяжелым углеродом (^{13}C) по сравнению с ресурсом. Второе явление называется «трофическим фракционированием» (обозначается Δ , как и иные типы фракционирования). Величина трофического фракционирования в пастбищных пищевых цепях варьирует в пределах от 0.5 до 1‰ для углерода и от 2 до 5‰ для азота, хотя встречаются и исключения, связанные с биохимической спецификой того или иного организма (Post, 2002). В детритных пищевых сетях, преимущественно основанных на мертвом органическом веществе как базовом ресурсе, накопление ^{13}C может быть более интенсивным, а ^{15}N – менее интенсивным, чем в пастбищных (Pollierer et al., 2009; Potapov et al., 2019b).

Выявление участников грибного канала почвенных пищевых сетей является сложной задачей вследствие высокой комплексности почвы как местообитания, а также пространственной мозаичности роста в ней грибного мицелия. Качество грибов как пищевого ресурса невысоко и различается между видами грибов, влияя на их долю в рационах беспозвоночных. Изотопный анализ – один из основных методов, позволяющих выявлять микофагов среди разнообразного и неоднородного сообщества почвенных беспозвоночных в манипуляционных экологических экспериментах. Это стало возможно благодаря ряду хорошо установленных закономерностей (Potapov et al., 2019b), часть из которых рассматривалась выше: (1) сапротрофные грибы значительно обогащены ^{13}C по сравнению с осваиваемым ими органическим веществом почвы (Hobbie, Högberg, 2012); (2) микоризные грибы немного обеднены ^{13}C и значительно обогащены ^{15}N по сравнению с сапротрофными грибами (Mayor и др., 2009; Potapov, Tiunov, 2016); (3) трофическое фракционирование изотопов углерода и азота в паре грибы-микофаги мало различается в случае питания сапротрофными и микоризными грибами (Зуев и др., 2019; Potapov et al., 2019b). Поэтому различия в изотопном составе микоризных и сапротрофных грибов могут быть прослежены в беспозвоночных животных-микофагах (Hobbie et al., 2007).

Как отмечено выше, рассматриваемые нами закономерности формирования изотопного состава грибов и микофагов носят статистический характер, т.е. четко проявляются на достаточно больших массивах данных, но не всегда – в отдельных экспериментах. В частности, степень трофического фракционирования у коллембол различается в зависимости от вида коллембол и от вида гриба - пищевого субстрата (Potapov et al., 2013; Semenina, Tiunov, 2011; Staaden et al., 2010). С другой стороны, сравнение изотопного состава тканей многих видов коллембол с микотрофными растениями (Potapov, Tiunov, 2016) и анализ изотопного состава целых сообществ почвенных беспозвоночных (Bluhm et al., 2019; Maraun et al., 2011) подтверждают показанный другими методами спорадический характер питания почвенных беспозвоночных микоризными грибами. Использование методов нового поколения, в частности, компонент-специфического изотопного анализа жирных кислот или аминокислот, позволяет выделять беспозвоночных-участников грибного канала детритных пищевых сетей (Pollierer et al., 2012, 2019) и, по-видимому, разделять беспозвоночных, питающихся микоризными и сапротрофными грибами (Pollierer et al., 2020). Пока немногочисленные результаты этих анализов подтверждают гипотезу о небольшой роли микоризных грибов в почвенных пищевых сетях (Pollierer, Scheu, 2021).

Таким образом, имеющаяся информация предполагает наличие противоречий в существующих представлениях о функционировании детритных пищевых сетей в лесных почвах. С одной стороны, в составе почвенного населения широко представлены микофаги, в большинстве случаев – неспециализированные к определенным видам грибов. С другой стороны, микоризный мицелий составляет обильный ресурс, который регулярно потребляется отдельными представителями почвенных микофагов (напр. Malmström, Persson, 2011; Remén et al., 2008, 2010). Тем не менее, общий вклад микоризные грибов в энергетику почвенных пищевых сетей, по-видимому, очень невелик, а о влиянии почвенных беспозвоночных на микоризные грибы неизвестно практически ничего. Наконец, необходимо

подчеркнуть, что история подробных исследований взаимодействия микоризных грибов и почвенных животных насчитывает не более 10-15 лет и многие закономерности нельзя считать окончательно установленными. Эти исследования крайне затруднены недостатком точных и хорошо отработанных методов, чем и определяется интерес к методическим вопросам в нашей работе.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования были проведены в четырех хвойных лесах Европейской территории России. Расположение исследованных лесов в широтном градиенте, а также включение в работу данных, полученных как в еловых, так и в сосновых лесах, нацелено на выявление общих для хвойных лесов бореальной зоны закономерностей. Выбор конкретных территорий был также основан на изученности их основных почвенных и ботанических параметров.

2.1 Регионы исследования

Заповедник Кивач (Республика Карелия). На территории заповедника Кивач ярко выражен типичный «среднекарельский» ландшафт: еловые и сосновые леса, расположенные на вытянутых грядовых формах рельефа - сельгах, чередуются с вытянутыми в том же направлении болотами между ними (Раменская, 1948). Сельги сложены в основном габбро-диабазами, диабазами и шунгитосодержащими породами. Почвенный покров территории заповедника мозаичен и представлен подзолистыми, перегнойно-глеевыми и торфяно-глеевыми почвами, а также подзолами и подбурами (Федорец и др., 2006). Доминирующие растительные сообщества на территории заповедника Кивач плотно ассоциированы с элементами рельефа и почвами. Центральный водораздел сложен песчаными и супесчаными почвами, и покрыт сосняками, часто - зеленомошными. Супесчаные и суглинистые склоны водоразделов заняты ельниками зеленомошными. Многочисленные бессточные понижения в лесном массиве покрыты сфагновыми болотами — безлесными или с сосной. Пониженные плоские пространства со скрытым водостоком покрыты смешанным травяно-заболоченным лесом. Вдоль ручьёв часто встречаются ельники (Раменская, 1948).

Центрально-Лесной Государственный Заповедник (Тверская область). Территория ЦЛГЗ считается эталоном почвенного и растительного покровов

моренного рельефа центральной части Русской равнины. Заповедник занимает водораздельную равнину, сложенную серпуховскими известняками. Крупные геоморфологические структуры представлены моренными грядами московского и валдайского возраста, а также озёрными котловинами. Коренные породы покрыты четвертичными лёгкими и тяжелыми суглинками. Равнинные участки и пологие склоны покрыты подзолистыми почвами, оторфованными подзолами, торфянисто- и торфяно-подзолистыми глеевыми почвами, маломощными торфяниками. В нижних частях склонов преобладают сильно оподзоленные дерново-подзолистые почвы (Желтухин и др., 2021; Пузаченко и др., 2007). В растительном покрове представлены южнотаежные ельники (до 50% площади), реже – сосняки (до 10%). Остальная часть облесенной территории покрыта мелколиственными породами деревьев: березняками и осинниками, часто образующимися на месте ветровалов и лесных пожаров. На переувлажненных территориях расположены преимущественно ельники: хвощево-папоротниковые, страусниковые и другие, а также черноольховые леса (Семенова, Кураков, 2014).

Биогеоэкологическая станция ИПЭЭ РАН «Малинки» (Новая Москва). БГЦ станция «Малинки» находится в подзоне умеренных широколиственно-хвойных и неморальных широколиственных лесов. Среди важных черт этой подзоны выделяют увеличение разнообразия подлеска по сравнению с южно-таежными лесами, а также хорошее развитие травяно-кустарничкового яруса и фрагментарность мохового покрова (Суслова, 2019). Почвы представлены в основном дерново-подзолистым типом. Почвообразующая порода представлена маломощным слоем безвалунных покровных суглинков (60 - 80 см), перекрывающим валунные суглинки Московской морены. Характерно чередование сравнительно небольших участков с различной степенью оподзоленности и гумусированности, отличающихся по ряду физических и химических свойств и таксономической принадлежности (Карпачевский и др., 1971). Территория, прилегающая к биостанции, покрыта преимущественно

переспелыми хвойными лесами (ельники – кисличники, ельники мертвопокровные, ельники сложные, сосняки сложные) возрастом 150-160 лет.

2.2 Исследованные экосистемы

Эксперименты по определению зависимости прироста экстраматрикулярного мицелия микоризных грибов от размерной фракции вмещающего субстрата, а также работа по определению величин изотопного фракционирования между различными тканями плодовых тел грибов-макромицетов и в системе грибы-микофаги, описанные в главе 3, а также эксперимент по внесению ^{13}C метки, описанный в главе 5, были проведены на биостанции «Малинки» ИПЭЭ РАН (55.46° С, 37.18° В). Исследование проведено в посадках возрастом около 50 лет (мертвопокровный ельник). Почва определена как Folic Retisol Loamic (WRB 2017).

Эксперимент по внесению ^{13}C метки, описанный в главе 5, а также эксперимент по оценке влияния присутствия беспозвоночных на прирост мицелия микоризных грибов, описанный в Главе 6, были проведены на базе биостанции «Оковский лес» ИПЭЭ РАН, расположенной на территории Центрального лесного государственного заповедника (56.43° С, 32.97° В). Исследования проводились в переспелом зеленомошно-разнотравном ельнике возрастом около 120 лет. Почвы представлены Albic Retisol Loamic (WRB 2017). Сбор плодовых тел макромицетов, изученных в рамках главы 3 был произведен в том числе на территории олиготрофного верхового сфагнового болота «Старосельский мох», также расположенного на территории ЦЛГЗ. Микоризные грибы на территории болота были собраны на облесенной (*Pinus sylvestris*) территории.

Эксперимент по оценке влияния угнетения корней и микоризы на сообщество почвенных коллембол, описанный в главе 4, а также эксперимент по оценке влияния присутствия беспозвоночных на прирост мицелия микоризных грибов, описанный в главе 6, были проведены на базе заповедника Кивач (62.28° С, 34.02° В). Исследования, представленные в главе 4, проведены в двух типах

леса: молодом сосняке брусничном (70 лет) и переспелом сосняке брусничном (180 лет). Исследования, представленные в главе 6 – только в молодом сосняке брусничном. Почва представлена подзолами иллювиально-железистыми (Kuznetsova, Saraeva, 2018) и определена как Albic Podzol (Arenic) (WRB 2017).

Работы по определению величин изотопного фракционирования между различными тканями плодовых тел грибов-макромицетов и в системе грибы-микофаги, описанные в главе 3, были также проведены на базе Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ (Московская область, 55.70° С, 36.73° В). Лесной массив, окружающий территорию Звенигородской биостанции представляет собой природный комплекс, характерный для границы южно-таежной зоны и зоны широколиственных лесов, преобладают легкосуглинистые подзолистые почвы (Артемьева и др., 2013; Семина и др., 2020; Заказник ЗБС, 2010).

2.3 Полевые эксперименты, проведенные на экспериментальных площадях

2.3.1 Подрезка корней (заповедник Кивач)

Подрезка корней на экспериментальных площадях в Киваче (глава 4) проводилась осенью 2016 года. Участки размером 1 x 2 м были огорожены от окружающей почвы листами нержавеющей стали, заглубленными на 0.6 м (Рис. 2.1).

Стальные листы возвышались над поверхностью почвы примерно на 5 см, поверхность почвы и нижняя часть монолита не были нарушены. Пробы на изолированных от корней площадках отбирали не ранее, чем через год после подрезки корней.



Рисунок 2.1. Граница экспериментальной площади при подрезке корней в заповеднике Кивач. Внутри площадок (на фото – справа от стальной пластины) плодоношения макромицетов не отмечалось.

2.3.2 Внесение углеродной метки (ЦЛГЗ, Малинки)

Внесение углеродной метки на экспериментальных площадях в Малинках и в ЦЛГЗ (глава 5) проведено в 2017 году. В каждом лесу предварительно (в 2016 году) были выбраны и подготовлены пары экспериментальных и контрольных елей *Picea abies* высотой около 5 м. Расстояние между контрольными и экспериментальными деревьями составляло 35-50 м. Деревья были окружены траншеями глубиной 50 см на расстоянии 2.5 м от ствола (Рис. 2.2). Летом 2017 года вокруг экспериментальных деревьев были построены камеры из пластикового каркаса ($3.5 \times 3.5 \times 5.5$ м) и плотной полиэтиленовой пленки (500 мкм). Пятнадцать литров меченого углекислого газа (99 АТ% $^{13}\text{C}\text{-CO}_2$, Isotop, Россия) были введены в каждую камеру с 9 до 11 часов утра в безоблачный день непосредственно после изоляции деревьев камерами. Камеры были разобраны спустя 48 часов после мечения для наилучшей ассимиляции изотопной метки растениями (Epron et al., 2012).



Рисунок 2.2. Экспериментальная камера, построенная вокруг ели для внесения $^{13}\text{C}\text{-CO}_2$. Высота камеры 5.5 м.

2.3.3 Дефаунирование почвы (Кивач, ЦЛГЗ)

Дефаунирование почвы в полевых условиях (глава 6) проводили с использованием 2%-го водного раствора циперметрина (препарат «Клещевит Супер», Россия, ГОСТ Р 51247-99). Почвенные монолиты (10 x 10 x 10 см), отобранные металлической рамкой, вместе с рамкой помещали на металлическое сито (2 мм), вставленное в пластиковое ведро, и насыщали раствором циперметрина под высотой столба раствора приблизительно 1 см до тех пор, пока избыток раствора не начинал сочиться с нижней стороны монолита (Рис. 2.3). Контрольные монолиты были насыщены водопроводной водой аналогичным способом.



Рисунок 2.3. Процесс химического дефаунирования почвенных монолитов в полевых условиях.

2.4 Сбор образцов

2.4.1 Сбор плодовых тел грибов и населяющих их микофагов

Плодовые тела грибов-макромицетов были собраны для исследования изотопного фракционирования между различными тканями грибов, а также в системе грибы-микофаги (глава 3). Плодовые тела были собраны маршрутным методом. При наличии группового плодоношения отбирали 2-3 зрелых плодовых тела (примерно 3-6 суточного возраста, до появления явных признаков разложения). Плодовые тела макромицетов на территории верхового болота отбирались на облесненных окраинных участках, с поверхности мохового покрова. Плодовые тела трутовых грибов собирали со стволов деревьев вместе с куском древесины в месте прикрепления. При анализе плодовых тел как сапротрофных, так и микоризных грибов использовали пробы тканей из ножек (стерильный контекст средней части) и гименофора (в середине радиуса шляпки), либо стерильной трамы и гименофора для трутовых грибов. Части плодовых тел, предназначенные для изотопного анализа, высушивали в сушильном шкафу при температуре 50°C в течение 48 часов.

Беспозвоночные-микофаги были получены из мягких плодовых тел грибов-макромицетов ручным разбором под бинокулярным микроскопом. Плодовые тела трутовых грибов помещали на сухие эклекторы (воронки Тульгрена). Экстракция проходила в течение 10 суток. Ржавчинные грибы и питающиеся ими личинки двукрылых *Mycodiplosis* sp. были отобраны одновременно с образцами ржавчинных грибов *Puccinia bromina*, *Coleosporium tussilaginis*, *Puccinia caricina* и *Melampsora salicina*. Образцы паразитических микромицетов собирали вместе с зелеными листьями растений, на которых они развивались (*Pulmonaria officinalis*, *Tussilago farfara*, *Urtica dioica*, *Salix* spp.). Беспозвоночные были зафиксированы в 70%-ном этаноле.

2.4.2 Отбор опада, почвенных монолитов и экстракция почвенных беспозвоночных

Пробы опада собирали вручную на соответствующих площадках одновременно с отбором проб почвы, мицелия или плодовых тел грибов. Опад помещали в бумажные конверты и транспортировали в лабораторию, где высушивали при температуре 50°C в течение 48 часов.

Почвенные монолиты отбирали в рамках исследований, описанных в главе 6. Монолиты размерами 10 x 10 x 10 см отбирали с использованием металлической рамки и транспортировали в лабораторию в пластиковых контейнерах. Почвенные животные были экстрагированы из почвы с использованием сухих эклекторов (воронок Тульгрена), экстракция проходила в течение 10 суток. Беспозвоночные были зафиксированы в 70% этаноле.

2.4.3 Получение биомассы мицелия микоризных грибов в полевых условиях

Для получения тестовой выборки мицелия почвенных макромицетов (глава 3) был использован метод ручного разбора почвенных монолитов. Мицелий собирали пинцетом с поверхности почвенных агрегатов, полученные образцы были представлены, в основном ризоморфами. После транспортировки в

лабораторию, пробы мицелия промывали водой и очищали от частиц почвы с помощью тонкой кисти и игл под бинокулярным микроскопом при 10-16-кратном увеличении.

Для количественной оценки биомассы мицелия микоризных грибов в природных условиях на всех этапах исследования был использован метод вегетационных мешочков (Wallander et al., 2001). Мешочки были изготовлены из ситовой ткани с размером ячеей 46 мкм: такой размер ячеей позволяет мицелию, но не корням растений прорасти внутрь мешка.

В большинстве случаев мы использовали вегетационные мешочки размером 6 × 6 см, наполненные 20 г прокаленного кварцевого песка. В полевом эксперименте, результаты которого представлены в главе 5, были использованы вегетационные мешочки размером 12 × 12 см, наполненные 700 г прокаленного кварцевого песка. Использование кварцевого песка в качестве субстрата позволяет подавить развитие мицелия сапротрофных грибов, так как для роста сапротрофных грибов необходимо наличие органических компонентов.

Оценка биомассы грибного мицелия в вегетационных мешочках была проведена с помощью двух методов: флотации-фильтрации (Korkama et al., 2007) (главы 3-5) и модифицированного метода эпифлуорисцентной микроскопии (Федоров, Капкова, 2006; Tiunov, Scheu, 1999) (глава 6).

При использовании флотации-фильтрации мицелий был извлечен из песка путем встряхивания содержимого мешочка в стерильной воде (10 мин, 120 об./мин) и фильтрации всплывшего мицелия через нейлоновую сетку. Образцы мицелия были высушены при температуре 50°C в течение 48 часов и взвешены с точностью до 1 мкг с помощью электронных весов Mettler Toledo MX5 (Mettler-Toledo Ind, США). Для коррекции на возможное загрязнение мицелия мелкими минеральными частицами использовали простую математическую поправку на содержание углерода. Для этого использовали среднюю величину содержания С в мицелии, равную 40.96% (Högberg, Högberg, 2002). Коррекция была проведена

после изотопного и элементного анализа индивидуально для каждой пробы мицелия.

При подготовке проб к оценке биомассы с помощью эпифлуоресцентной микроскопии содержимое вегетационного мешочка помещали в пробирку с 40 мл стерильного физиологического раствора и встряхивали в течение 60 секунд. Отбирали аликвоту объемом 100 мкл, которую фильтровали на вакуумной установке через черный нефлуоресцирующий мембранный фильтр Whatmann Cycloporе (Whatman Inc., США) с диаметром пор 0.22 мкм. После этого на фильтр наносили 10%-ный водный раствор красителя калькофлуора белого и оставляли на 5 минут для окраски мицелия. Длину гиф измеряли подсчетом числа пересечений с сеткой известного шага при увеличении $\times 400$ с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Микромед (ООО «Наблюдательные приборы», Россия), оснащенного системой визуализации TourCam 5.1 MP (TourTek Photonics, Китай). Шаг сетки составлял 20 мкм. Для каждого образца был измерен диаметр от 20 до 50 гиф (20 полей зрения) с использованием утилиты TourTek View (TourTek Photonics, Китай). Для расчета объема грибного мицелия было принято среднее значение диаметра мицелия для каждого образца. При пересчете объема мицелия в биомассу использовали среднее значение плотности грибного мицелия 0.001063 г/мм³ (Bakken, Olsen, 1983) и среднее содержание углерода в мицелии грибов-макромицетов 40.96% (Högberg, Högberg, 2002).

2.5 Изотопный анализ

Пробы беспозвоночных, предназначенные для проведения изотопного анализа, хранили в 70%-ном этаноле. Такой метод консервации не оказывает существенного влияния на изотопный состав азота (величины $\delta^{15}\text{N}$) (Fábián 1998), и слабо влияет на изотопный состав углерода (величины $\delta^{13}\text{C}$) (Krab et al. 2012), поэтому вполне отвечает задачам нашего исследования.

Для проведения изотопного анализа все образцы были высушены в течение 48 часов в сушильном шкафу при температуре 50°C. Пробы почвы, опада и

грибов были гомогенизированы с использованием шаровой мельницы Retsch MM200 (Retsch GmbH, Германия). Величина навески варьировала для разных типов образцов: для животных от 15 до 600 мкг, для грибов – от 50 до 700 мкг, для растений - около 1200 мкг, для почвы - от 1200 до 3500 мкг. Величина навески была определена с точностью до 1 мкг при помощи весов Mettler Toledo MX5.

Для проведения изотопного анализа использовали комплекс оборудования, находящийся в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» на базе ИПЭЭ РАН. Комплекс приборов состоит из элементного анализатора Flash 1112 (Thermo Fisher Scientific Inc., США) и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnegan Delta V Plus (Thermo Fisher Scientific Inc., США).

Пробы, завернутые в оловянную фольгу, сжигали в атмосфере кислорода при температуре 1020°C, после чего продукты сгорания были восстановлены до N₂ и CO₂ с помощью медного катализатора. Затем газовый поток направлялся в масс-спектрометр, где молекулы подвергались облучению потоком ионов и разделялись согласно их массам в сильном магнитном поле. Интенсивность потоков молекул определялась с помощью ловушек Фарадея, что позволило с высокой точностью определить изотопный состав анализируемого вещества.

Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) был выражен в традиционных относительных величинах δ в промилле (‰), то есть в тысячных долях отклонения от международного стандарта. Аналитическая погрешность не превышала 0.15 ‰. В каждой пробе также было определено процентное содержание и массовое соотношение углерода и азота (величина C/N).

2.6 Нормализация изотопного состава

Изотопный состав одного и того же пищевого ресурса (например, растительных тканей) может значительно варьировать между различными экосистемами (биотопами). Разница изотопного состава может быть обусловлена многими причинами, в том числе геохимическими параметрами территории, обилием осадков, составом доминирующей растительности. По этой причине при необходимости сравнения результатов изотопного анализа для образцов, полученных с разных площадок, используется нормализация – приведение изотопного состава проб с различных площадок к единой «системе координат».

Пробы опада, отобранные на каждой из изученных площадок, являются стандартным пищевым ресурсом, определяющим «базовые величины» изотопного состава почвенных беспозвоночных. Поэтому коэффициенты нормализации были рассчитаны исходя из разницы между изотопным составом опада на различных площадках. При объединении данных с нескольких площадок все измерения нормировали на одну площадку, выбранную основной. Коррекция величин изотопного состава углерода и азота была проведена по следующей формуле (подразумевается, что данные с площадки 2 нормализуются на изотопный состав площадки 1):

$$\delta_{\text{корр } 2} = \delta_{\text{изм } 2} + (\delta_{\text{опад } 1} - \delta_{\text{опад } 2}),$$

где $\delta_{\text{корр } 2}$ – скорректированная величина изотопного состава углерода или азота на площадке 2, $\delta_{\text{изм } 2}$ – измеренная величина изотопного состава на площадке 2, а $\delta_{\text{опад } 1}$ и $\delta_{\text{опад } 2}$ – изотопный состав опада с площадок 1 и 2, соответственно.

2.7 Молекулярно-генетический анализ

Молекулярно-генетические анализы были проведены на базе Геттингенского университета, Германия (J.F. Blumenbach Institute of Zoology and Anthropology,

Georg-August-Universität Göttingen, Germany) и Тартусского университета, Эстония (Tartu Ülikool, Estonia).

Из высушенного мицелия, полученного из вегетационных мешочков (100-600 мкг сухого веса), с помощью набора Qiagen DNEasy PowerSoil (Qiagen, США) была выделена ДНК. Концентрация выделенной ДНК была оценена с помощью флуорометра QuBit (Thermo Fisher Scientific, США).

Для региона ITS2 гена рРНК была проведена полимеразная цепная реакция (ПЦР) с использованием пар праймеров fITS7 (или ITS3) / ITS4 (Ihrmark et al., 2012; Tedersoo et al., 2019). Форвард-праймер ITS3 применяли в случаях, когда длины ампликонов fITS7/ITS4 превышали 500 п.н.. Секвенирование нового поколения было проведено на платформе Illumina (2 × 250 п.н.).

Генетические данные были обработаны с помощью программы gDAT (Vasar et al., 2021). Объединение последовательностей (сборка) было проведено с помощью программного обеспечения FLASH v1.21, (Magoč, Salzberg, 2011). Удаление химер было проведено с помощью программного пакета vsearch v2.14.1 (Rognes et al., 2016) в режиме референсной базы данных против базы данных UNITE v8.2, (Abarenkov et al., 2020). Последовательности были кластеризованы с помощью vsearch v2.14.1 с использованием 97% идентичности. Поиск BLAST+ v2.8 (Camacho et al., 2009) был проведен для центроидов кластеров (OTUs) с целью их таксономической аффилиации с использованием базы данных базы данных UNITE v8.2 с пороговыми значениями идентификации 90%, 95% и 97% для идентификации до семейства, рода или вида соответственно. Порог выравнивания составил 80%.

2.8 Статистическая обработка данных

Статистическая и графическая обработка данных выполнена в программной среде R (R Core Team, 2021). Если не указано иное, центральные тенденции представлены в виде средних ± 1 стандартное отклонение (SD) или стандартная

ошибка среднего (SE). Нормальность распределения данных, при необходимости, была проверена с помощью теста Шапиро-Уилкса, реализованного в пакете stats (R Core Team, 2021). Факторный анализ проведен с использованием линейных моделей, реализованных в программном пакете lme4 (Bates et al., 2015). Парные сравнения и пост-хок тесты (Tukey-adjusted Least-squared means test или LSMeans test) выполнены в пакете emmeans (Lenth, 2021). Парные сравнения выборок данных в бинарном виде выполнены с использованием Mood's median-test (Herve, 2021). Сравнения численных выборок, включающие множественные нулевые значения, проведены с использованием Pairwise Test for Multiple Comparisons of Mean Rank Sums (Nemenyi-Tests) (Pohlert, 2014). Многомерные анализы выполнены с применением MANOVA/PERMANOVA в пакетах stats и dplyr (R Core Team, 2021; Wickham, 2014), а также PCA и MDS (Kassambara, Mundt, 2020; Oksanen, Simpson, 2009). Графическая обработка данных выполнена в пакетах cowplot (Wilke, 2020), ggplot2 (Wickham, 2016) и vegan (Oksanen, Simpson, 2009). Стандартные эллипсы для выборок на графиках использованы для визуального сравнения изотонных ниш, и построены согласно (Jackson et al., 2011).

Остальные методические детали приведены в отдельных главах.

ГЛАВА 3. ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДА ОЦЕНКИ БИОМАССЫ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ И ИЗОТОПНЫХ МЕТОДОВ ВЫЯВЛЕНИЯ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ С ГРИБАМИ

Биомасса мицелия, наряду с его видовым составом, является основной характеристикой сообщества микоризных грибов в почве. Методы оценки биомассы мицелия микоризных грибов разнообразны (см. Главу 1). Наиболее популярным методом оценки биомассы мицелия микоризных грибов в полевых условиях является метод вегетационных мешочков (Wallander et al., 2001), при использовании которого мицелий микоризных грибов прорастает в минеральный субстрат, изолированный от корней растений и почвенных животных. Несмотря на свою популярность, этот метод остается плохо стандартизованным: предложенный в оригинальной методике диапазон фракций кварцевого песка 0.36–2.0 мм слишком широк; различные количественные сочетания фракций в рамках этого диапазона могут создавать различные гидрофизические условия (Шеин и др., 2007). В частности, увеличение порового пространства субстрата может индуцировать рост грибного мицелия (Otten et al., 1999; Ritz, Young, 2004). Первая часть главы посвящена определению зависимости накопления биомассы мицелия микоризных грибов в минеральном субстрате от размерной фракции для дальнейшей стандартизации метода и улучшения сравнимости результатов отдельных экспериментов.

Плодовые тела микоризных и сапротрофных грибов различаются по изотопному составу углерода и азота, т.е. величинам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Henn and Chapela, 2001; Hobbie et al., 1999; Taylor et al., 2003), что связано с освоением разных пулов С и N (ссылка), механизмами передачи азота растениям-хозяевам у микоризных (Javelle et al., 2004) и биохимическими особенностями ассимиляции целлюлозы у сапротрофных грибов (Hobbie et al., 2020). Однако основную биомассу как микоризных, так и сапротрофных грибов в почве составляет мицелий. Вторая часть главы посвящена установлению различий в изотопном составе углерода и азота между отдельными функционально различными частями

микоризных и сапротрофных грибов: мицелием, стерильной ткани ножек и спороносящими гименофорами.

Принадлежность грибоядных беспозвоночных к «зеленому», т.е. микоризному, или «коричневому», т.е. сапротрофному, энергетическому каналу почвенных пищевых сетей имеет большое значение для понимания их функциональной роли (Pollierer et al., 2020). Установить её можно в том числе с использованием изотопного анализа, позволяющего выявить связи пища-потребитель в почвенных пищевых сетях на основании изотопного состава ресурсов и тканей консументов (Potapov et al., 2019b). Третья часть главы посвящена определению изотопной ниши беспозвоночных-микофагов.

3.1 Оптимизация гранулометрического состава субстрата для оценки биомассы мицелия микоризных грибов.

В этой части представлены результаты полевого эксперимента, проведенного в еловом лесу, расположенном близ биостанции Малинки ИПЭЭ РАН (Московская область). Биомасса мицелия микоризных грибов была оценена с использованием метода вегетационных мешочков. Для оценки влияния гранулометрического состава субстрата на продукцию мицелия микоризных грибов был использован кварцевый (98.7% SiO₂) песок трех фракций: 0.25–0.5, 0.5–0.8 и 0.8–1.2 мм. Для сравнения прироста мицелия микоризных грибов в разные временные периоды были заложены две экспериментальные серии в начале (июнь) и конце (сентябрь) вегетационного сезона. В рамках каждой серии сроки экспозиции составили 10, 20 и 30 суток; короткие сроки экспозиции были выбраны во избежание аккумуляции некромассы мицелия микоризных грибов в мешочках (Godbold et al., 2006; Treseder et al., 2005). Повторность для каждого варианта (сезон × срок экспозиции × фракция песка) составила 10 мешков, общее число вегетационных мешочков 180. Биомасса мицелия микоризных грибов была определена гравиметрически: мицелий был экстрагирован из мешочков методом флотации-фильтрации (Korkama et al., 2007) (см. Главу 2).

Согласно молекулярно-генетическому анализу (см. Главу 2), мицелий, полученный из вегетационных мешочков, был в подавляющем большинстве представлен микоризными грибами. Наиболее обильно были представлены микоризные грибы родов *Tomentella*, *Cortinarius*, *Thelephora* и *Amphinema* (суммарно – более 80% идентифицированных последовательностей).

Биомасса мицелия микоризных грибов зависела (PERMANOVA, $p < 0.05$) от всех трех исследованных факторов (сезона, срока экспозиции и размерной фракции песка). Биомасса грибного мицелия в вегетационных мешочках была максимальна при использовании крупных фракций песка, 0.5–0.8 мм и 0.8–1.2 мм. При использовании этих фракций биомасса мицелия росла с увеличением срока экспозиции от 10 до 30 суток и была достоверно выше в июне, чем в сентябре (от 135 ± 57 [SE] мкг сухого веса/г субстрата до 765 ± 167 мкг/г субстрата в июне, от 5 ± 2 до 91 ± 40 мкг/г субстрата в сентябре) (Рис. 3.1.1).

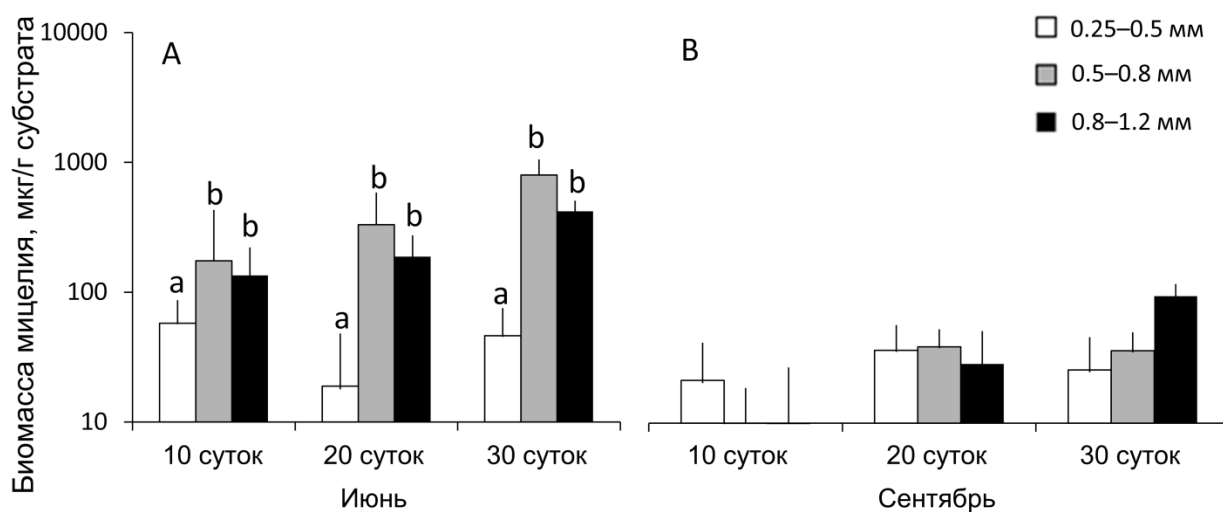


Рисунок 3.1.1. Биомасса мицелия микоризных грибов (сухой вес), полученная после 10, 20 и 30 суток экспозиции вегетационных мешков в почве в июне (А) и сентябре (В). Разными цветами обозначены данные для песка фракций 0.25–0.5, 0.5–0.8 и 0.8–1.2 мм. Разными буквами обозначены статистически значимые различия (в пределах сезона, Nemenyi test, $P < 0.05$). Усы показывают стандартную ошибку средней. Для каждого варианта $n = 10$. Рисунок заимствован, с модификацией, из Zuev et al. (2019b).

Биомасса мицелия, полученного из вегетационных мешочков, наполненных песком фракции 0.25–0.5 мм, была значимо ниже, чем в других вариантах (ANOVA, $p < 0.05$), и составила от 18 ± 17 мкг/г субстрата (20 суток, июнь) до 57 ± 45 мкг/г субстрата (10 суток, июнь); биомасса мицелия в случае использования этой фракции не различалась между июнем и сентябрем.

Изотопный и элементный состав мицелия микоризных грибов, полученного из мешочков, не различался между вариантами. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мицелия составили -27.6 ± 0.2 и 3.9 ± 0.3 ‰, соответственно ($n = 60$) и были сопоставимы с известными данными для плодовых тел микоризных грибов на данной территории (Рис. 3.1.2). Необходимо, однако, отметить более низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ мицелия по сравнению с плодовыми телами; более подробно этот вопрос рассмотрен в разделе 3.2.

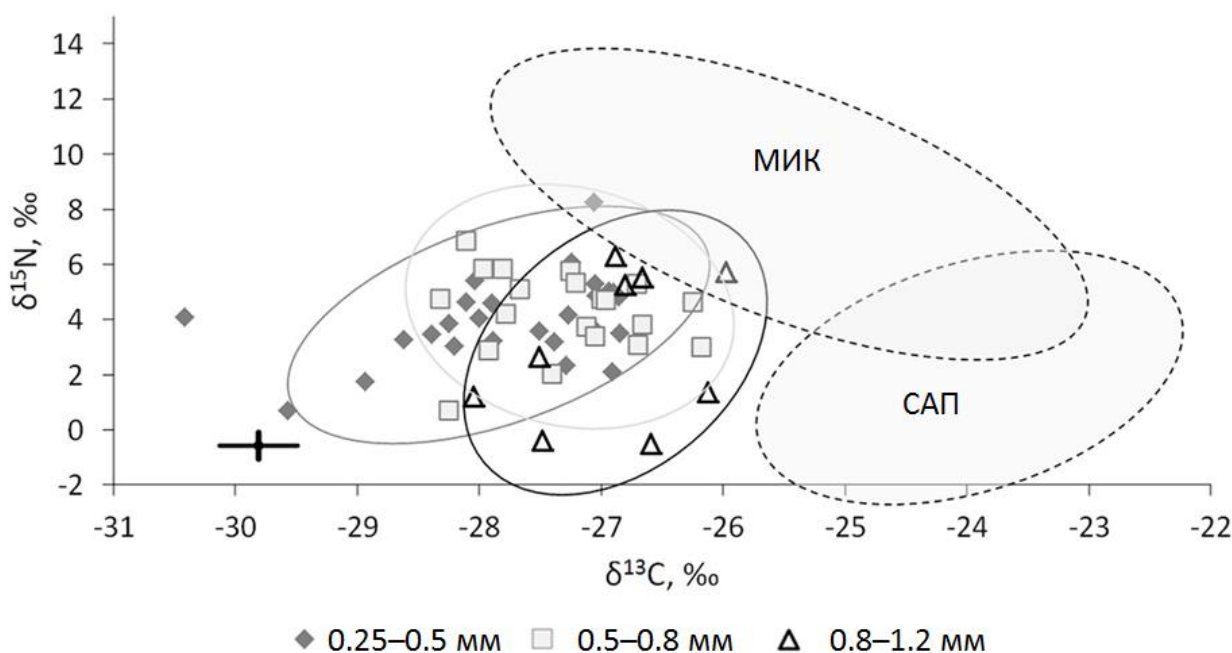


Рис. 3.1.2. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) мицелия микоризных грибов, полученного из вегетационных мешочков, заполненных песком мелкой, средней и крупной фракции ($n = 20$, 20 и 20 , соответственно). Стандартные эллипсы для мицелия и плодовых тел рассчитаны в соответствии с Jackson et al. (2011). Серыми эллипсами отмечены области изотопного состава плодовых тел микоризных (МИК, $n = 90$) и сапротрофных (САП, $n = 60$) грибов, собранных в

окрестностях биостанции Малинки. Черный крестик указывает на средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ опада ($n = 35, \pm 1 \text{ SE}$). Рисунок заимствован, с модификацией, из Зуев и др. (2019).

Полученная оценка биомассы мицелия микоризных грибов сопоставима опубликованными данными, полученными аналогичным методом (Korkama et al., 2007). Снижение прироста мицелия в сентябре может быть обусловлено снижением количества углеводов, поступающих к микоризным окончаниям от растений-хозяев в осенний период (Högberg et al., 2010). Наиболее активный рост мицелия, отмеченный в июне, напротив, соотносится с максимальными темпами развития корней древесных растений в весенне-летний период (Stober et al., 2000).

Различия биомассы мицелия между вегетационными мешочками, наполненными кварцевым песком различных фракций, могут быть обусловлены различными гидрофизическими свойствами этих субстратов. Увеличение размера частиц приводит к улучшению фильтрационных свойств субстрата (Шеин и др., 2007) и способствует увеличению количества доступных почвенных пор (Elliott et al., 1980). Увеличение количества тонких пор и капилляров в субстрате тонкой фракции, напротив, снижает его доступность, в том числе за счет формирования запертых пор и Жаменовских цепочек (Shein, Arkhangel'skaya, 2006; Arya et al., 1999).

3.2 Изотопный состав углерода и азота мицелия и различных частей плодовых тел микоризных и сапротрофных грибов.

Микоризные и сапротрофные грибы выполняют различные ключевые функции в лесных экосистемах. Микоризные грибы снабжают растения водой и элементами минерального питания, поставляя в почвенные пищевые сети углерод, полученный от живых растений. Сапротрофные грибы активно участвуют в разложении и трансформации мертвого органического вещества, что оказывает прямое влияние на их изотопный состав. Как отмечено выше (см. обзор литературы), плодовые тела эктомикоризных грибов обогащены ^{15}N по сравнению

с сапротрофными грибами, а подстилочные и древоразрушающие сапротрофные грибы имеют более высокое содержание ^{13}C . Показано, что одновременное измерение величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ помогает более эффективно различать микоризные и сапротрофные грибы на основании их изотопного состава, чем использование одной только величины $\delta^{15}\text{N}$ (Trudell et al., 2004).

Разные пулы почвенного углерода и азота имеют различные величины валового изотопного состава, что, видимо, влияет на изотопный состав грибов, участвующих в их освоении. Мицелий микоризных грибов, образующих длинные тяжи и ризоморфы (Agerer, 2001), может получить доступ к обогащенному ^{15}N азоту в более глубоких горизонтах почвы (Courty et al., 2008). Это повышает величину $\delta^{15}\text{N}$ грибных тканей (Tedersoo et al., 2012; Hobbie, Agerer, 2010), в то время как микоризные грибы, образующие ограниченные разрастания экстраматрицального мицелия (Agerer, 2001), могут быть лишь умеренно обогащены ^{15}N (Hobbie, Agerer, 2010). Кроме того, обогащение микоризных грибов ^{15}N объясняется селективной передачей ^{14}N растениям-хозяевам (Hobbie et al., 1999).

Сапротрофные грибы, колонизирующие подстилку или заселяющие мертвую древесину, имеют малое содержание ^{15}N , но несколько повышенное содержание ^{13}C , по сравнению с микоризными грибами (Kohzu et al., 1999). Гумусовые сапротрофы населяют верхние горизонты почвы, питаются органическим веществом минеральных горизонтов почвы («гумусом»), и их плодовые тела обычно обогащены ^{15}N по сравнению с другими сапротрофными грибами (Trudell et al., 2004).

Для изучения почвенных пищевых сетей и, в частности, трофических связей почвенных микофагов с микоризными грибами, важнейшим вопросом является возможность экстраполяции данных о надземных макроскопических структурах грибов (плодовых телах) на подземные структуры (мицелий). Мицелий - довольно непопулярный объект для изотопных исследований, так как отбор проб и таксономическая идентификация грибов связаны со значительными техническими

трудностями. Имеющиеся литературные данные не дают достаточной информации об изотопном составе мицелия грибов различных групп. Мицелий ряда макромицетов был обеднен ^{13}C и особенно ^{15}N (до 3 ‰) по сравнению со спорокарпами (Handley et al., 1996), в то время как в другом исследовании величины $\delta^{15}\text{N}$ мицелия и ножек микоризного гриба *Tricholoma scioides* были одинаковыми (Zeller et al., 2007). Наше исследование было направлено на установление общих закономерностей формирования изотопного состава мицелия микоризных и сапротрофных грибов.

Предварительные исследования изотопного состава грибного мицелия, извлеченного из почвы на биостанции Малинки с помощью ручного разбора почвы (см. Главу 2) без таксономической идентификации ($n = 32$), показали наличие нескольких кластеров, различающихся величинами $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ (Рис. 3.2.1). Был также показан большой диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мицелия, более 6 ‰ по $\delta^{13}\text{C}$ и более 15 ‰ по $\delta^{15}\text{N}$, что указывает на освоение принципиально различных пулов вещества различными почвенными грибами. Эти результаты стали заделом для дальнейших исследований.

Основные результаты раздела представлены совокупными данными полевых работ 2010-2022 годов; плодовые тела и мицелий микоризных и сапротрофных грибов-макромицетов отбирали в период с апреля по октябрь. Исследование проведено на территории Центрально-Лесного Государственного Заповедника, заповедника Кивач, хвойных лесов близ биостанции Малинки, а также других хвойных лесов Европейской части России. Оценен изотопный состав углерода и азота 16 видов микоризных и 8 видов сапротрофных грибов различных типов питания (Таблица 3.2.1). Мицелий проанализирован для 11 видов микоризных и 5 видов сапротрофных грибов. Всего проанализировано 644 пробы.

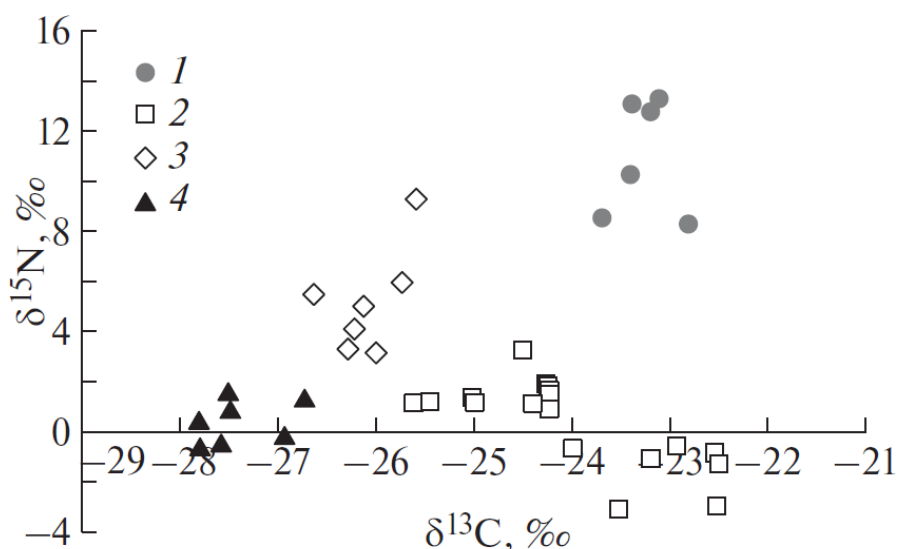


Рисунок 3.2.1. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) пробной выборки грибного мицелия почвы мертвопокровного ельника на биостанции Малинки. Разными цифрами обозначены кластеры, предположительно относящиеся к грибам разных функциональных групп. Рисунок заимствован из Зуев (2020).

В среднем, ткани микоризных грибов были обеднены ^{13}C (LSMeans test, $t\text{-ratio} = -2.48$, $p = 0.013$) и обогащены ^{15}N ($t\text{-ratio} = 6.255$, $p < 0.001$) по сравнению с тканями сапротрофных грибов (Рис. 3.2.2).

Характер различия изотопного состава разных тканей был сходен у двух функциональных групп грибов. У эктомикоризных грибов мицелий был значительно обеднен ^{13}C ($t\text{-ratio} = -2.94$, $p = 0.040$) и ^{15}N ($t\text{-ratio} = -4.422$, $p < 0.001$) по сравнению с гименофорами, но не ножками. Гименофоры эктомикоризных грибов были обогащены ^{15}N ($t\text{-ratio} = 3.723$, $p = 0.003$) по сравнению с ножками. У сапротрофных грибов мицелий не отличался по величинам $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ от ножек. Гименофоры были обогащены ^{13}C ($t\text{-ratio} = 3.26$, $p = 0.015$) и ^{15}N ($t\text{-ratio} = 2.99$, $p = 0.034$) по сравнению с мицелием, но не отличались по изотопному составу от ножек.

Таблица 3.2.1. Исследованные виды грибов и их типы питания. Знаком плюс отмечены виды, для которых, помимо плодовых тел, были проанализированы пробы мицелия. Типы питания: EMF – эктомикоризные грибы, HSAP – гумусовые сапротрофы, LSAP – подстилочные сапротрофы, WSAP – древоразрушающие сапротрофы. Указаны источники информации о типе питания.

Роды и виды грибов	n	Анализ мицелия	Тип питания	Источник
<i>Amanita muscaria</i> (L.) Lam. 1783	123	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Amanita pantherina</i> (DC.) Krombh. 1846	9	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Boletus badius</i> (Fr.) Fr. 1821	20		EMF	(Agerer, 2001)
<i>Boletus edulis</i> Bull. 1782	21	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Boletus subtomentosus</i> L. 1753	78	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr. 1821	15		EMF	(Agerer, 2001)
<i>Entoloma nitidum</i> Quél. 1883	29	+	EMF	(Montecchio et al., 2006)
<i>Gomphidius glutinosus</i> (Schaeff.) Fr. 1838	10		EMF	(Agerer, 2001)
<i>Gymnopus androsaceus</i> (L.) Della Magg. & Trassin. 2014	16	+	LSAP	(Baskaran et al., 2019)
<i>Gyromitra esculenta</i> Pers. ex Fr. 1849	14		HSAP	(Jalkanen, Jalkanen, 1981)
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> (Wulfen) Maire 1921	41	+	WSAP	(Fransson et al., 2004)
<i>Lactarius resimus</i> (Fr.) Fr. 1838	11	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Lactarius volemus</i> (Fr.) Fr. 1838	18		EMF	(Agerer, 2001)
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.) Gray 1821	33	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Leccinum versipelle</i> (Fr. & Hök) Snell 1944	9	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Lepiota clypeolaria</i> (Bull.) P. Kumm. 1871	18	+	HSAP	(Adamczyk, 1995)
<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer 1948	29	+	HSAP	(Adamczyk, 1995)
<i>Megacollybia platyphylla</i> (Pers.) Kotl. & Pouzar 1972	50	+	LSAP	(Burrill et al., 1999)
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr. 1838	14		EMF	(Agerer, 2001)
<i>Pluteus cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm. 1871	10		WSAP	(Rakić et al., 2014)
<i>Rozites</i> sp.	4	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Sarcoscypha austriaca</i> (Beck ex Sacc.) Boud. 1907	6		LSAP	(Dimitrova et al., 2009)
<i>Suillus bovinus</i> (L.) Roussel 1796	6	+	EMF	(Agerer, 2001)
<i>Suillus granulatus</i> (L.) Roussel 1796	60	+	EMF	(Agerer, 2001)

Гименофору эктомикоризных грибов были в среднем примерно на 1.5 ‰ обеднены ¹³C по сравнению с гименофорами сапротрофных грибов. Различие было статистически значимо для древоразрушающих (t-ratio = -10.67, p < 0.001) и гумусовых (t-ratio = -4.83, p < 0.001), но не для подстилочных сапротрофов. Гименофору всех трофических групп сапротрофных грибов были на 3.2-7.3‰

обеднены ^{15}N ($t\text{-ratio} \leq -5.06$, $p < 0.001$) по сравнению с гименофорами эктомикоризных грибов (Рис. 3.2.3).

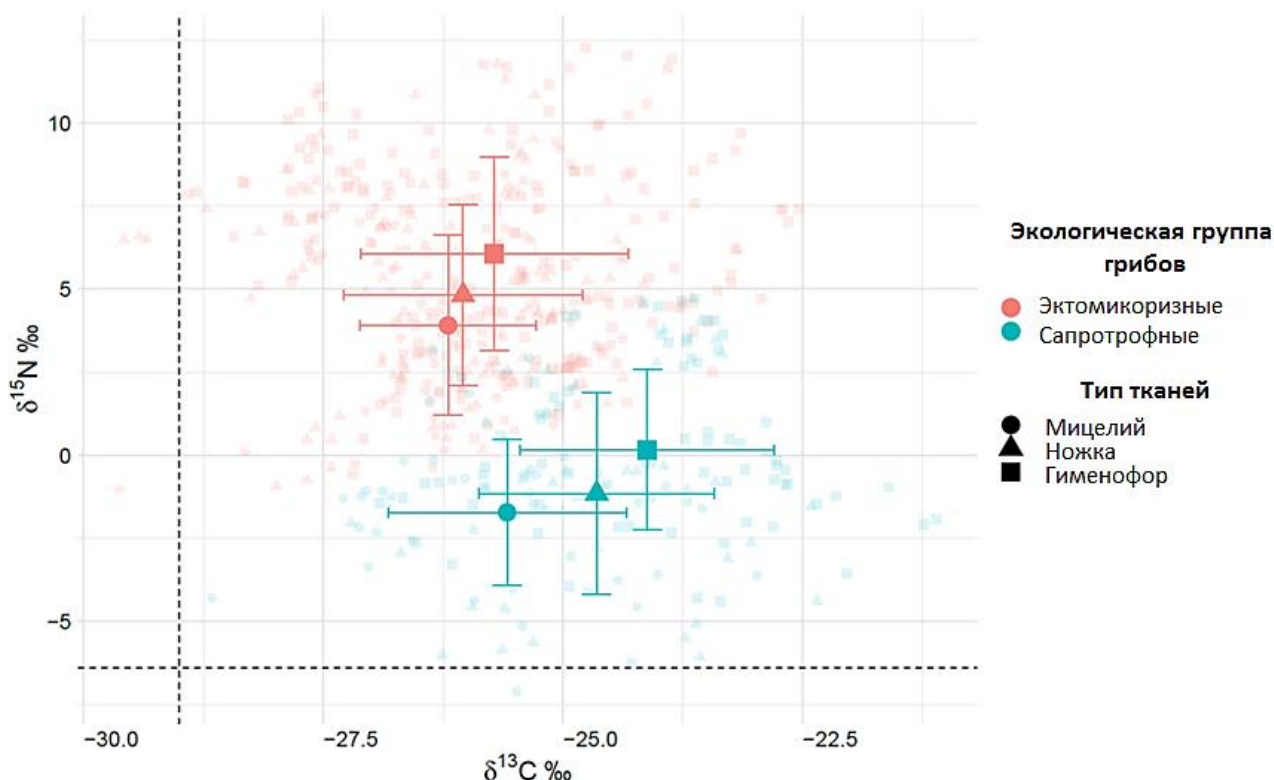


Рисунок 3.2.2. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) различных тканей эктомикоризных и сапротрофных грибов. На рисунке выделены средние значения (центроиды) ± 1 SD (усы). Данные для отдельных образцов представлены на фоне соответствующими цветами. Пунктирная линия указывает средние величины изотопного состава растительного опада.

Среди сапротрофных грибов гименофоры дроворазрушающих сапротрофов были обогащены ^{13}C по сравнению с гумусовыми ($t\text{-ratio} = 3,106$, $p < 0.0113$) и подстилочными ($t\text{-ratio} = 6,197$, $p < 0.0001$) сапротрофными грибами (Рис. 3.2.3). Гименофоры гумусовых сапротрофов были обогащены ^{15}N по сравнению с подстилочными ($t\text{ ratio} = 5.03$, $p < 0.001$) и дроворазрушающими ($t\text{ ratio} = 5.17$, $p < 0.001$) сапротрофными грибами (Рис. 3.2.3А).

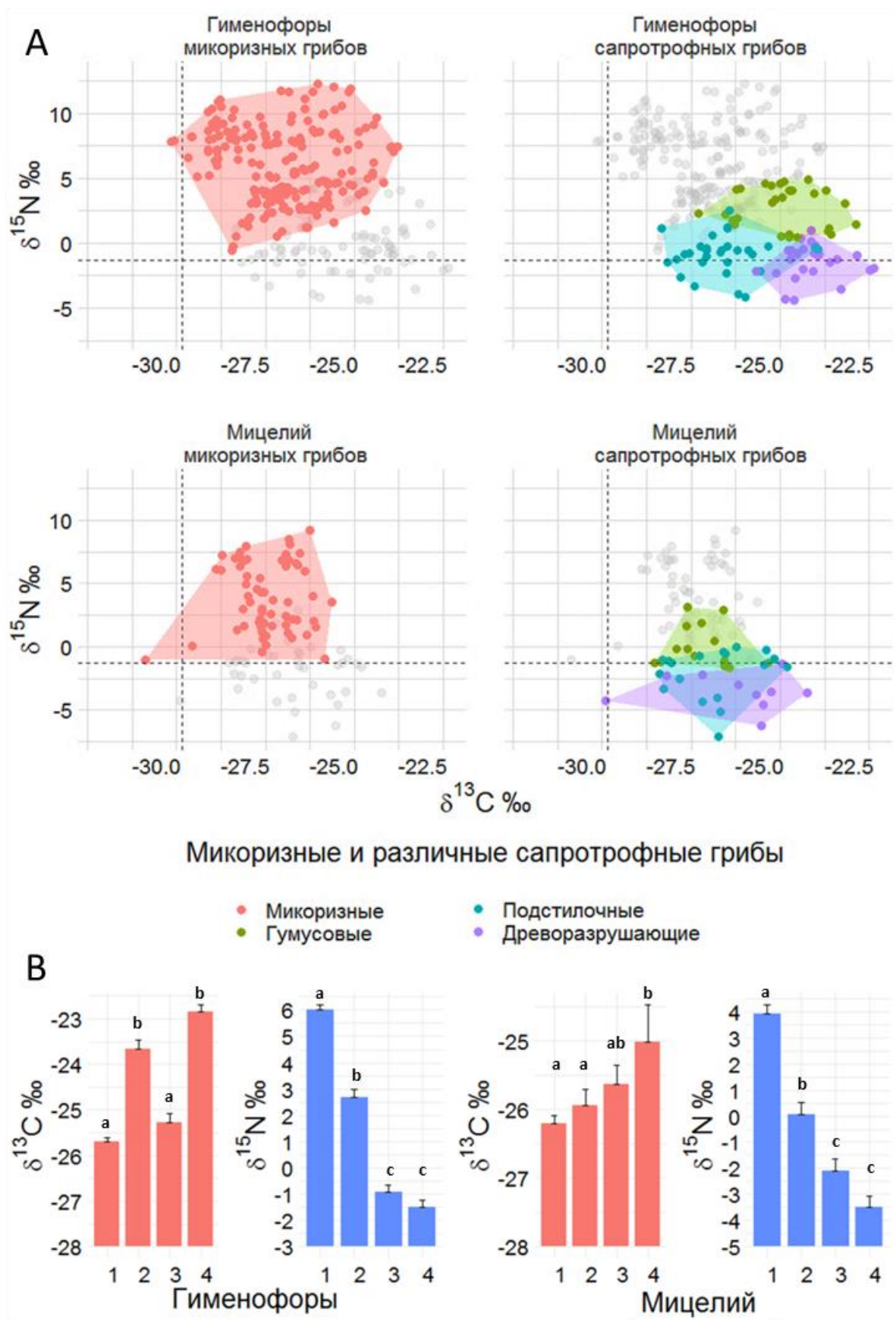


Рисунок 3.2.3. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) гименофоров и мицелия микоризных и разных трофических групп сапротрофных грибов. (А)

Контурами показаны отдельные трофические группы грибов. Серые точки показывают всю выборку. Пунктирными линиями обозначен средний изотопный состав опада. (В) Средние (+ 1 SE) величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ гименофоров и мицелия грибов разных функциональных групп (1 – эктомикоризных, 2 – гумусовых сапротрофов, 3 – подстилочных сапротрофов, 4 – дроворазрушающих сапротрофов). Буквами обозначены статистически значимые различия (LSMeans тест).

Различия в изотопном составе мицелия разных экологических групп грибов в целом имели схожие с гименофорами паттерны (Рис. 3.2.3В). Мицелий эктомикоризных грибов был более чем на 1 ‰ обеднен ^{13}C по сравнению с мицелием дроворазрушающих сапротрофов ($t\text{-ratio} = -3.33$, $p = 0.007$); достоверных различий с другими сапротрофами не обнаружено. Величины $\delta^{15}\text{N}$ мицелия всех трофических групп сапротрофных грибов были на 4.0-7.5 ‰ ниже ($t\text{-ratio} \leq -5.46$, $p < 0.001$) по сравнению с мицелием эктомикоризных грибов (Рис. 3.2.3). Мицелий гумусовых сапротрофов был обогащен ^{15}N по сравнению с дроворазрушающими ($t\text{-ratio} = 3.63$, $p = 0.003$) и подстилочными сапротрофами.

Опубликованные данные об изотопном составе плодовых тел (Hobbie, Agerer, 2010; Kohzu et al., 1999; Trudell, Edmonds, 2004) предполагают, что не всегда можно четко разделить микоризные и сапротрофные грибы на основании изотопного состава. При сравнении обширных выборок микоризных грибов с сапротрофными, без деления на функциональные группы (Рис. 3.2.2), мы также наблюдали очевидное перекрытие изотопных ниш. Детализация данных (Рис. 3.2.3 А) показывает, что область перекрытия представлена преимущественно гумусовыми сапротрофными грибами, за счет обогащения их тканей ^{15}N . Эктомикоризные и гумусовые сапротрофные грибы также не отличались по величинам $\delta^{15}\text{N}$ в лабораторном эксперименте (Gebauer, Taylor, 1999), в то время как сапротрофные грибы подстилки и древесины были обеднены ^{15}N по сравнению с этими группами.

Различия в изотопном составе мицелия микоризных и сапротрофных грибов были ожидаемо менее выражены, по сравнению с гименофорами, так как мицелий, вне зависимости от трофической специализации грибов, выполняет транспортные функции (Fricker et al., 2017) и накапливает значительно меньше специфических метаболитов, по сравнению с плодовыми телами (Gil-Martínez et al., 2020; Vaario et al., 2019). Однако мицелий эктомикоризных грибов взаимодействует с корнями растений и может иметь доступ к азоту глубоких почвенных горизонтов (Courty et al., 2008), что, по-видимому, и обуславливает отличие его изотопного состава от изотопного состава мицелия сапротрофных грибов. Это подтверждается нашими данными: средние величины $\delta^{15}\text{N}$ мицелия микоризных и сапротрофных грибов любых функциональных групп достоверно различались (Рис. 3.2.3 В). Это предполагает, что микофаги-потребители микоризного мицелия также должны отличаться от потребителей сапротрофного мицелия именно по величинам $\delta^{15}\text{N}$.

Величины $\delta^{13}\text{C}$ очевидно менее информативны и не позволяют четко различить мицелий эктомикоризных и сапротрофных грибов. Значимые различия показаны нами только между мицелием эктомикоризных грибов и древоразрушающих сапротрофов (Рис. 3.2.3 В). То есть, несмотря на принципиально различные источники углеродного питания (Read, 1992), существуют некие общие пути биохимической ассимиляции углеводов и построения клеточных стенок мицелия (Joergensen, Wichern, 2008; Hobbie et al., 1999).

Микоризные грибы способны к частичному усвоению органического вещества почвы (Vaario et al., 2019): в случае снижения обеспечения углеводами от растений-хозяев их величины $\delta^{13}\text{C}$ слегка увеличиваются, то есть смещаются в «сапротрофную область» (Kuiper, 2017). Наши данные, полученные для грибов с территории олиготрофного верхового болота (Рис. 3.2.4), подтверждают эти суждения. Плодовые тела микоризных грибов были представлены двумя видами - *Russula rosea* Pers. и *Leccinum holopus* (Rostk.) Watling, а сапротрофных – одним

массовым видом, *Galerina sphagnicola* (G.F. Atk.) A.H. Sm. & Singer. В условиях переувлажнения и общей обедненности системы доступными соединениями азота рост и фотосинтетическая активность сосны – единственного растения-хозяина эктомикоризных грибов на исследованной территории – угнетается (Макаров, 2009; Смагин и др., 2000), что, видимо, приводит к снижению различий в изотопном составе углерода эктомикоризных и сапротрофных грибов.

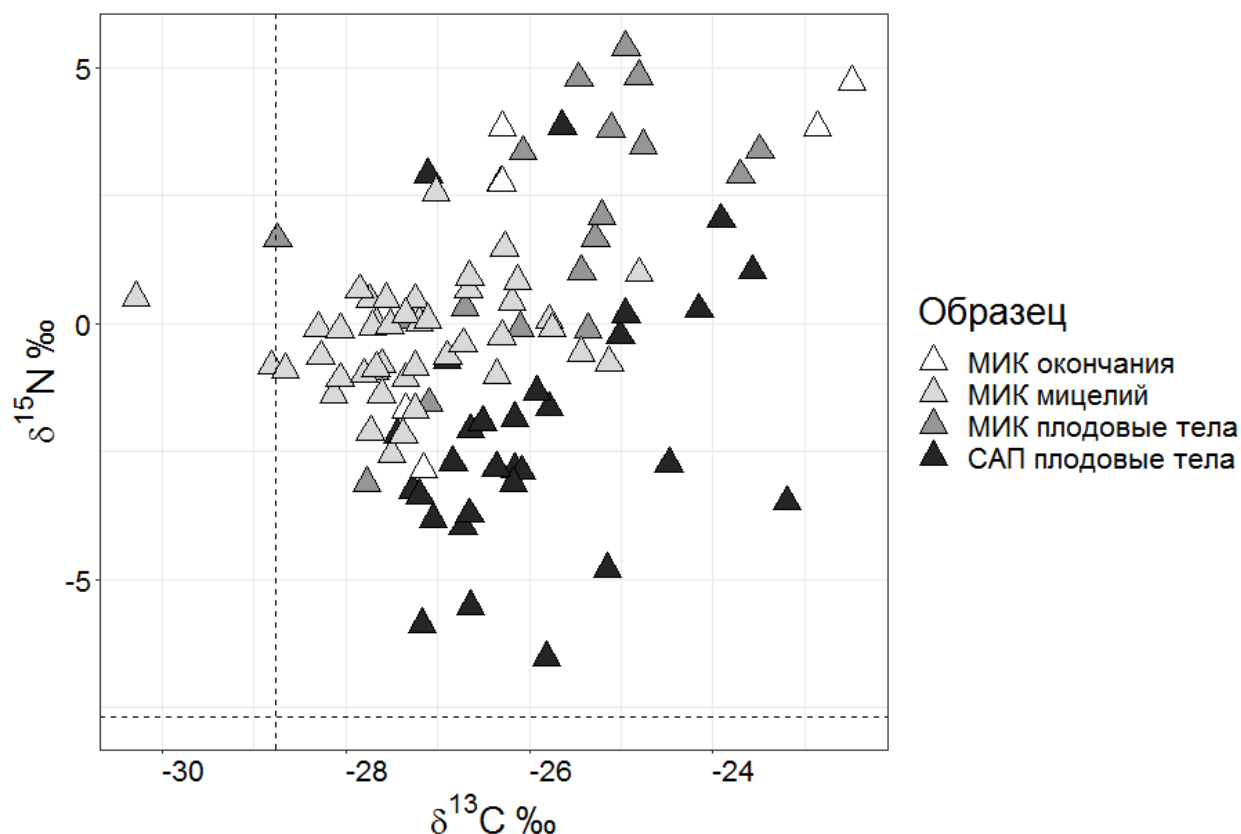


Рисунок 3.2.4. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) микоризных (МИК, микоризованные корневые окончания, мицелий и плодовые тела) и сапротрофных (САП, только плодовые тела) грибов, собранных на территории олиготрофного верхового болота «Старосельский мох» (ЦЛГЗ, Тверская область). Пунктирными линиями показаны средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ хвойного опада ($n = 5$). Модифицировано из Zuev and Zueva (2022).

3.3 Определение величин трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота у грибоядных беспозвоночных

Изотопный состав консументов в целом отражает изотопный состав их диеты. В то же время, величины трофического фракционирования стабильных изотопов (величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, см. Главу 2) могут варьировать в природных системах, и для реконструкции трофических связей важно знать типовые значения в конкретных системах «пища-потребитель» (Post, 2002)

Приведенные в опубликованных работах величины трофического фракционирования у грибоядных беспозвоночных варьируют в очень широких пределах. Величины $\Delta^{13}\text{C}$ в парах гриб–микофаг могут быть отрицательными (до -4 ‰), а величины $\Delta^{15}\text{N}$ достигать 10 ‰ (Рис. 3.3.1). Эти цифры выходят далеко за пределы обычно наблюдаемых величин трофического фракционирования (Тиунов, 2007; Martínez Del Rio et al., 2009).

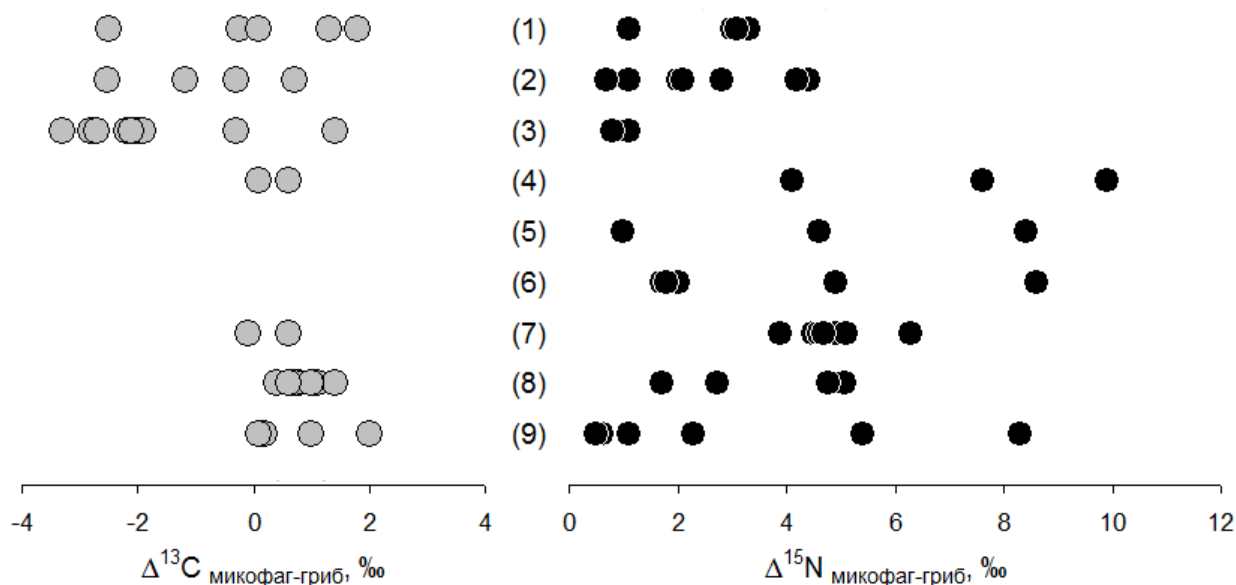


Рисунок 3.3.1. Величины трофического фракционирования изотопов углерода и азота ($\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$) в парах гриб–микофаг (литературные данные). Полевые сборы, личинки двукрылых: Anthomyiidae (1) и Mucetophilidae (2) на микоризных макромицетах (Remén, 2010), личинки Mucetophilidae (3) на сапротрофных макромицетах (Remén, 2010). Коллемболы на сапротрофных микромицетах: *Xenylla grisea* (4, (Semenina, Tiunov, 2011)), *Vertagopus pseudocinereus* (5,

(Semenina, Tiunov, 2011)), *Sinella tenebricosa* (6, (Semenina, Tiunov, 2011)), *Protaphorura fimata* (7, (Haubert et al., 2005; Ruess et al., 2005)), *Heteromurus nitidus* (8, (Scheu, Folger, 2004; Staaden et al., 2010)), *Folsomia candida* (9, (Semenina, Tiunov, 2011; Staaden et al., 2010)). Заимствовано, с изменениями, из Зуев и др., (2019).

Данный раздел посвящен определению трофического фракционирования между плодовыми телами грибов-макромицетов и специализированными грибоядными беспозвоночными. От знания диапазона величин трофического фракционирования во многом зависит успех реконструкции трофических связей.

Плодовые тела макромицетов и потребляющие их беспозвоночные являются удобной моделью для оценки степени трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота в системе грибы–микофаги.

Плодовые тела микоризных и сапротрофных грибов-макромицетов были отобраны в период с мая по октябрь 2016-2022 гг. на территории Центрально-Лесного Государственного Заповедника, заповедника Кивач, а также лесов близ биостанции ИПЭЭ РАН Малинки. Специализация исследованных таксонов беспозвоночных животных на питании тканями грибов подтверждена не только непосредственными наблюдениями, но и литературными данными (Mašán, Halliday, 2016; Кривошеина, 2008; Lipkow, Betz, 2005; Yamashita et al., 2015).

Оценено трофическое фракционирование стабильных изотопов углерода и азота для представителей 17 семейств почвенных беспозвоночных, принадлежащих к шести отрядам (Coleoptera, Collembola, Diptera, Gamasina, Isopoda и Oribatida). Наиболее обильно на плодовых телах грибов были отмечены представители отряда Diptera (10 семейств), личинки которых являются специализированными микофагами. Коллемболы были представлены единичными особями, в то время как остальные беспозвоночные встречены массово. Всего было проанализировано 280 пар образцов гриб-микофаг (Таблица 3.3.1).

Таблица 3.3.1. Беспозвоночные животные, отобранные из плодовых тел грибов-макромицетов. В колонке n представлено количество проанализированных проб.

Отряд / инфраотряд	Семейство	Вид (если известен)	n
Collembola			
	Hypogastruridae	<i>Ceratophysella</i> sp.	2
Coleoptera (имаго и личинки)			
	Ciidae	<i>Cis</i> sp.	5
	Silvanidae		5
	Staphylinidae	<i>Gyrophana</i> spp.	9
Diptera (личинки)			
	Anthomyiidae	<i>Anthomyia pluvialis</i>	4
		<i>Anthomyia</i> spp.	2
		<i>Pegomya</i> spp.	11
	Agromyzidae		2
	Bolitophilidae		1
	Cecidomyiidae		3
	Drosophilidae	<i>Scaptomyza</i> spp.	30
		другие	2
	Limoniidae	<i>Metalimnobia quadrimaculata</i>	11
	Mycetophilidae	<i>Mycetophila fungorum</i>	18
		<i>Mycetophila</i> spp.	9
		другие	7
		<i>Rymosia</i> spp.	4
		<i>Trichonta</i> spp.	6
	Phoridae	<i>Megaselia</i> spp.	25
		другие	16
	Platypezidae		1
	Sciaridae	<i>Sciara</i> spp.	5
		другие	8
Gamasina			
	Ascidae	<i>Aceoseius</i> spp.	1
		<i>Hoploseius oblongus</i>	67
Oribatida			
	Carabodidae	<i>Carabodes</i> spp.	23
	Compactozetidae	<i>Cepheus</i> sp.	1

Ткани беспозвоночных-микофагов были, как правило, обогащены ^{13}C и особенно ^{15}N по сравнению с тканями плодовых тел макромицетов (Рис. 3.3.2). Трофическое фракционирование стабильных изотопов углерода ($\Delta^{13}\text{C}$) беспозвоночных-микофагов в среднем составило 1.4 ± 1.4 [SE] ‰. Наибольший диапазон величин $\Delta^{13}\text{C}$ показан для двукрылых и составил 7.6 ‰. Наибольшая средняя величина $\Delta^{13}\text{C}$ отмечена для гамазовых клещей (2.5 ± 0.9 ‰).

Величина $\Delta^{15}\text{N}$ беспозвоночных-микофагов в среднем составила 3.5 ± 2.8 [SE] ‰. Наибольший диапазон величин $\Delta^{15}\text{N}$, так же, как и в случае с $\Delta^{13}\text{C}$, показан для двукрылых и составил 24.5 ‰ (13.5 ‰ без учета двух аутлаеров). Наибольшая средняя величина $\Delta^{15}\text{N}$ отмечена для гемазовых клещей (6.0 ± 1.4 ‰). Рассчитанная площадь изотопной ниши беспозвоночных-микофагов составила 32.5 ‰^2 , ширина ниши по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составила 4.5 и 9.1 ‰ соответственно.

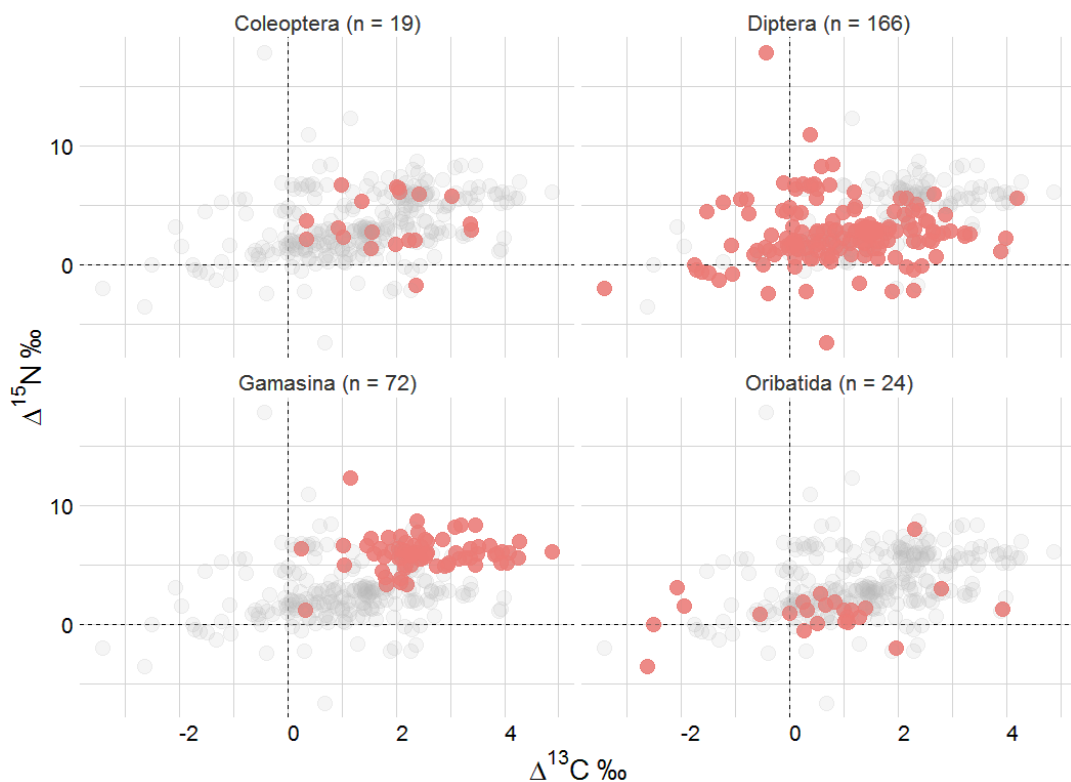


Рисунок 3.3.2. Величины трофического фракционирования стабильных изотопов углерода ($\Delta^{13}\text{C}$) и азота ($\Delta^{15}\text{N}$) микофагов - представителей различных отрядов почвенных беспозвоночных, отобранных с плодовых тел грибов-макромицетов. Серым цветом обозначена вся выборка значений. В скобках приведены размеры выборок (число проанализированных проб) для отдельных таксонов.

Несмотря на большой разброс индивидуальных величин, полученные оценки средних величин $\Delta^{13}\text{C}$ и азота $\Delta^{15}\text{N}$ соответствуют величинам, наблюдаемым в пастбищных и детритных пищевых цепях (Тиунов, 2007).

Хорошо известно, что изотопный состав тканей беспозвоночных неоднороден (Potapov et al., 2019b). Обнаруженные у личинок двукрылых отрицательные величины $\Delta^{13}\text{C}$ могут свидетельствовать о накоплении в тканях жиров, что соотносится с известным феноменом обеднения липидов ^{13}C (DeNiro, Epstein, 1977). Высокая вариация изотопного состава тканей микофагов очевидно также связана с разной степенью трофической специализации беспозвоночных. Отмеченные для некоторых проб панцирных клещей (в частности, представителей рода *Carabodes*) низкие величины $\Delta^{13}\text{C}$ и $\Delta^{15}\text{N}$, вероятно, связаны с наличием в рационе клещей водорослей или лишайников (Hågvar, Steen, 2013; Schneider, Maraun, 2005), обедненных ^{13}C и ^{15}N (Schneider et al., 2004).

Характер формирования изотопного состава беспозвоночных-микофагов зависит также от типа потребляемых грибных тканей. Так, несмотря на подвижность и возможность относительно свободно перемещаться внутри плодовых тел грибов, личинки двукрылых, собранные из гименофоров, были значимо ($t\text{-ratio} = 2.04$, $p = 0.043$) обогащены ^{15}N по сравнению с личинками, собранными из ножек, хотя эти различия были невелики ($0.7 \pm 0.4 \text{ ‰}$). Наибольшее обогащение ^{15}N и ^{13}C , отмеченное для грибоядных гамазовых клещей (Рис. 3.2.2), вероятно, связано с питанием жидким содержимым грибных гиф гименофора и спор, в пользу чего говорит как строение ротового аппарата (Mašán, Halliday, 2016), так и то, что при микроскопировании в их кишечниках не было отмечено присутствия оформленных структур (кусков мицелия или целых спор), как это было показано для других беспозвоночных, например, коллембол (Díaz-Aguilar et al., 2021).

Среди личинок двукрылых низкие величины трофического фракционирования изотопов углерода и азота были отмечены нами в том числе для галлиц *Mycodiplosis* sp., питавшихся ржавчинными грибами. Однако механизмы, обеспечивающие функционирование пищевых цепей с участием микромицетов-фитопатогенов, до конца не описаны (Lafferty et al., 2008) и требуют детального изучения в рамках отдельной работы.

Заключение к главе 3

В главе представлены результаты экспериментов, направленных на совершенствование методов полевых исследований и изотопного анализа для выявления трофических связей почвенных беспозвоночных с мицелием микоризных грибов в природных условиях.

Стандартизация методики вегетационных мешочков и нахождение оптимального гранулометрического состава субстрата позволило получить достаточное количество материала в последующих исследованиях и снизить вероятность возникновения ошибок, связанных с характером роста мицелия в песке различной фракции, при оценке биомассы мицелия микоризных грибов.

Определение основных закономерностей формирования изотопного состава функционально различных частей микоризных и сапротрофных грибов позволило получить информацию о гетерогенности изотопного состава грибов как пищевого субстрата и с большей точностью определить параметры изотопной ниши беспозвоночных-микофагов. Выявленные различия в изотопном составе мицелия микоризных и различных трофических групп сапротрофных грибов показали возможность использования изотопного анализа для выявления и разделения трофических связей почвенных беспозвоночных с этими ресурсами.

Определение параметров изотопной ниши беспозвоночных-микофагов на основании большой и таксономически разнообразной выборки позволяет использовать результаты валового изотопного анализа для прогнозирования положения микофагов в «изотопном поле» и определения потенциальных микофагов на основании изотопного состава ресурсов расчетным методом.

Одновременно с достоверной разницей изотопного состава микоризных и сапротрофных грибов нами показана большая вариация изотопного состава, как грибов, так и беспозвоночных-микофагов. Однако, такая вариация на практике не должна мешать выявлению экологически значимых закономерностей, как было показано как нами (см. также главу 4), так и другими авторами (напр., Bluhm et

al., 2019). Закономерности распределения изотопного состава в пищевых сетях часто носят относительный характер. Аналогичным образом, средняя величина трофического фракционирования ^{15}N в 3.5 ‰ успешно используется в сотнях исследованиях, хотя на практике она может колебаться в очень широких пределах (Tiunov, 2007; Potapov et al., 2019b).

ГЛАВА 4. ВЫЯВЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ КОЛЛЕМБОЛ, ТРОФИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ С МИЦЕЛИЕМ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ, В ЭКСПЕРИМЕНТЕ С ПОДРЕЗКОЙ КОРНЕЙ

Коллемболы (*Collembola*) являются одной из наиболее многочисленных и изученных групп почвенных всеядных беспозвоночных. Считается, что многие виды почвообитающих коллембол являются микофагами, хотя их пищевые ресурсы сильно варьируют в зависимости от таксономической принадлежности, жизненной формы и предпочитаемых местообитаний в почвенном профиле (Chahartaghi et al., 2005; Potapov et al., 2016). Большинство лабораторных экспериментов показали, что коллемболы предпочитают сапротрофные грибы микоризным (Klironomos, Kendrick, 1996; Klironomos, Ursic, 1998; Hiol Hiol et al., 1994). Эта тенденция подтверждается исследованиями, проведенными с использованием современных методов, в том числе определением изотопного состава отдельных аминокислот (Li et al., 2022).

Полевые эксперименты с внесением изотопной метки показали, что углерод, поступающий в почву через корни растений, активно потребляется почвенными животными, что, вероятно, хотя бы отчасти связано с потреблением микоризных грибов (Pollierer et al., 2007, 2012). Однако микоризные грибы и «корневой углерод» в целом вносят небольшой вклад в рацион коллембол (Goncharov et al., 2016; Pollierer, Scheu, 2021; Potapov, Tiunov, 2016). Полевые эксперименты, включающие угнетение корней и микоризы, показывают неоднозначные результаты: может наблюдаться как снижение численности отдельных видов коллембол (Malmström, Persson, 2011), так и существенное (на 30-40%) сокращение общей их численности (Bluhm et al., 2021). По-видимому, многие виды коллембол могут менять свой рацион в зависимости от наличия и качества ресурсов, в том числе живых корней растений и микоризных грибов (Eerpina et al., 2016; Endlweber et al., 2009; Fujii et al., 2021; Scheunemann et al., 2015). Тем не менее, явная зависимость отдельных видов коллембол от «зеленого» углерода (Albers et al., 2006; Fujii et al., 2021; Pollierer et al., 2007) указывает на необходимость более детальных исследований.

Дизайн эксперимента

Работа проведена на территории заповедника Кивач, в беломошных сосняках (*P. sylvestris*) разного возраста: в молодом 70-летнем и переспелом 180-летнем. В каждом лесу была проведена подрезка корней (см. главу 2) на 3 площадках, территория вне экспериментальных участков использовалась в качестве контроля. Биомасса мицелия микоризных грибов в эксперименте ($n = 12$ в каждом лесу) и контроле ($n = 12$ в каждом лесу) была оценена с использованием вегетационных мешочков и флотации-фильтрации.

Коллемболы с экспериментальных и контрольных площадок были отобраны спустя 1, 2 и 3 года после изоляции площадок (пробы 2018 года сбора из молодого леса были утрачены, всего было обработано 144 пробы). Почвенные монолиты для экстракции коллембол собирали буром диаметром 10 см на глубину 10 см. Предназначенных для таксономического определения коллембол хранили в среде Фора-Берлезе для последующей морфологической идентификации (Fjellberg, 1995, 2007). Виды коллембол были отнесены к жизненным формам в соответствии с литературными данными (Rusek, 2007). Численность коллембол в отдельных вариантах эксперимента и по годам статистически значимо не различалась (Рис. 4.1), поэтому в результатах данные для разных лет объединены. Для 13 наиболее обильных видов коллембол был проведен изотопный анализ. В зависимости от размера коллембол одна проба для изотопного анализа включала от 1 до 225 особей одного вида. Всего проанализировано 206 проб коллембол и 48 проб мицелия грибов.

Результаты

Биомасса мицелия микоризных грибов спустя 1 год с момента подрезки корней на экспериментальных площадках была примерно в три раза ниже по сравнению с контролем (LSMeans test; $p < 0.005$, Рис. 4.2). Биомасса мицелия микоризных грибов в молодом и переспелом сосняках не различалась.

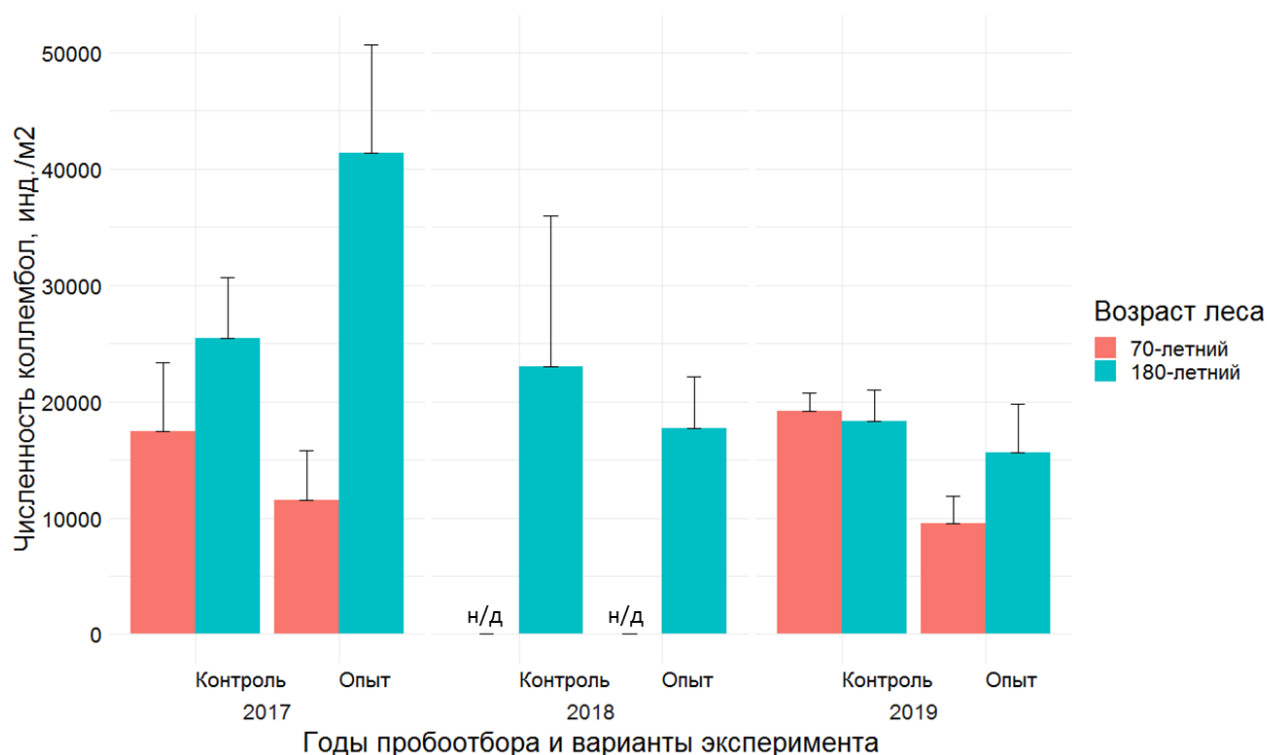


Рисунок 4.1. Численность коллембол на экспериментальных (с подрезкой корней) и контрольных площадках по годам пробоотбора. Отдельно представлены данные для молодого (70 лет) и переспелого (180 лет) сосняков. Показаны средние значения (столбики) + 1 SE (усы), $n = 3$.

Сообщества коллембол было представлено 25 видами, из которых 22 были общими для молодого и переспелого сосняков (Таб. 4.1). Доминантные виды в сообществах обоих лесов совпадали и были представлены *Isotomiella minor*, *Friesea mirabilis*, *Micraptorura absoloni*, *Parisotoma notabilis* и *Willemia anophthalma*.

Подрезка корней деревьев не привела к статистически значимому снижению общей численности коллембол, однако численность отдельных видов снижалась в 70-летнем сосняке. В частности, численность *W. anophthalma* после подрезки корней сократилась с 19395 ± 8928 [SE] до 658 ± 222 инд./м² (t -ratio = 4.00, $p < 0.001$), *Mesaphorura yosiii* – с 8608 ± 3000 до 89 ± 38 инд./м² ($p = 0.058$).

Таблица 4.1. Обилие коллембол на экспериментальных и контрольных участках в 70- и 180-летних сосновых лесах, экз./пробу (0.0079 м²). Приведены средние значения ± SE, n = 36. Звездочки (*) указывают на значимое (p < 0.05) влияние подрезки корней на численность коллембол. Точки (•) указывают на 0.1 < p < 0.05.

Вид коллембол	Жизненная форма вида	70-летний сосняк		180-летний сосняк	
		Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
<i>Anurophorus septentrionalis</i>	Атмобионтный	57.2 ± 53.9	57.5 ± 43.6	40.8 ± 0.4	13 ± 2
<i>Arrhopalites principalis</i>	Гемизафичекий	0.3 ± 0.2	0	0.2 ± 0.2	0.3 ± 0.3
<i>Arrhopalites</i> sp.	Гемизафичекий	0	0.2 ± 0.2	0	0.1 ± 0.1
<i>Desoria blekeni</i>	Атмобионтный	1.7 ± 1.7	5.3 ± 2.6	7.2 ± 4.5	3.3 ± 2
<i>Desoria hiemalis</i>	Атмобионтный	7.8 ± 2.2	6 ± 1.3	4.9 ± 0.7	7.6 ± 1.4
<i>Dicyrtoma fusca</i>	Атмобионтный	0.7 ± 0.7	0.8 ± 0.4	0.7 ± 0.4	0.8 ± 0.4
<i>Entomobrya corticalis</i>	Атмобионтный	0	5 ± 1.5	0	0
<i>Friesea mirabilis</i>	Атмобионтный	89.0 ± 78.0	40.0 ± 39.5 •	55.7 ± 23.2	36.6 ± 13.2
<i>Isotomiella minor</i>	Эузафичекий	66.3 ± 40.4	44.7 ± 44.7	175.8 ± 76.4	160.5 ± 84
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	Атмобионтный	22.2 ± 5.1	23.5 ± 7.1	2.8 ± 1.4	3.8 ± 2.2
<i>Megalothorax minimus</i>	Эузафичекий	5.5 ± 2.8	14.3 ± 12.6	4.5 ± 2.9	33.3 ± 25.7
<i>Mesaphorura yosiii</i>	Эузафичекий	68.0 ± 23.7	0.7 ± 0.3 •	10.1 ± 3.2	8.7 ± 1.3
<i>Micranurida pygmaea</i>	Гемизафичекий	27.2 ± 12.8	15.8 ± 9.4	23.2 ± 10.8	58.1 ± 20.5
<i>Micraphorura absoloni</i>	Эузафичекий	61.8 ± 18.6	32 ± 16.7	22.8 ± 8.7	73.8 ± 37.8
<i>Neanura muscorum</i>	Гемизафичекий	27.8 ± 6.3	28.8 ± 2.2	23.4 ± 9.2	14.2 ± 4.7
<i>Orchesella flavescens</i>	Атмобионтный	5.2 ± 2.3	3.8 ± 0.6	1.8 ± 0.9	1.4 ± 0.4
<i>Parisotoma notabilis</i>	Гемизафичекий	11.8 ± 9.9	42.8 ± 42.8	103.9 ± 18.8	94.8 ± 23.5
<i>Pogonognatellus flavescens</i>	Гемизафичекий	2.0 ± 0.3	2.3 ± 0.7	8.0 ± 1.4	15.8 ± 3.3
<i>Proisotoma minima</i>	Гемизафичекий	0.3 ± 0.3	0.2 ± 0.2	0	20.9 ± 17.1
<i>Pseudachorutes</i> sp.	Атмобионтный	0.8 ± 0.4	0	0.7 ± 0.7	0.8 ± 0.5
<i>Ptenothrix atra</i>	Атмобионтный	0	0.3 ± 0.3	0.3 ± 0.3	0
<i>Sminturinus</i> sp.	Атмобионтный	0	0	0.3 ± 0.3	2 ± 1.5
<i>Vertagopus cinereus</i>	Атмобионтный	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	3.4 ± 3.4	2.6 ± 2.2
<i>Willemia anophthalma</i>	Эузафичекий	152.3 ± 70.1	5.2 ± 1.7 *	182.0 ± 52.1	161.9 ± 75.7
<i>Willemia denisi</i>	Эузафичекий	3.0 ± 3.0	0.7 ± 0.7	0	0

Результаты PERMANOVA показали значимое влияние возраста леса (F = 4.25, p = 0.001), но не подрезки корней на структуру сообщества коллембол, однако влияние взаимодействия факторов подрезка x возраст леса было достоверным (F = 1.78, p = 0.048). Подрезка корней оказывала более выраженное влияние на численность коллембол в молодом сосняке, в то время как отклик сообщества в старом лесу практически отсутствовал (Таб. 4.1). Анализ сообществ методом главных компонент показал, что основной вклад (около 83% описанной

дисперсии) в различия между сообществами экспериментальных и контрольных площадок внесли изменения обилия *I. minor* и *W. anophthalma*.

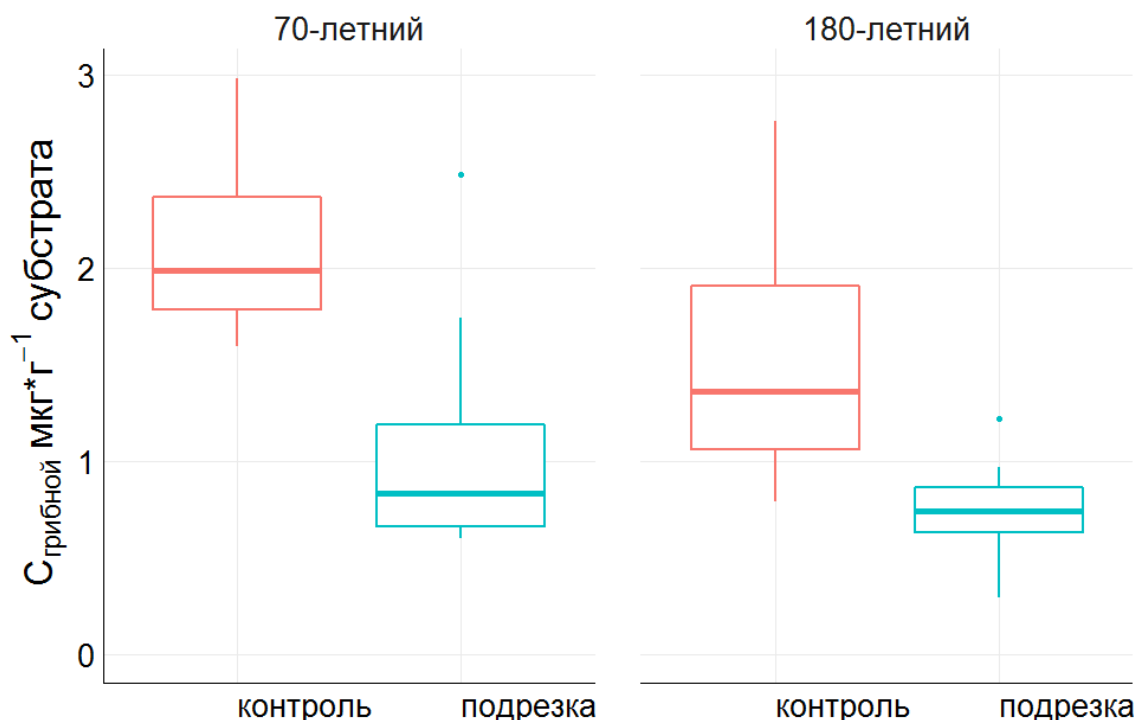


Рисунок 4.2. Биомасса мицелия микоризных грибов в эксперименте с подрезкой корней, оцененная с использованием вегетационных мешочков. Отдельно представлены данные для молодого (70 лет) и переспелого (180 лет) сосняков. Показаны средние значения (черта), межквартильный размах (коробочка), область 95% доверительных интервалов (усы), а также выбросы (точки), $n = 12$. Заимствовано, с изменениями, из Zuev et al., (2023b).

Изотопный состав мицелия микоризных грибов, собранного с использованием вегетационных мешочков, не изменился после подрезки корней. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мицелия составили около -27.2 и 3.6 ‰, соответственно. Напротив, величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ значимо (MANOVA, $F_{2,223} = 7.792$; $p < 0.001$) различались у коллембол с экспериментальных и контрольных площадок (Рис. 4.3). Возраст леса не влиял на изотопный состав мицелия или коллембол. Изотопный состав азота и углерода, соответствующий изотопному составу предполагаемых потребителей мицелия эктомикоризных грибов (см. главу 3, показан на Рис. 4.3 пунктирным эллипсом) был обнаружен

почти исключительно в пробах коллембол из контрольных площадок и только в двух пробах коллембол с экспериментальных площадок.

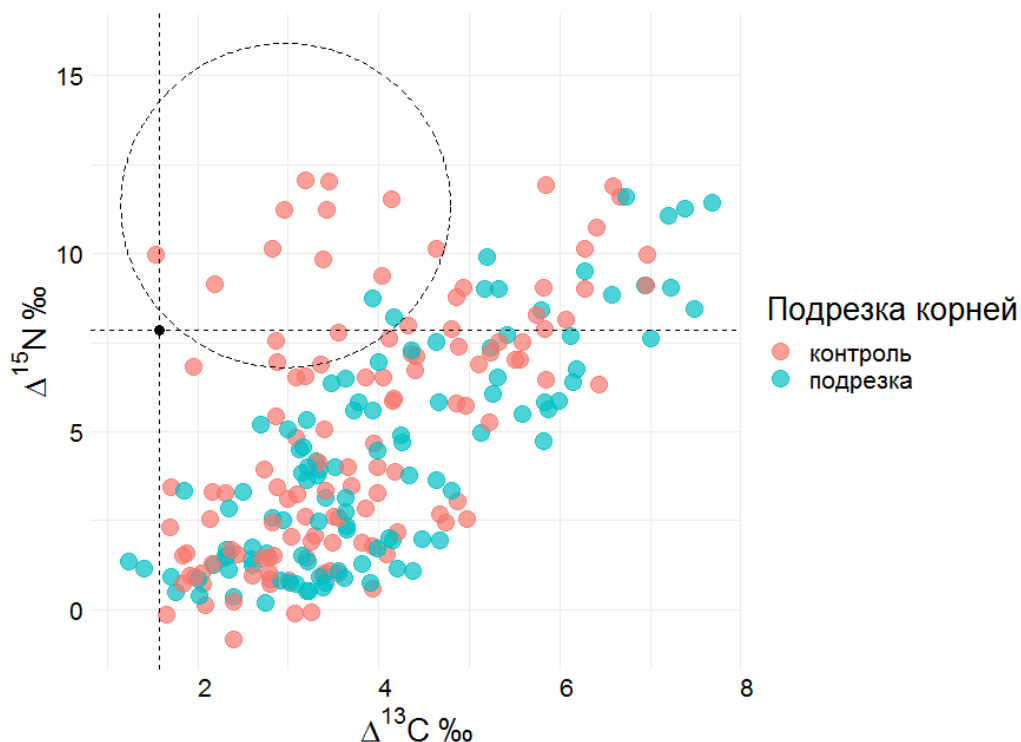


Рисунок 4.3. Изотопный состав (нормированные на опад величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) коллембол в эксперименте с подрезкой корней сосны. Объединенные данные из двух сосняков разного возраста. Черной точкой и прямыми пунктирными линиями обозначены средние величины изотопного состава мицелия микоризных грибов, извлеченных из почвы с помощью вегетационных мешочков. Пунктирный эллипс описывает типичную изотопную нишу беспозвоночных-микофагов (Глава 3.3) при питании микоризным мицелием. Заимствовано, с изменениями, из Zuev et al., (2023b).

Коллемболы, изотопный состав которых указывал на питание мицелием микоризных грибов, были представлены *Frisea mirabilis* (5 проб), *Isotomiella minor* (2 пробы), *Micraptorura absoloni* (4 пробы), *Neanura muscorum* (3 пробы) и *Willemia anophthalma* (7 проб). *F. mirabilis* и *M. absoloni* имели изотопный состав, присущий потребителям микоризного мицелия, как на контрольных, так и, единично, на экспериментальных площадках.

Таблица 4.2. Изотопный состав коллембол на экспериментальных и контрольных участках. Данные для 70- и 180-летних сосняков объединены. Приведены средние значения \pm SE. Количество повторностей (указно в скобках) было одинаковым для $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Звездочки (*) указывают на значимое ($p < 0.05$) влияние подрезки корней на изотопный состав коллембол.

Вид коллембол	$\delta^{13}\text{C}$ контроль	$\delta^{13}\text{C}$ опыт	$\delta^{15}\text{N}$ контроль	$\delta^{15}\text{N}$ опыт
<i>Anurophorus septentrionalis</i>	-25.4 \pm 0.3 (9)	-25.5 \pm 0.3 (7)	-2.9 \pm 0.2	-2.7 \pm 0.2
<i>Desoria blekeni</i>	-25.5 \pm 0.7 (4)		-3.0 \pm 0.7	
<i>Desoria hiemalis</i>	-25.3 \pm 0.2 (11)	-25.1 \pm 0.2 (8)	-2.0 \pm 0.5	-3.0 \pm 0.2
<i>Dicyrtoma fusca</i>	-26.3 \pm 0.2 (5)	-26.7 (1)	-4.2 \pm 0.5	-4.2
<i>Friesea mirabilis</i>	-25.7 \pm 0.2 (6)	-25.0 \pm 0.3 (3)	3.7 \pm 0.7	3.0 \pm 0.7
<i>Isotomiella minor</i>	-24.4 \pm 0.3 (10)	-23.9 \pm 0.3 (12)	2.3 \pm 0.2	1.1 \pm 0.3 *
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-25.9 \pm 0.2 (13)	-26.0 \pm 0.1 (13)	-0.5 \pm 0.3	-0.9 \pm 0.1
<i>Micraphorura absoloni</i>	-24.7 \pm 0.3 (4)	-24.4 \pm 0.4 (8)	3.5 \pm 0.2	2.2 \pm 0.5
<i>Neanura muscorum</i>	-23.3 \pm 0.2 (21)	-22.8 \pm 0.2 (17) *	4.1 \pm 0.4	4.2 \pm 0.5
<i>Orchesella flavescens</i>	-27.0 \pm 0.1 (9)	-27.1 \pm 0.1 (11)	-3.3 \pm 0.2	-3.5 \pm 0.1
<i>Parisotoma notabilis</i>	-25.9 \pm 0.3 (6)	-25.1 \pm 0.3 (6)	-1.7 \pm 0.3	-1.5 \pm 0.2
<i>Pogonognatellus flavescens</i>	-26.2 \pm 0.1 (10)	-25.9 \pm 0.1 (12)	-3.2 \pm 0.2	-3.7 \pm 0.1
<i>Willemia anophthalma</i>	-25.8 \pm 0.3 (10)	-25.6 \pm 0.3 (5)	5.0 \pm 0.7	1.0 \pm 0.5 *

Остальные три вида коллембол – только на контрольных площадках. Значимые различия величин $\delta^{15}\text{N}$ при подрезке корней показаны только для двух эуэдафических видов – *I. minor* (t-ratio = 3.00, $p = 0.003$) и *W. anophthalma* (t-ratio = 5.96, $p < 0.001$). Кроме того, при подрезке корней отмечен статистически незначимый тренд обогащения тканей отдельных видов ^{13}C , т.е. смещения величин $\delta^{13}\text{C}$ в «сапротрофную область» (Таб. 4.2).

Обсуждение результатов

В проведенном эксперименте величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ грибного мицелия не изменились после подрезки корней. Это согласуется с тем, что мицелий эктомикоризных грибов может сохраняться в почве длительное время после изоляции от растений-хозяев (Jones et al., 2003). С другой стороны, некоторое количество мицелия эктомикоризных грибов могло проникнуть в экспериментальные площадки через более глубокие горизонты почвы, так как дно площадок не было изолировано. Несмотря на это, значимое снижение биомассы мицелия (Рис. 4.2) говорит об успешном достижении главной цели эксперимента – подавления активности эктомикоризных грибов.

Подрезка корней привела к снижению численности нескольких видов коллембол. Наибольший эффект снижения наблюдался у двух эуэдафических видов, *W. anophthalma* и *M. yosiii*, численность которых уменьшилась на 97 и 99 % соответственно. Численность *I. minor* также несколько снижалась (Таб. 4.1). Это позволяет предположить, что по крайней мере некоторые эуэдафические виды коллембол зависят от углерода, поступающего в почвенные пищевые сети через корни растений и мицелий микоризных грибов (Albers et al., 2006; Fujii et al., 2021). Значительное снижение величин $\delta^{15}\text{N}$ для *W. anophthalma* и *I. minor* (Таб. 4.2) также указывает на зависимость этих видов от мицелия эктомикоризных грибов. Тем не менее, большинство видов коллембол не отреагировали на подрезку корней (насколько можно судить по обилию и изотопному составу). В недавней работе подрезка корней также не повлияла на состав сообщества почвенной макро- и мезофауны (Bluhm et al., 2021), хотя обилие и биомасса коллембол и орибатид были снижены. В другом исследовании только несколько видов коллембол сократили свою численность после подрезки флоэмы деревьев (Malmström, Persson, 2011).

Подрезка корней не оказала значимого влияния на обилие отдельных видов коллембол в 180-летнем сосняке (Таб. 4.1). Это может быть связано с различиями в обилии или видовом составе мицелия в молодом и старом лесу. Видовое

разнообразие эктомикоризных грибов часто выше в старых сосновых древостоях, чем в молодых (Termorshuizen, Schaffers, 1990; Hagenbo et al., 2018). С другой стороны, биомасса мицелия эктомикоризных грибов выше в молодых сосновых лесах по сравнению со старыми (Hagenbo et al., 2019), что подтверждается нашими данными (Рис. 4.2). Снижение биомассы мицелия микоризных грибов в старых лесах может быть вызвано как сукцессиями грибных сообществ (Anthony et al., 2022), так и снижением эффективности использования углерода грибами в старых лесах (Hagenbo et al., 2019).

Трофические и, следовательно, изотопные ниши почвенных коллембол связаны с их жизненными формами (Korotkevich et al., 2018; Potapov et al., 2016). Как в молодом, так и в старом лесу, подрезка корней привела к исчезновению коллембол с изотопным составом, сходным с таковым у мицелия эктомикоризных грибов (Рис. 4.3), хотя значимые изменения в изотопном составе азота были показаны только для двух эуэдафических видов - *I. minor* и *W. anophthalma* (Таб. 4.2). В сумме, все обильные эуэдафические виды коллембол, для которых был проведен изотопный анализ (включавшие *I. minor*, *W. anophthalma* и *Micraptorura absolonii*), были значительно ($p < 0.05$) обеднены ^{15}N после подрезки корней как в молодом, так и в старом лесу. В то же время, изотопный состав атмобионтных и гемиедафических коллембол остался неизменным.

Важность углерода, поступающего в почву через корни растений, была ранее экспериментально показана для эуэдафических коллембол, включая изученный нами вид *I. minor* (Potapov et al., 2016). Мицелий многих микоризных грибов располагается преимущественно в толще минеральной почвы и поэтому пространственно изолирован от атмобионтных и отчасти гемиедафических коллембол, оставаясь доступным для эуэдафических видов. Обычно считается, что высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ у эуэдафических коллембол обусловлены питанием органическим веществом почвы, обогащенным ^{15}N в результате микробной трансформации (Li et al., 2022; Potapov et al., 2016). Однако мицелий эктомикоризных грибов также обогащен ^{15}N (см. главу 3) и это может вносить

вклад в формирование характерного для эуэдафических коллембол изотопного состава.

Заключение к главе 4

Сокращение численности и изменение изотопных ниш отдельных эуэдафических видов коллембол при подрезке корней указывает на их трофическую связь с мицелием микоризных грибов. Однако лишь небольшая часть почвенных и подстилочных коллембол отреагировала на подрезку корней, сопровождавшуюся угнетением мицелия микоризных грибов. Это говорит об ограниченной значимости мицелия микоризных грибов в питании почвенных коллембол. Наши результаты согласуются с данными более ранних экспериментов, где, как правило, подрезка корней приводила к уменьшению обилия лишь немногих видов коллембол, включая изученные нами виды *Parisotoma notabilis*, *W. anophthalma* и *M. yosiii*. В нашем эксперименте численность *M. yosiii* и *W. anophthalma* сократилась после подрезки корней только в молодом (70-летнем) сосняке. Это может быть связано с изменениями обилия и состава сообщества микоризных грибов по мере увеличения возраста насаждений и указывать на относительно большую роль мицелия микоризных грибов в питании почвенных коллембол в незрелых лесах.

ГЛАВА 5. ВЫЯВЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С МИЦЕЛИЕМ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ УГЛЕРОДНОЙ МЕТКИ (^{13}C)

Полевые исследования по отслеживанию потоков углерода в почвенных пищевых сетях с использованием изотопной углеродной метки (^{13}C) показывают, что многие группы почвенных беспозвоночных получают углерод, поступающий в почву через корни живых растений (Gilbert et al., 2014; Pollierer et al., 2007; Zieger et al., 2017). Этот поток корневого углерода может быть разделен на корневые выделения растений, в большинстве своем осваиваемые ризосферным пулом микроорганизмов (Blagodatskaya et al., 2014), и вещество, поступающее в почвенные пищевые сети через обильный мицелий микоризных грибов (Godbold et al., 2006).

Несмотря на широко распространенную всеядность почвенных беспозвоночных, недавние исследования выявили, что трофическая специализация наиболее обильных таксонов сильно варьирует (Potapov, 2022; Krause et al., 2019). Мицелий микоризных грибов регулярно входит в состав рациона лишь немногих видов панцирных клещей (Churchland et al., 2012; Hobbie et al., 2007; Pollierer et al., 2012). Данные для коллембол также противоречивы - в различных полевых исследованиях потребление корневого и «микоризного» углерода как подтверждалось (Gilbert et al., 2014; Pollierer et al., 2007), так и опровергалось (Churchland et al., 2012; Potapov, Tiunov, 2016), см. также главу 4.

На основании известных данных можно заключить, что лишь относительно небольшая доля видов почвенных микофагов регулярно питается экстраматрическим мицелием микоризных грибов. Однако, в силу трофического единства надвидовых таксонов (Potapov et al., 2019a), можно ожидать, что склонность к потреблению микоризного мицелия может проявляться не только на видовом уровне, но и на уровне родов или семейств.

Разные жизненные формы почвенных беспозвоночных, обитающие на поверхности, в подстилке или собственно в почве, имеют неодинаковый вклад

разных пулов органического вещества в свой рацион (Ponge, 2000; Chauvat et al., 2014; Potarov et al., 2016). Судя по всему, эуэдафические (собственно почвенные) беспозвоночные получают большее количество «корневого углерода», по сравнению с атмобионтными (поверхностными) и гемиэдафическими (полупочвенными) жизненными формами (Potarov et al., 2017, 2016, см. также главу 4), хотя различия в количестве усваиваемого корневого углерода между разными жизненными формами почвенных беспозвоночных могут быть невелики (Gilbert et al., 2014). В этой главе мы попытались ответить на вопрос, как различается вклад «микоризного» углерода в диету разных жизненных форм беспозвоночных.

Дизайн эксперимента

В главе представлены результаты полевого эксперимента, заключавшегося в изоляции почвы с беспозвоночными в мезокосмах (допускающих проникновение грибного мицелия, но не корней) и отслеживании искусственной углеродной метки (^{13}C), поступающей в мицелий и животных от корней деревьев (елей). Эксперимент был проведен в двух еловых лесах, расположенных в ЦЛГЗ и на биостанции Малинки.

В каждом лесу была выбрана одна пара елей *Picea abies*, высотой около 5 м. Расстояние между контрольными и экспериментальными деревьями составляло 35-50 м. Каждое дерево было окружено 50-сантиметровой траншеей на расстоянии 2.5 м от ствола. Вегетационные мешки (мезокосмы) из ситовой ткани ($12 \times 12 \times 3$ см, размер ячеек 46 мкм) были помещены вокруг экспериментальных деревьев. Мешки были заполнены почвой (420 г сухого веса, влажность около 30%), либо чистым кварцевым песком (размер частиц 0.5-0.8 мм, 700 г сухого веса). Почва (0-10 см), включающая естественные сообщества почвенных беспозвоночных, была собрана во время рытья траншей и просеяна через 5-миллиметровую стальную сетку. Девять сетчатых мешков с почвой и девять сетчатых мешков с песком были помещены под каждое экспериментальное дерево тремя концентрическими кругами с радиусами 0.5, 1 и 1.5 м от ствола на

глубине 10 см. По три мешка, заполненные каждым типом субстрата, были закопаны аналогичным образом под каждым контрольным деревом на расстоянии 1 м от ствола. Общее число мезокосмов для каждого экспериментальной площадки составило 24 (всего 48). Через год после установки мезокосмов, вокруг каждого экспериментального дерева была построена изолирующая камера («теплица»), в которую была внесена ^{13}C метка в виде $^{13}\text{C}-\text{CO}_2$ (см. главу 2).

Серии из 6 мешков (3 заполненных каждым типом субстрата) отбирали с каждого экспериментального участка через 15, 30 и 45 дней после внесения изотопной метки. С каждого контрольного участка серию из 6 мешков (по 3 мешка с каждым типом субстрата) отобрали через 45 дней после внесения метки.

Почвенные беспозвоночные, экстрагированные из мешков с почвой, хранились в 70%-ном этаноле и были определены морфологически до уровня семейства. Семейства коллембол и орибатид были отнесены к жизненным формам в соответствии с литературными данными (Rusek, 2007; Krivolutsky et al., 1995).

Биомасса мицелия микоризных грибов в наполненных песком мезокосмах была оценена с использованием флотации-фильтрации. Полученный мицелий был более чем на 93% (по количеству аффилированных в NCBI прочтений) представлен микоризными грибами. Наиболее обильно были представлены микоризные грибы родов *Tylospora* (34.1% всех прочтений), *Amphinema* (27.3%), *Tomentella* (7.9%), *Lactarius* (4.1%), *Wilcoxina* (3.4%) и *Russula* (0.7%).

Изотопный анализ был проведен по стандартному протоколу. Каждая проба включала одну или несколько особей членистоногих. При интерпретации результатов эксперимента мечеными считались пробы мицелия и животных, имеющие величину $\delta^{13}\text{C}$ больше -23.0 ‰. Это пороговое значение взято из опубликованного исследования, проведенного в аналогичном типе леса с использованием идентичного способа внесения изотопной метки (Goncharov et al., 2016). Исключение составили панцирные клещи семейства Phthiracaridae, имеющие естественную величину $\delta^{13}\text{C}$ около -22‰. Высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ у

представителей Phthiracaridae объясняются накоплением обогащенных ^{13}C карбонатов во внешних покровах (Maraun et al., 2011).

Результаты

Величины $\delta^{13}\text{C}$ извлеченного из почвы мицелия были значимо (LSMeans test, $p < 0.001$) выше на экспериментальных площадках, по сравнению с контролем. Поступление ^{13}C метки от растений-хозяев в мицелий микоризных грибов произошло в относительно короткие сроки (15 дней), однако полностью мицелий был помечен только через 45 дней после внесения метки (Рис. 5.1В).

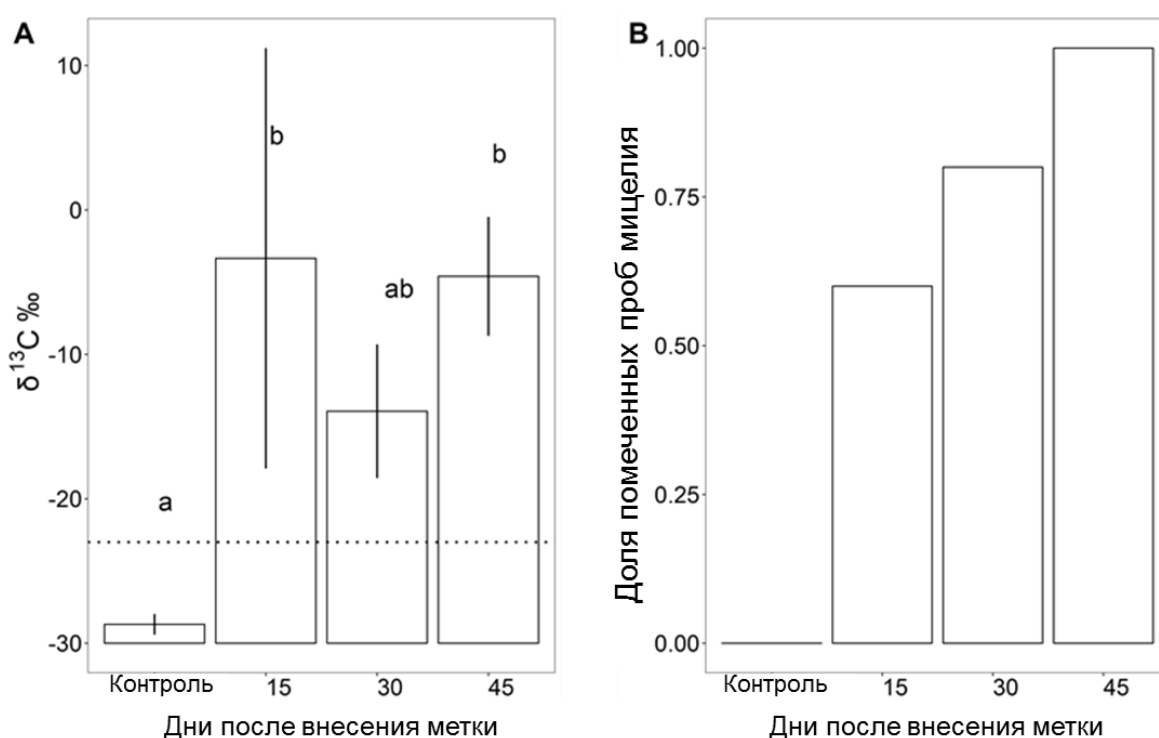


Рисунок 5.1. Изотопная метка в грибном мицелии, извлеченном из вегетационных мешочков. (А) Средняя (\pm SD) величина $\delta^{13}\text{C}$, ‰, мицелия микоризных грибов, собранного через 15, 30 и 45 дней после внесения метки, а также на контрольном участке через 45 дней. Буквы указывают на статистически значимые различия (LSMeans test, $p < 0.05$). (В) Доля меченых ($\delta^{13}\text{C} > -23.0\text{‰}$) образцов мицелия, собранных через 15, 30 и 45 дней после внесения метки, а также на контрольном участке через 45 дней. Заимствовано, с изменениями, из Zuev et al. (2023a).

Почвенные беспозвоночные, получившие ^{13}C метку через мицелий микоризных грибов, принадлежали к 11 таксономическим группам, включая три семейства коллембол (*Isotomidae*, *Entomobryidae*, *Onychiuridae*) и два семейства панцирных клещей (*Oppiidae*, *Phthiracaridae*). В целом, ^{13}C метка была обнаружена в 35.2% проб почвенных беспозвоночных (Рис. 5.2).

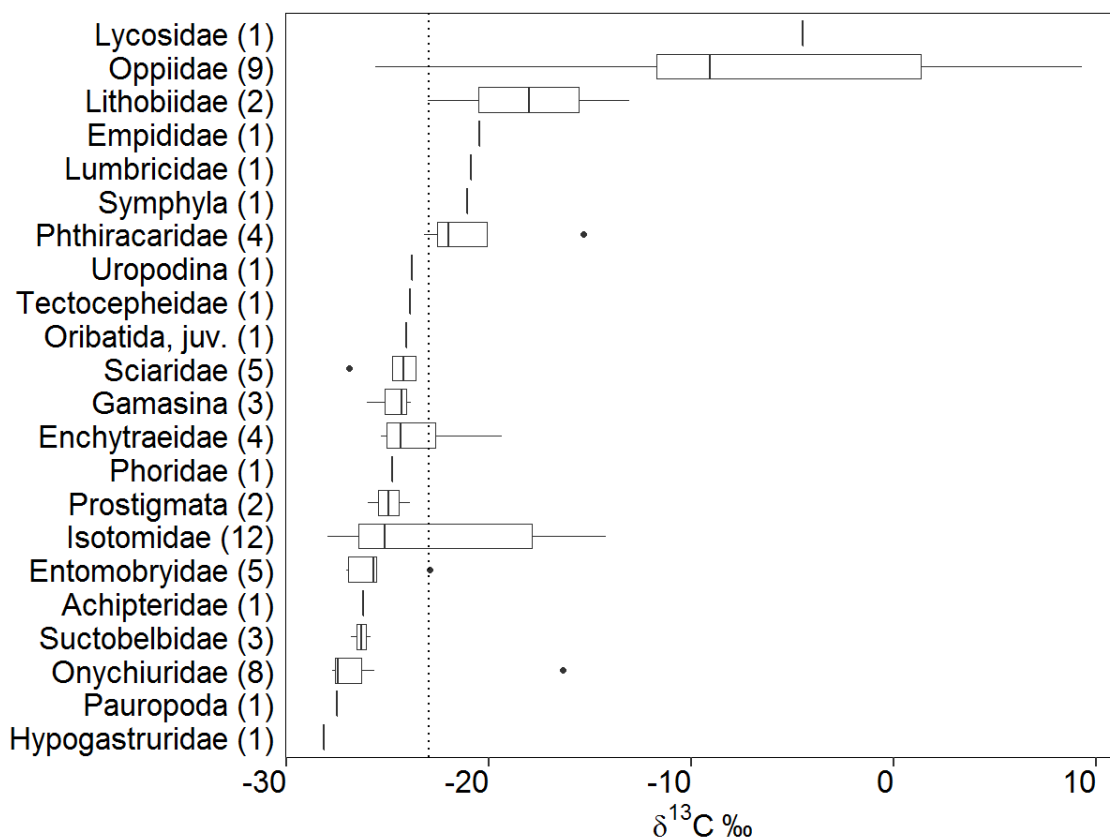


Рисунок 5.2 Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) тканей почвенных беспозвоночных (пробы, собранные после 45 дней после внесения метки). Показаны медианы (вертикальные линии), межквартильный размах (коробочки), величины 95% доверительных интервалов (усы) и аутлаеры (точки). Вертикальная пунктирная линия показывает пороговую природную величину $\delta^{13}\text{C}$ -23.0 ‰ (Goncharov et al., 2016). В скобках приведены размеры выборок. Заимствовано, с изменениями, из Zuev et al. (2023a).

Среди сапрофагов, ^{13}C метка была отмечена для всех проб панцирных клещей семейства *Oppiidae* ($n = 9$), тогда как только 1 из 4 (25%) проб семейства

Phthiracaridae имела величину $\delta^{13}\text{C}$ больше -20.0 ‰ . Среди коллембол метка была выявлена в 4 из 12 (33%) проб семейства Isotomidae, 20% проб семейства Entomobryidae, и 12% проб семейства Onychiuridae. Среди олигохет, метка отмечена как для Enchytraeidae, так и для Lumbricidae. Высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены и у хищных беспозвоночных – пауков, литобиид, а также хищных личинок двукрылых семейства Empididae (Рис. 5.2).

Дизайн эксперимента не предусматривал вертикальной стратификации почвы или почвенной биоты внутри мезокосмов, которые были помещены в верхнюю часть минеральной почвы. Тем не менее, беспозвоночные, в естественных условиях приуроченные к разным горизонтам почвы, имели разную интенсивность ^{13}C метки (Mood's median test; $\chi^2 = 22.7$, $p < 0.001$). Гемизафические беспозвоночные (панцирные клещи семейства Tectoserpheidae, а также личинки двукрылых семейств Empididae, Sciaridae, Phoridae, проводящие часть жизненного цикла в почве) были помечены реже (12 %), чем эузафические (~ 40%) и атмобионтные (~ 20% меченых проб) беспозвоночные. Кроме того, средние величины $\delta^{13}\text{C}$ эузафических беспозвоночных были более чем на 4 ‰ выше, чем у представителей других жизненных форм (Рисунок 5.3).

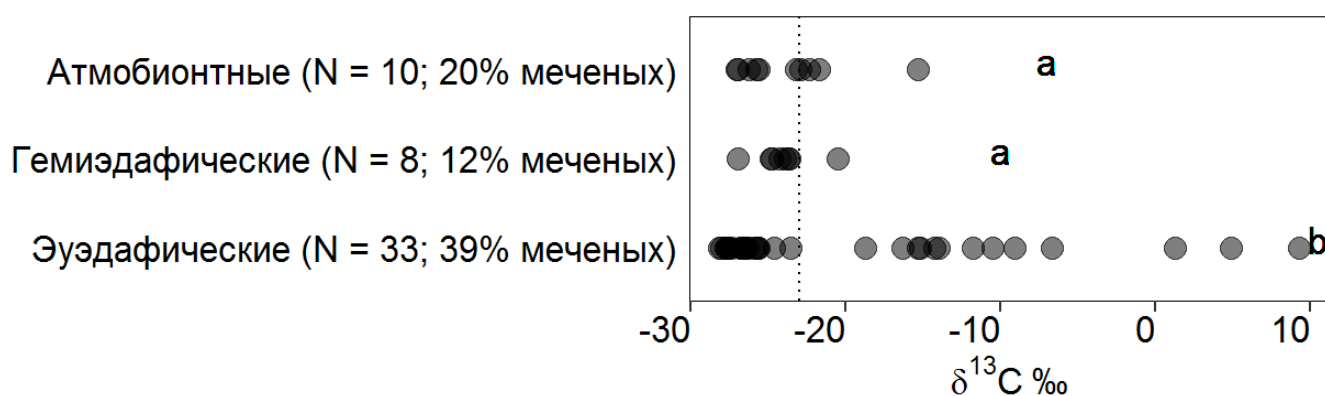


Рисунок 5.3. Изотопный состав углерода (величины $\delta^{13}\text{C}$) почвенных беспозвоночных разных жизненных форм. Вертикальная пунктирная линия отображает принятое пороговое значение природной величины $\delta^{13}\text{C}$. Разными буквами отмечены статистически достоверные различия средней величины $\delta^{13}\text{C}$

между группами (Mood's median test, $p < 0.05$). Заимствовано, с изменениями, из Zuev et al. (2023).

Обсуждение результатов

Проведенный эксперимент отличался уникальными особенностями дизайна. Помимо мечения целого дерева ^{13}C - CO_2 , мы использовали мелкоячеистую сетку (46 мкм), чтобы изолировать почвенных беспозвоночных в мезокосмах от корней. Таким образом, основным путем поступления ^{13}C метки к почвенным животным был мицелий микоризных грибов. Конечно, невозможно полностью исключить проникновение метки из кроны меченого дерева в растворенном виде с вертикальным током воды и ее последующее потребление животными в составе микробной биомассы, а также проникновения в мезокосмы мицелия сапротрофных грибов ризосферы. Однако такие потоки углерода были, вероятно, крайне малы, поскольку основная часть сапрофагов и микрофагов в мезокосмах метку не получила (рис. 5.2).

Грибной мицелий, полученный из вегетационных мешочков, был ожидаемо (Wallander et al., 2013) представлен микоризными грибами. Наиболее обильно были представлены роды микоризных грибов типичны для исследованных территорий (Мухина, Гарибова, 2010; Pollierer et al., 2020). Некоторые из обнаруженных видов грибов, например *Amphinema* и *Russula*, образуют светлый тонкостенный мицелий (Köljalg, 1992; Shishido и др., 1996), который может быть легко доступен для потребления почвенными животными. Другие доминантные таксоны грибов, такие как *Tomentella*, образуют темноокрашенный мицелий (Danielson, 1991). Показано, что как минимум среди микромицетов, беспозвоночные предпочитают именно темноокрашенный мицелий (Maraun et al., 2003).

Самые высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ (-3.3 ± 14.6 ‰, максимум = 10.5 ‰) в мицелии были отмечены на 15-й день после мечения, а затем немного снизились. Это хорошо соответствует модели «разового поступления» (one-time supply) углеводов от корней растения-хозяина к микоризным окончаниям и их

дальнейшего распределения по мицелию микоризных грибов (Le Tacon et al., 2013).

Самые высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ в тканях нехищных беспозвоночных были обнаружены у Oppiidae (Oribatida) и Isotomidae (Collembola). Литературные данные предполагают, что представители этих семейств могут иметь тесные трофические связи с микоризными грибами. В частности, присутствие коллембол *Proisotoma minuta* (Isotomidae) уменьшало число микоризных окончаний у сосен (Hiol Hiol et al., 1994). Питание *Folsomia candida* различными видами эктомикоризных грибов было показано в лабораторном эксперименте (LeFait et al., 2019). Арбускулярно-микоризные грибы также включаются в рацион коллембол семейства Isotomidae (Gange, 2000). Панцирные клещи семейства Oppiidae были ранее отмечены как микофаги (Krantz, Walter, 2009; Sawahata, 2006; Seniczak и др., 2017), однако их трофические связи с микоризными грибами лишь предполагались. Oppiidae часто встречаются в бореальных лесах (D ch ne, Buddle, 2010; Andrievskii et al., 2021). В эксперименте с микрокосмами *Oppiella nova* (Oppiidae) были более многочисленны в присутствии микоризных грибов (Rem n et al., 2010). Oppiidae также было одним из самых многочисленных семейств панцирных клещей, обнаруженных на плодовых телах макромицетов, в том числе некоторых микоризных видов (Yamashita, Hijii, 2003).

Медианные величины $\delta^{13}\text{C}$ у панцирных клещей семейства Phthiracaridae были сопоставимы на меченых (-22.0 ‰) и контрольных (-22.1 ‰) участках. Тем не менее, один образец Phthiracaridae имел величину $\delta^{13}\text{C} = -15\text{‰}$, что превышает известные естественные величины $\delta^{13}\text{C}$, отмеченные для панцирных клещей в бореальных лесах (Goncharov et al., 2016; Maraun et al., 2011). Phthiracaridae ранее отмечались как микофаги (Bokhorst, Wardle, 2014), и, очевидно, могут питаться микоризными грибами, хотя встречаемость метки была невелика.

Присутствие ^{13}C метки было обнаружено в тканях хищных беспозвоночных (Lycosidae, Lithobiidae, а также личинок Empididae). Пауки Lycosidae и хищные многоножки относятся к хищниками-генералистами (Nentwig, 1987; Eitzinger et

al., 2014). Поступление изотопной метки в ткани хищных беспозвоночных в нашем эксперименте предполагает их питание какой-либо группой меченых микофагов и указывает на активное поступление углерода грибного канала почвенных пищевых сетей на более высокие трофические уровни. Быстрое поступление «корневого углерода» на более высокие уровни почвенных пищевых сетей отмечалось и ранее (Eissfeller et al., 2013; Goncharov et al., 2016).

Наличие более интенсивной ^{13}C метки в тканях эуэдафических беспозвоночных (Рис. 5.3) демонстрирует большую важность мицелия микоризных грибов как пищевого ресурса в минеральных горизонтах почвы, по сравнению с органогенными горизонтами и подстилкой. Преобладающие формы органического вещества изменяются в почвенном профиле (Braakhekke et al., 2013; Corvasce et al., 2006), причем углерод, связанный с микоризными грибами, преобладает в минеральных горизонтах (Kramer, Gleixner, 2008). Известны и различия в составе сообщества почвенных грибов: микоризные грибы присутствуют как в гумусовых, так и в минеральных горизонтах почвы, в то время как сапротрофные микромицеты населяют преимущественно верхние слои почвы и подстилку (Clemmensen et al., 2013; Courty et al., 2008; Hagenbo et al., 2018). Как следствие, питание мицелием микоризных грибов более характерно для почвенных беспозвоночных, обитающих преимущественно в минеральной почве - эуэдафических. Этот вывод хорошо согласуется с установленной в главе 4 трофической связью эуэдафических коллембол *I. minor* (Isotomidae) и *W. anophthalma* (Hypogastruridae) с микоризными грибами. В данном эксперименте изотопная метка не была обнаружена для семейства Hypogastruridae, однако их численность была крайне мала (была проанализирована только одна проба).

Заключение к главе 5

Выявление почвенных беспозвоночных, трофически связанных с мицелием микоризных грибов и поступающими через него в почву продуктами фотосинтеза, позволяет расширить представления о механизмах распределения органического вещества в почве. Полевой эксперимент с мечением целых деревьев ^{13}C - CO_2

показал, что мицелий микоризных грибов имеет разное значение для разных групп почвенных беспозвоночных, причем для отдельных таксонов потребление этого пищевого ресурса может быть отслежено на уровне семейств, а не только для отдельных видов, как это было показано в главе 4. Медианные значения изотопного состава и доля меченых образцов различных семейств коллембол подтверждают оппортунистический характер трофических связей между этой группой почвенных беспозвоночных и мицелием микоризных грибов. Это согласуется с известными данными об изотопном составе коллембол, которые, в целом, не указывают на специализированное питание микоризными грибами (Potapov, Tiunov, 2016). С другой стороны, ^{13}C метка была обнаружена в образцах 3-х из 4-х семейств коллембол, а общая доля меченых образцов была довольно велика (23%).

Более того, показано наличие групп нехищных почвенных беспозвоночных, в которых метка была обнаружена в 100% случаев (Oribatida: Oppiidae). Не исключено, что хотя бы некоторые представители этого семейства специализированы к потреблению мицелия эктомикоризных грибов. Наши результаты также показывают вклад углерода, поступающего с мицелием микоризных грибов, в рацион иных почвенных сапрофагов, в том числе олигохет. Поступление изотопной метки в ткани хищных беспозвоночных свидетельствует о дальнейшем распространении «микоризного» углерода в почвенных пищевых сетях.

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА ПРИРОСТ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ

Реконструкция динамики углерода в почвенных пищевых сетях требует не только выявления трофически связанных с микоризой таксонов, но и оценки влияния микофагов на биомассу мицелия. Дизайн отдельных полевых исследований, как проведенных ранее, например (Malmström, Persson, 2011; Siira-Pietikäinen et al., 2003), так и в рамках данной диссертационной работы, подразумевает оценку отклика сообществ почвенных беспозвоночных на исключение корней или грибного мицелия. Решение обратной задачи, т.е. оценка влияния питания почвенных беспозвоночных на грибной мицелий, до настоящего времени решалась преимущественно в лабораторных экспериментах с использованием сапротрофных грибов (Graça et al., 2000; Tordoff et al., 2008). Необходимо отметить значительные методические трудности, возникающие при попытке экспериментального исследования влияния почвенных беспозвоночных на мицелий микоризных грибов *in situ*. Единственное известное нам полевое исследование упрощенного дизайна не показало существенного влияния доступа животных в вегетационные мешки на прирост микоризного мицелия (Mikusinska et al., 2013).

Данная глава посвящена исследованию влияния присутствия почвенных беспозвоночных на прирост биомассы микоризных грибов в полевых условиях. Оценены краткосрочный (30 суток) и долгосрочный (90 суток) отклики прироста грибного мицелия на снижение численности основных групп беспозвоночных животных в подстилке и верхнем горизонте лесных почв. Снижение численности было достигнуто обработкой почвы инсектицидом циперметрином, который, по имеющимся данным (Laatikainen, Heinonen-Tanski, 2002) не оказывает отрицательное влияние на микоризные грибы.

Дизайн эксперимента

Полевые эксперименты проведены в ЦЛГЗ и заповеднике Кивач. В каждом исследованном лесу (70-летний сосняк в Киваче и 90-летний ельник в ЦЛГЗ) были заложены четыре экспериментальные площадки, на расстоянии 20–25 м друг от друга. На каждой площадке с помощью стальной рамки были извлечены 6 почвенных монолитов, которые были обработаны в полевых условиях 2%-ным раствором циперметрина (см. главу 2), контрольные монолиты насыщены водой. Почвенные монолиты были изолированы от окружающей почвы мелкоячеистой (размер ячеек 50 мкм) сеткой из нержавеющей стали (далее обозначены как мезокосмы). Для оценки прироста биомассы мицелия микоризных грибов, в каждый мезокосм было помещено по одному вегетационному мешочку (6 × 6 см), наполненному 20 г песка (см. главу 2). По три аналогичных мешочка были заложены в окружающую почву вне мезокосмов на каждой площадке (всего 72 мешка). Срок экспозиции мешочков составил 30 суток для заповедника Кивач и 90 суток – для ЦЛГЗ. Биомасса мицелия микоризных грибов в вегетационных мешочках была оценена с использованием эпифлуорисцентной микроскопии (см. главу 2).

Статистической единицей была пробная площадь ($n = 4$), т.е. среднее значение для трех мезокосмов в каждом из вариантов эксперимента или трех контрольных монолитов. Всего проанализировано 72 пробы (48 мезокосмов и 24 контрольных монолита). Результаты экспериментов со сроками экспозиции 30 и 90 сут, проведенных в заповеднике “Кивач” и ЦЛГЗ, не сравнивали друг с другом. Отдельные группы беспозвоначных имели низкое обилие (суммарная численность во всех повторностях менее 8 особей). Для этих групп данные об обилии были трансформированы в бинарные (0 и 1) и далее применяли статистические анализы для биномиального распределения.

Результаты

Оценка влияния изоляции почвы в мезокосмах на почвенных беспозвоночных и микоризные грибы

Влияние изоляции почвы металлической сеткой на почвенные сообщества было оценено по сравнению с окружающей почвой (внешний контроль, ВК). Численность наиболее обильных групп почвенной мезофауны (коллемболы, клещи, личинки двукрылых), а также большинства других групп беспозвоночных не различалась между контрольными мезокосмами и окружающей почвой. В краткосрочном эксперименте показано значимое (ANOVA, $p = 0.0329$) снижение обилия протур. В 90-суточном эксперименте значимое снижение численности было отмечено только у насекомых, не являющихся собственно почвенной фауной (перепончатокрылые), однако оцененных нами в пробах.

Биомасса мицелия микоризных грибов не различалась значимо между контрольными мезокосмами и окружающей почвой как в 30-суточном, так и в 90-суточном эксперименте (Рис. 6.1).

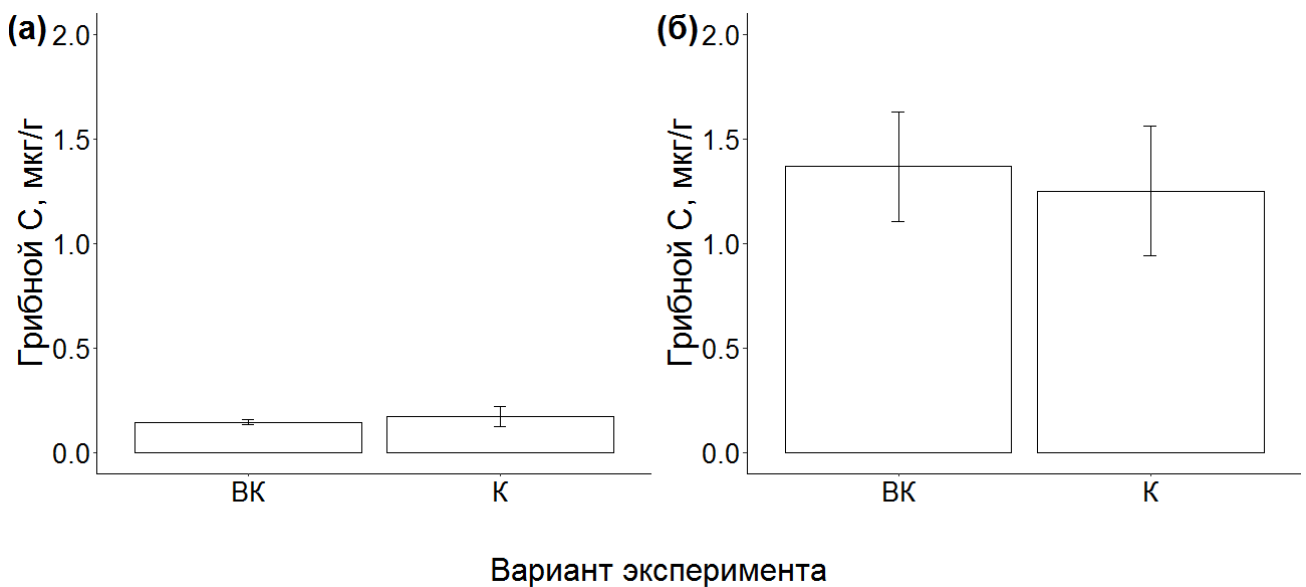


Рисунок 6.1. Биомасса мицелия микоризных грибов (мкг С на г песка) в контрольных мезокосмах и окружающей почве в 30-суточном (а) и 90-суточном (б) экспериментах. Средние значения \pm SE. Варианты эксперимента: ВК – внешний контроль (окружающая почва), К – контрольные монолиты.

Статистически значимых различий в рамках каждого отдельно взятого эксперимента не выявлено.

В то же время, прирост биомассы мицелия после 90 суток в контрольных монолитах и окружающей почве, в целом, был примерно на порядок выше, по сравнению с 30-суточным экспериментом (ANOVA, $p = 0.0001$). Таким образом, мы можем говорить, что использование мезокосмов как таковых, а также насыщение почвы в них водой, не оказывало существенного влияния на объекты исследования.

Оценка влияния обработки почвы циперметрином на почвенных беспозвоночных и микоризные грибы

Снижение численности почвенных беспозвоночных животных при внесении циперметрина было более выражено в 30-дневном, чем в 90-дневном эксперименте (заповедник Кивач и ЦЛГЗ, соответственно, Рис. 6.2). Дефаунирование почвы наиболее сильно повлияло на представителей макрофауны - в обработанных инсектицидом мезокосмах полностью отсутствовали ключевые хищники: пауки (Araneae), многоножки (Myriapoda), перепончатокрылые (Hymenoptera), имаго жуков (Coleoptera). Численность личинок жуков также снижалась. Дождевые черви (Oligochaeta) отсутствовали в экспериментальных мезокосмах (Таб. 6.1). В 30-суточном эксперименте численность клещей, коллембол и протур значительно снижалась после обработки почвы циперметрином в 19, 6 и 10 раз соответственно (LSMeans test, $p < 0.05$). В 90-суточном эксперименте численность коллембол сократилась в 3 раза, личинок двукрылых – более чем в 20 раз ($p < 0.05$), клещей – в 4 раза ($p = 0.08$, Рис. 6.2).

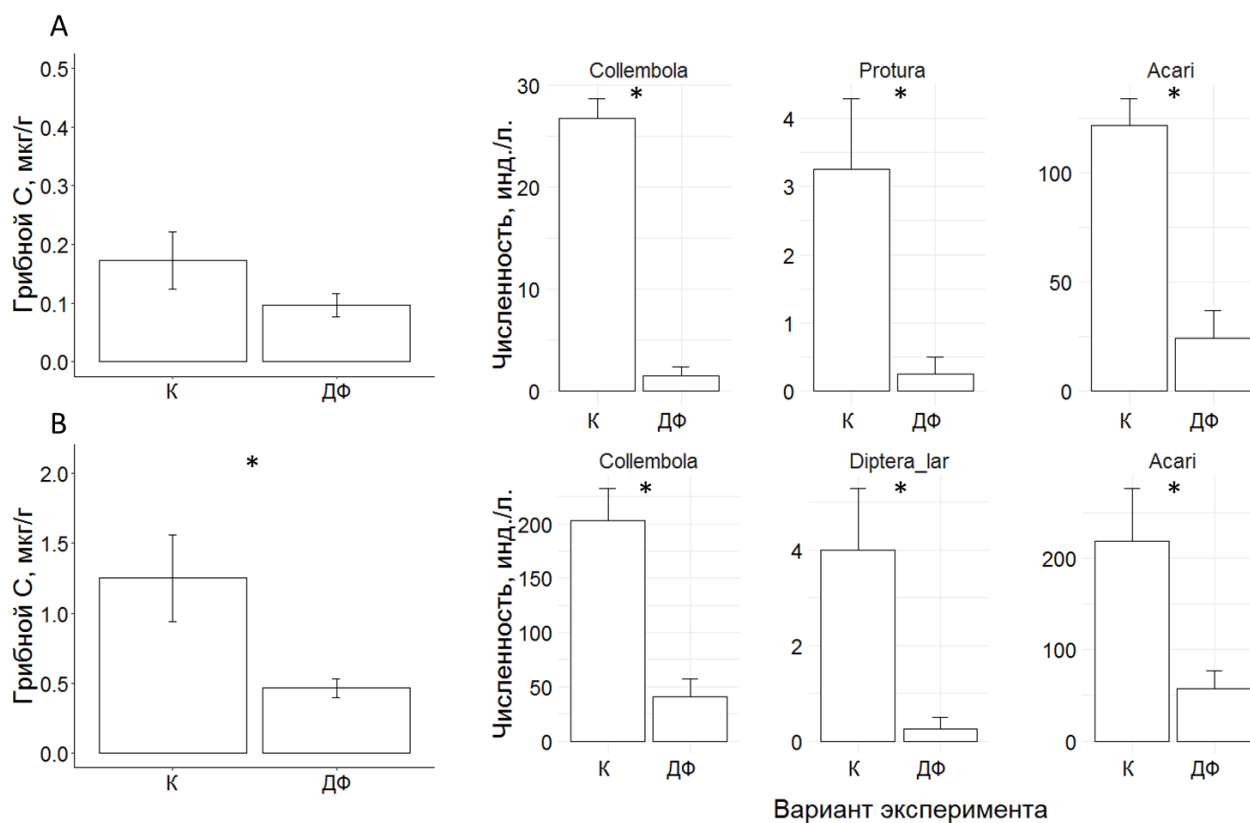


Рисунок 6.2. Биомасса мицелия микоризных грибов (мкг С на г песка) и численность почвенных беспозвоночных в экспериментах с дефаунированием почвы. Представлены данные для краткосрочного (А - 30 сут., Кивач) и долгосрочного (В - 90 сут., ЦЛГЗ) экспериментов. Приведены средние величины (столбики) и 1 SE (усы). Варианты эксперимента: К – контрольные монолиты, ДФ – дефаунированные монолиты. Звездочки (*) указывают на значимые различия между экспериментом и контролем (LSMeans test, $p < 0.05$).

Биомасса мицелия микоризных грибов статистически значимо не различалась между экспериментальными и контрольными вариантами после 30 суток экспозиции. После экспозиции 90 суток биомасса мицелия в дефаунированных монолитах была значимо ниже, чем в контрольных ($t = 3.281$; $p = 0.011$) и в окружающей почве ($t = 3.771$; $p = 0.004$).

Таблица 6.1. Численность основных групп почвенных беспозвоночных в 30- и 90-дневных экспериментах с дефаунированием почвы раствором циперметрина (ВК – окружающая почва, К – контрольные мезокосмы, ДФ – дефаунированные мезокосмы). В таблице представлены средние численности и стандартные ошибки среднего (SE; для всех случаев $n = 4$). Величины p рассчитаны по результатам ANOVA, выполненных для линейных моделей с t - или биномиальным (*) распределением. **Выделены** величины $p < 0.05$.

Таксономическая группа	Заповедник Кивач, 30 сут.				ЦЛГЗ, 90 сут.			
	ВК	К	ДФ	p	ВК	К	ДФ	p
Oligochaeta	1.3±1.3	0	0	0.3323*	0.8±0.3	2.5±1.2	0	0.0823
Myriapoda	0	0	0		0.3±0.3	0.3±0.3	0	0.4033*
Acari	121.8±12.3	142.0±47.1	24.3±12.6	0.0180	218.0±58.3	285.0±92.2	57.0±20.0	0.0818
Araneae	0.8±0.3	1.3±0.3	0	0.0485*	1.3±0.5	1.8±0.8	0	0.0958
Collembola	26.8±1.9	28.3±4.9	1.5±0.9	0.0001	203.3±29.7	149.8±15.7	41.0±16.2	0.001
Coleoptera (imago)	0	0	0		1.0±0.4	0.5±0.3	0	0.0438*
Coleoptera (larvae)	3.3±1.3	2.3±0.9	0.3±0.3	0.1153	1.0±0.4	3.8±0.9	0.5±0.5	0.0101
Diptera (larvae)	4.8±2.5	5.0±2.0	0.5±0.5	0.2107	4.0±1.3	8.8±1.7	0.3±0.3	0.0027
Hemiptera	0.8±0.8	2.7±0.9	0	0.0512	0.5±0.5	6.5±2.2	0	0.0117
Hymenoptera	0.5±0.3	0.3±0.3	0	0.1715*	0	0	0	
Protura	3.3±1.0	8.7±1.7	0.3±0.3	0.0015	0	0	0	

Биомасса мицелия микоризных грибов составляла от 0.056 (в экспериментальных мезокосмах) до 1.874 мг С / г субстрата (в контрольных мезокосмах) и была в основном представлена септированным мицелием. Эти морфологические характеристики дополнительно указывают на преобладание мицелия грибов-макромицетов, к которым относятся, в том числе, эктомикоризные грибы.

Обсуждение результатов

Биомасса мицелия микоризных грибов была сопоставима с некоторыми опубликованными работами (Kudrin et al., 2021; Wallander et al., 2004), но в целом на один-два порядка ниже, чем показано для аналогичных биотопов. Это может быть связано с дизайном эксперимента, предполагающим необходимость роста грибных гиф на дополнительное расстояние от края монолита до вегетационных мешочков. Оценочная скорость прироста биомассы мицелия грибов в нашем эксперименте соотносится с известными данными для хвойных лесов (Read, 1992).

Одновременное снижение численности беспозвоночных и биомассы мицелия микоризных грибов в 90-суточном эксперименте может быть обусловлено неспецифическим угнетающим действием циперметрина на грибы. Добавленный в питательную среду циперметрин может подавлять вегетативный рост некоторых штаммов микромицетов (Pérez-González, Sánchez-Peña, 2017), а также проявлять спороцидные свойства (Cazorla, Morales Moreno, 2010). В другом лабораторном эксперименте эффект циперметрина проявился неоднозначно: был подавлен рост 25% штаммов микоризных грибов, относящихся к разным видам, но в низких концентрациях, напротив, циперметрин стимулировал рост грибного мицелия (Laatikainen, Heinonen-Tanski, 2002). Также при обработке почвенных образцов циперметрин не оказывал значительного влияния на количество грибных колониобразующих единиц (Vig et al., 2008). В целом, отрицательное влияние на грибной мицелий относительно нестойкого пиретроида в 90-дневном (но не в 30-

дневном) эксперименте не представляется очень вероятным, хотя и не может быть полностью исключено.

Однако снижение численности почвенных беспозвоночных также могло негативно повлиять на биомассу мицелия. Для мицелиальных грибов описано явление компенсаторного роста – разрастания и ветвления мицелия в ответ на поедание микофагами (так называемый grazing-эффект). Степень проявления эффекта зависит от интенсивности воздействия, оказываемого на грибы: как правило, компенсаторный рост наблюдается при слабой активности поедания мицелия различными почвенными беспозвоночными (коллемболами, многоножками, мокрицами) (Crowther, A’Bear, 2012). Стимулирование роста мицелия также показано в присутствии коллембол (Bretherton et al., 2006) в лабораторном эксперименте. Таким образом, питание почвенных беспозвоночных грибным мицелием в отдельных случаях может иметь скорее позитивное, чем негативное, влияние на его рост (McGonigle, 1995; Crowther, A’Bear, 2012; Graça et al., 2000; Tordoff et al., 2008). Однако, эти данные были получены ранее исключительно в лабораторных экспериментах с использованием сапротрофных микромицетов.

Наши данные, полученные в полевом эксперименте, не указывают на явно выраженную зависимость прироста биомассы микоризного мицелия от обилия почвенных беспозвоночных.

Хищные беспозвоночные, поедающие микофагов, могут косвенно стимулировать рост грибного мицелия (Crowther et al., 2012), однако в проведенном эксперименте хищники были более подвержены действию циперметрина, чем потенциальные микофаги. В целом, отсутствие выраженной стимуляции роста мицелия при снижении обилия беспозвоночных подтверждает предположение о низкой трофической активности почвенной мезофауны в отношении микоризных грибов (Bluhm et al., 2019; Potapov, Tiunov, 2016).

Заключение к главе 6

В двух полевых экспериментах разной длительности показано, что присутствие беспозвоночных животных не оказывает значимого влияния на продукцию мицелия микоризных грибов. Дизайн эксперимента предусматривал острое воздействие инсектицида на почвенные сообщества, что могло отразиться на результатах. Тем не менее, эксперимент в целом подтверждает низкую интенсивность и оппортунистический характер потребления мицелия микоризных грибов большинством почвенных беспозвоночных.

7. ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что, несмотря на своё обилие, мицелий микоризных грибов представляют собой специфический пищевой ресурс, осваиваемый только отдельными группами почвенных беспозвоночных. Плодовые тела макромицетов осваиваются беспозвоночными более массово, однако это происходит с подавляющим участием специализированных таксонов, а вклад «почвенных» беспозвоночных в потребление плодовых тел также невелик.

В результате проведенной работы усовершенствована методика получения биомассы микоризных грибов. Молекулярно-генетическими методами подтверждено, что в собранном с использованием методики вегетационных мешочков мицелии доминируют микоризные грибы, вне зависимости от места или сезона отбора образцов.

Уточнены различия в изотопном составе между различными тканями (гименофора, ножки и мицелия) микоризных и сапротрофных грибов. Показана возможность выявления потребления мицелия микоризных грибов беспозвоночными на основании их изотопного состава. Величины трофического фракционирования стабильных изотопов углерода и азота, определенные для большой выборки беспозвоночных животных, позволили уточнить параметры изотопной ниши микофагов и могут быть в дальнейшем использованы для реконструкции почвенных пищевых сетей.

В серии полевых манипуляционных экспериментов в комбинации с широким использованием изотопного анализа углерода и азота, а также ^{13}C метки, достоверно установлено, что мицелий эктомикоризных грибов потребляется различными группами почвенных беспозвоночных, оставаясь «основным» ресурсом только для узкого круга таксонов. Это предполагает, что микоризные грибы в целом являются менее предпочтительным пищевым ресурсом для почвенных беспозвоночных, чем сапротрофные микроорганизмы.

С другой стороны, наши данные указывают на наличие ряда видов или групп почвенных микофагов, в той или иной степени специализированных к питанию микоризным мицелием. Питание микоризными грибами впервые показано для эуэдафических коллембол семейства *Hypogastruridae* (род *Willemia*) и панцирных клещей семейства *Phthiracaridae*, а также для некоторых представителей макрофауны. Подтверждено отмеченное ранее питание микоризными грибами коллембол семейства *Isotomidae* и панцирных клещей семейства *Oppiidae*. Более того, установлено, что получаемая от микоризных грибов энергия передается на более высокие трофические уровни, что подтверждает важность вклада микоризного канала в энергетику пищевых сетей.

Тем не менее, прямой эксперимент, проведенный в двух типах леса, не подтвердил существенного влияния снижения численности почвенных беспозвоночных на обилие микоризного мицелия. Это еще один аргумент, подтверждающий относительно низкую общую интенсивность трофических связей почвенных микофагов с эктомикоризными грибами. Причины малой пищевой привлекательности (или высокой эффективности защиты от микофагов) мицелия эктомикоризных грибов пока остаются неясными.

8. ВЫВОДЫ

1. Использование кварцевого песка с гранулометрическим составом 0.5 – 1.2 мм наиболее эффективно для получения мицелия микоризных грибов в природных условиях. Прирост мицелия наиболее активен в начале вегетационного сезона. Мицелий, проникающий в вегетационные мешочки, представлен таксонами, образующими эктомикоризу, что подтверждено молекулярно-генетическими методами.
2. Различия в изотопном составе (прежде всего повышенное содержание ^{15}N в тканях микоризных грибов) позволяют дифференцировать потоки вещества, поступающего в почвенные пищевые сети через мицелий микоризных и сапротрофных грибов.
3. Впервые определены параметры изотопной ниши для грибоядных беспозвоночных животных, населяющих плодовые тела микоризных и сапротрофных грибов. В среднем, грибоядные беспозвоночные обогащены ^{13}C на 1.4 ‰ и ^{15}N – на 3.5 ‰ по сравнению с грибами, что близко к обычно наблюдаемым величинам трофического обогащения консументов в пищевых сетях.
4. Впервые установлены систематические трофические связи эуэдафических коллембол семейства Нурогастриды (род *Willemia*) и панцирных клещей семейства Phthiracaridae с мицелием микоризных грибов. Подтверждено питание мицелием микоризных грибов некоторых коллембол семейств Isotomidae и Onychiuridae, панцирных клещей семейства Oppiidae, а также включение микоризного мицелия в рацион почвенных олигохет. Обнаружение «микоризного» углерода в тканях почвенных хищников (пауки, литобииды) подтверждает поступление углерода, полученного микофагами с мицелием микоризных грибов, на более высокие трофические уровни почвенных пищевых сетей.

5. Несмотря на наличие таксонов почвенных беспозвоночных, регулярно потребляющих мицелий микоризных грибов, интенсивность трофических связей почвенных микофагов с эктомикоризными грибами невелика. В условиях полевых экспериментов снижение обилия мицелия микоризных грибов не приводит к существенным перестройкам структуры сообщества почвенных беспозвоночных, а снижение численности почвенных беспозвоночных не приводит к повышению обилия микоризного мицелия.

9. БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю – А.В. Тиуну за неоценимую помощь на всех этапах работы. Автор благодарит А.И. Зуеву – за помощь в проведении полевых и лабораторных работ, обсуждении результатов, а также корректуру фрагментов текста. Автор благодарит А.В. Александрову и Е.С. Правдолюбову – за идентификацию и сбор части плодовых тел грибов, О.Л. Макарову – за сбор и идентификацию гамазовых клещей, М.Г. Кривошеину – за идентификацию двукрылых, А.К. Сараеву – за идентификацию коллембол и помощь в организации работ на территории заповедника Кивач, В.Д. Леонова – за идентификацию орибатид, А.А. Гончарова – за помощь в проведении статистических анализов, А.М. Потапова и А.В. Уварова – за ценные комментарии при обсуждении результатов, а также С.М. Цурикова, О.Л. Розанову и Д.И. Коробушкина – за всестороннюю поддержку при выполнении работ по диссертации. Работа проведена при финансировании РФФИ (проект 20-34-90088), отдельные исследования выполнены при финансовой поддержке Alexander von Humboldt Foundation (проект № 3.4-1071297-RUS-IP) и COST Action KEYSOM (проект STSM #43171).

10. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артемьева З.С., И.М. Рыжова, Т.М. Силёва, А.А. Ерохова. Стабилизация органического углерода в микроагрегатах дерново-подзолистых почв в зависимости от характера землепользования // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 2013. – №. 3. – С. 19-26.
2. Бабьева И., Е. Азиева, С. Левин, С. Зайцев. Численность дрожжей в лесных подстилках // Симпоз. "Изучение грибов в биогеоценозах" (Москва, 1977) Тез. докл. Л.: Наука, 1977. – Т. 24. – С. 28.
3. Бабьева И., С. Горин. Почвенные дрожжи // М.: изд-во МГУ. – 1987. – 75 с.
4. Бызов Б. Феномен селективного влияния беспозвоночных (мезофауны) на микробное население почвы / Б. Бызов. – Российский фонд фундаментальных исследований (Отчет), 1998.
5. Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве // М.: ГЕОС. – 2005. – 214 с.
6. Войтенкова Н. Экологические особенности популяций *Gyrophana jolyoides* (Coleoptera; Staphylinidae) в лесных ассоциациях Смоленской области // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября - 3 ноября 2011 г.). Том 1. - Кострома: КГУ, 2011. - С. 273-275.
7. Войтенкова Н.Н. Особенности заселения плодовых тел грибов мицетобионтными стафилинидами (Coleoptera, Staphylinidae) в условиях Смоленской области // Биологические науки в школе и вузе. – 2018. – №. 19. – С. 39-49.
8. Габидова А.Э., В.А. Галынкин. Интеграция организмов в биосфере // Наука и Мир. – 2019. – №. 7. – С. 13-23.
9. Гиляров М. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. – 1951. – Т. 31. – №. 2. – С. 161-169.
10. Гиляров М., Б. Стриганова. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Зоология беспозвоночных. – 1978. – Т. 5. – С. 8-69.

11. Гиляров М.С., Н.М. Чернова. Фауна и экология ногохвосток (Collembola) / М.С. Гиляров, Н.М. Чернова. – Наука, 1984. – 200 с.
12. Добровольская Т., Д. Звягинцев, И. Чернов, А. Головченко, Г. Зенова, Л. Лысак, Н. Манучарова, О. Марфенина, Л. Полянская, А. Степанов, М. Умаров. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. – 2015. – №. 9. – С. 1087-1087.
13. Желтухин А.С., Ю.А. Курбатова, Р.Б. Сандлерский, М.Ю. Пузаченко. Стационарные исследования в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике // Вопросы Географии. – 2021. – №. 152. – С. 357-378.
14. Заказник ЗБС [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://herba.msu.ru/russian/biostation/les.htm>. (дата обращения: 12.03.2023)
15. Звягинцев Д., И. Бабьева, Г. Зенова. Биология почв. Учебник. – 2005. – 445 с.
16. Зенова Г., А. Степанов, А. Лихачева, Н. Манучарова. Практикум по биологии почв / Г. Зенова и др. – Москва: Изд-во МГУ, 2002. – 120 с.
17. Зуев А. Микромицеты гифосферы макромицетов: фракционирование стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) и структура сообщества // Микология и фитопатология. – 2020. – Т. 54. – №. 2. – С. 79-85.
18. Зуев А., О. Розанова, С. Цуриков, П. Панченко, М. Ершова, Д. Смолярова, М. Кривошеина, А. Александрова, С. Ивницкий, Ю. Малеева, А. Тиунов. Трофическое фракционирование изотопов углерода и азота ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) грибоядными личинками двукрылых // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2019. – Т. 5. – №. 5. – С. 485-494.
19. Иванов П.В., С.К. Николаева, Н.А. Манучарова, О.И. Горшколепов. Изменение микроагрегатного состава техногенного грунта при активизации функционального микробного комплекса // Инженерная геология. – 2014. – С. 50-55.
20. Карпачевский Л., Н. Киселева, Т. Леонова, С. Попова. Пестрота почвенного покрова и ее связь с парцеллярной структурой биогеоценоза / Л. Карпачевский и др. // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука. – 1971. – С. 151.

21. Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Fomitopsidales (Basidiomycetes) подтаёжных лесов Западной Сибири // Вестник Ишимского государственного педагогического института им. П.П. Ершова. – 2013. – №. 6. – С. 32-38.
22. Криволуцкий Д., А. Покаржевский. Введение в биогеоценологию // М.: МГУ. – 1990. – 104 с.
23. Кривошеина Н.П. Плодовые тела макромицетов как среда обитания двукрылых (Diptera) // Зоологический Журнал. – 2008. – Т. 87. – №. 9. – С. 1048-1061.
24. Кривошеина Н.П., А.И. Зайцев. Трофические связи и основные направления морфологических адаптаций ротового аппарата личинок сциароидных двукрылых (Diptera, Sciaroidea) // Известия Российской Академии Наук. Серия Биологическая. – 2008. – №. 6. – С. 703-712.
25. Кураков А. Роль грибов в цикле азота в экосистемах вторичной сукцессии // Биоразнообразии и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием, Екатеринбург, 20–24 апреля 2015 г. — Екатеринбург: Издательство Уральского университета, 2015. – С. 129-133.
26. Кураков А., С. Харин, Б. Бызов. Изменение состава и физиолого-биохимических свойств грибов при прохождении через пищеварительный тракт дождевых червей // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2016. – №. 4. – С. 348-348.
27. Лебедев А. Масс-спектрометрия для анализа объектов окружающей среды / А. Лебедев. – М.: Техносфера, 2022. – 632 с.
28. Любечанский И., Л. Залищ, И. Марченко, А. Беспалов. Колонизация почвенными микроартроподами образцов с разными эдафическими свойствами на каменноугольных выработках в Кузбассе (Западная Сибирь) // Евразийский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18. – №. 2. – С. 84-90.
29. Макаров М. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. – 2019. – №. 2. – С. 220-233.
30. Молотковский Г.Х. Новый тип почвенной камеры для исследования микрофлоры почвы // Известия Российской академии наук. Серия математическая. – 1935. – №. 8-9. – С. 1117-1121.

31. Мухина Ю., Л. Гарибова. Агарикоидные базидиомицеты различных типов леса Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область) // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27. – №. 3-4.
32. Одум Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328с.; – Т.2 – 376 с.
33. Орлов А. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42. – №. 8. – С. 1172-1181.
34. Орлов А. Рост и возрастные изменения сосущих корней ели *Picea excelsa* Link // Ботан. ж. – 1960. – Т. 45. – №. 6. – С. 888-896.
35. Островерхова Г.П., Н.В. Островерхова. Коадаптивная система «гриб-мицетофаг»: эколого-филогенетический аспект // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2007. – №. 1. – С. 31-40.
36. Островерхова-Плотникова Г.П. Членистоногие-обитатели высших базидиальных грибов некоторых районов Западной Сибири: Автореф. дис. канд. биол. Наук; [Место защиты: Объединенный межвузовский совет по биологическим и медицинским наукам при Томском государственном университете имени В.В. Куйбышева]. — Томск, 1964. — 22 с.
37. Перельман А. Изучая геохимию: Наука и технический прогресс / А. Перельман. – Москва: Наука, 1987. – 152 с.
38. Пестовский А.С. Повреждаемость плодовых тел съедобных грибов // Экологические проблемы Севера: Межвузовский сборник научных трудов / отв. Редактор П.А.Феклистов. – Архангельск: изд-во АГТУ, 2010. – №. 13. – С. 147.
39. Пузаченко Ю., А. Желтухин, Д. Козлов, Н. Кораблев, М. Федяева, М. Пузаченко, Е. Сиунова. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник // М.: Деловой мир. – 2007.
40. Раменская М. Растительность государственного заповедника «Кивач» // Изв. Карело-Финской научно-иссл. базы АН СССР. – 1948. – №. 2. – С. 64-80.
41. Сажнев А.С., А.А. Миронова. Жесткокрылые (Insecta: Coleoptera) в составе микоконсорций разных видов базидиомицетов (fungi) на территории Саратовской области (Россия) // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. – 2019. – №. 23. – С. 135-144.

42. Семенова Т., А. Кураков. Микроскопические грибы: разнообразие и распространение в экосистемах южной тайги Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника // Грибные сообщества лесных экосистем. – 2014. – Т. 4. – С. 89-108.

43. Семина М., И. Ярутич, Н. Пушкина, И. Комбаров, П. Козлова. Ценотическое разнообразие и экологические особенности ивовых сообществ в пойме р. Москвы (Звенигородская биостанция МГУ) Научный руководитель–Чередниченко Оксана Владимировна / М. Семина и др. // XXVII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов 2020». – Москва: МАКС Пресс, 2020. – Т. Секция Экология растений. – С. 1-2.

44. Смагин А., М. Смагина, С. Вомперский, Т. Глухова. Генерирование и выделение парниковых газов в болотах // Почвоведение. – 2000. – №. 9. – С. 1097-1105.

45. Степанов А., Е. Рябова, Т. Егошина. Урожайность и запасы съедобных базидиомицетов Сунского района Кировской области // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 23–24 апреля 2018 г.). – Киров: ВятГУ, 2018. – С. 142.

46. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова publisher: Федеральное государственное унитарное предприятие Академический научно – Москва: Изд-во «Наука», 1980. – 244 с.

47. Сулова Е. Леса Московской области // Экосистемы: экология и динамика. – 2019. – Т. 3. – №. 1. – С. 119-190.

48. Сычев П., А. Тимофеев, Н. Ткаченко, Я. Ларин. Коэволюция грибов и беспозвоночных животных // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону: міжвід. зб. наук. пр. – 2008. – №. 8. – С. 226-238.

49. Тиунов А. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2007. – №. 4. – С. 475-489.

50. Третьяков Ю., Л. Мартыненко, А. Григорьев, А. Цивадзе. Неорганическая химия. Химия элементов: Учебник для вузов: в 2 книгах. Кн. 1. – М.: Химия, 2001. – 472 с.

51. Федорец Н., Р. Морозова, О. Бахмет, А. Солодовников. Почвы и почвенный покров заповедника Кивач // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2006. – №. 10. – С. 131-152.

52. Федоров В., В. Капкова. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы: учебник для студ. биол. спец. ун-тов – М.: ПИМ. – 2006. – 367 с.

53. Хомяков Н., С. Харин, Т. Нечитайло, П. Голышин, А. Кураков, Б. Бызов, Д. Звягинцев. Реакция микроорганизмов на воздействие пищеварительной жидкости дождевых червей // Микробиология. – 2007. – Т. 76. – №. 1. – С. 55-65.

54. Чернакова О. Анализ повреждаемости плодовых тел лесных съедобных и условно-съедобных грибов насекомыми в Иркутском районе Иркутской области / О. Чернакова // Современные проблемы охотоведения. – 2021. – С. 295-299.

55. Чернов И. Дрожжи в природе / И. Чернов. – Товарищество научных изданий КМК, 2018.

56. Шеин Е., Ф. Зайдельман, Л. Карпачевский, П. Березин, А. Смагин, Т. Зубкова, А. Губер, А. Манучаров, Н. Черноморченко, М. Сидорова., И. Судницын, А. Умарова, Т. Архангельская, А. Поздняков, Л. Смирнова, Т. Початкова, Д. Хайдапова, В. Тымбаев, А. Дембовецкий, М. Бутылкина, Е. Фаустова, М. Банников, И. Смирнова, Е. Милановский, А. Никифорова, В. Гончаров, Г. Харитонов, Г. Федотов. Теории и методы физики почв / Е. Шеин и др. – Москва: Изд-во МГУ, 2007. – 432 с.

57. Abarenkov K., A. Zirk, T. Piirmann, R. Pöhönen, F. Ivanov, R. Nilsson, U. Kõljalg. Full UNITE+ INSD dataset for eukaryotes. Version 04.02. 2020. UNITE Community / K. Abarenkov et al. – 2020.

58. Adamczyk S., T. Larmola, K. Peltoniemi, R. Laiho, T. Näsholm, B. Adamczyk. An optimized method for studying fungal biomass and necromass in peatlands via chitin concentration // Soil Biology and Biochemistry. – 2020. – Vol. 149. – P. 107932.

59. Agerer R. Exploration types of ectomycorrhizae: A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance // Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – №. 2. – P. 107-114.

60. Albers D., M. Schaefer, S. Scheu. Incorporation of plant carbon into the soil animal food web of an arable system // Ecology. – 2006. – Vol. 87. – №. 1. – P. 235-245.

61. Allen M.F., J.N. Klironomos, K.K. Treseder, W.C. Oechel. Responses of Soil Biota to Elevated Co₂ in a Chaparral Ecosystem // *Ecological Applications*. – 2005. – Vol. 15. – №. 5. – P. 1701-1711.

62. Allen M.F., K. Kitajima. Net primary production of ectomycorrhizas in a California forest : Fungi in a changing world: The role of fungi in ecosystem response to global change // *Fungal Ecology*. – 2014. – Vol. 10. – P. 81-90.

63. Allison S.D. Brown ground: a soil carbon analogue for the green world hypothesis? // *The American Naturalist*. – 2006. – Vol. 167. – №. 5. – P. 619-627.

64. Altaf U., P. Lalotra, Y.P. Sharma. Nutritional and mineral composition of four wild edible mushrooms from Jammu and Kashmir, India // *Indian Phytopathology*. – 2020. – Vol. 73. – №. 2. – P. 313-320.

65. Anderson J.M. Succession, Diversity and Trophic Relationships of Some Soil Animals in Decomposing Leaf Litter // *Journal of Animal Ecology*. – 1975. – Vol. 44. – №. 2. – P. 475-495.

66. Andrievskii V., M. Yakutin, A. Puchnin. Oribatid Mites (Acari, Oribatida) in the Pale Yellow Soil of Central Yakutia // *Entomological Review*. – 2021. – Vol. 101. – №. 2. – P. 282-285.

67. Anthony M.A., T.W. Crowther, S. van der Linde, L.M. Suz, M.I. Bidartondo, F. Cox, M. Schaub, P. Rautio, M. Ferretti, L. Vesterdal, B. De Vos, M. Dettwiler, N. Eickenscheidt, A. Schmitz, H. Meesenburg, H. Andreae, F. Jacob, H.-P. Dietrich, P. Waldner, A. Gessler, B. Frey, O. Schramm, P. van den Bulk, A. Hensen, C. Averill. Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe // *The ISME Journal*. – 2022. – Vol. 16. – №. 5. – P. 1327-1336.

68. Antunes P.M., A. Koyama. Mycorrhizas as Nutrient and Energy Pumps of Soil Food Webs / P.M. Antunes, A. Koyama // *Mycorrhizal Mediation of Soil*. – Elsevier, 2017. – P. 149-173.

69. Arya L.M., F.J. Leij, P.J. Shouse, M.Th. van Genuchten. Relationship between the Hydraulic Conductivity Function and the Particle-Size Distribution // *Soil Science Society of America Journal*. – 1999. – Vol. 63. – №. 5. – P. 1063.

70. Averill C., C.V. Hawkes. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling // *Ecology Letters*. – 2016. – Vol. 19. – №. 8. – P. 937-947.

71. Baar J., N.L. Stanton. Ectomycorrhizal fungi challenged by saprotrophic basidiomycetes and soil microfungi under different ammonium regimes in vitro // *Mycological Research*. – 2000. – Vol. 104. – №. 6. – P. 691-697.
72. Babel U. Influence of High Densities of Fine Roots of Norway Spruce on Processes in Humus Covers / U. Babel. – Oikos Editorial Office, 1977. – P. 584–586.
73. Bago B., P.E. Pfeffer, Y. Shachar-Hill. Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas // *Plant physiology*. – 2000. – Vol. 124. – №. 3. – P. 949-958.
74. Bakken L.R., R.A. Olsen. Buoyant Densities and Dry-Matter Contents of Microorganisms: Conversion of a Measured Biovolume into Biomass // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1983. – Vol. 45. – №. 4. – P. 1188-1195.
75. Baldock J., P. Nelson. Soil organic matter / J. Baldock, P. Nelson. – CRC press, 2000, B25-B84.
76. Baldwin H.I. Some physiological effects of girdling northern hardwoods // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. – 1934. – P. 249-257.
77. Bardgett R.D., W.H. Van Der Putten. Belowground biodiversity and ecosystem functioning // *Nature*. – 2014. – Vol. 515. – №. 7528. – P. 505-511.
78. Bartnicki-Garcia S. Cell wall chemistry, morphogenesis and taxonomy of fungi // *Annu.Rev.Microbiol*. – 1968. – P. 87-108.
79. Baskaran P., R. Hyvönen, S.L. Berglund, K.E. Clemmensen, G.I. Ågren, B.D. Lindahl, S. Manzoni. Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems // *New Phytologist*. – 2017. – Vol. 213. – №. 3. – P. 1452-1465.
80. Bates D., M. Mächler, B.M. Bolker, S.C. Walker. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // *Journal of Statistical Software*. – 2015. – Vol. 67. – №. 1.
81. Behan V.M., S. Hill. Feeding habits and spore dispersal of oribatid mites in the North American arctic // *Rev Ecol Biol Sol*. – 1978. – Vol. 15. – №. 4. – P. 497-516.
82. Beidler K.V., R.P. Phillips, E. Andrews, F. Maillard, R.M. Mushinski, P.G. Kennedy. Substrate quality drives fungal necromass decay and decomposer community structure under contrasting vegetation types // *Journal of Ecology*. – 2020. – Vol. 108. – №. 5. – P. 1845-1859.

83. Bending G.D., D.J. Read. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi // *Mycological Research*. – 1997. – Vol. 101. – №. 11. – P. 1348-1354.

84. Bending G.D., D.J. Read. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants: VI. Activities of nutrient mobilizing enzymes in birch litter colonized by *Paxillus involutus* (Fr.) Fr. // *New Phytologist*. – 1995. – Vol. 130. – №. 3. – P. 411-417.

85. Bengtsson J., H. Setälä, D.W. Zheng. Food webs and nutrient cycling in soils: interactions and positive feedbacks / J. Bengtsson, H. Setälä, D.W. Zheng // *Food Webs*. – Springer, 1996. – P. 30-38.

86. Binns E.S. Fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae - Sciaridae) and the role of mycophagy in soil: a review [primary decomposition of litter]. // *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*. – 1981.

87. Blagodatskaya E., S. Blagodatsky, T.-H. Anderson, Y. Kuzyakov. Microbial growth and carbon use efficiency in the rhizosphere and root-free soil // *PloS one*. – 2014. – Vol. 9. – №. 4. – P. e93282.

88. Bluhm S.L., A.M. Potapov, J. Shrubovych, S. Ammerschubert, A. Polle, S. Scheu. Protura are unique: first evidence of specialized feeding on ectomycorrhizal fungi in soil invertebrates // *BMC Ecology*. – 2019. – Vol. 19. – №. 1. – P. 10.

89. Bluhm S.L., B. Eitzinger, C. Bluhm, O. Ferlian, K. Heidemann, M. Ciobanu, M. Maraun, S. Scheu. The impact of root-derived resources on forest soil invertebrates depends on body size and trophic position // *Frontiers in Forests and Global Change*. – 2021. – Vol. 4. – P. 10.

90. Bödeker I.T., B.D. Lindahl, Å. Olson, K.E. Clemmensen. Mycorrhizal and saprotrophic fungal guilds compete for the same organic substrates but affect decomposition differently // *Functional Ecology*. – 2016. – Vol. 30. – №. 12. – P. 1967-1978.

91. Bodenhausen N., G. Deslandes-Héroul, J. Waelchli, A. Held, M.G.A. van der Heijden, K. Schlaeppli. Relative qPCR to quantify colonization of plant roots by arbuscular mycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. – 2021. – Vol. 31. – №. 2. – P. 137-148.

92. Bokhorst S., D.A. Wardle. Snow fungi as a food source for micro-arthropods // *European Journal of Soil Biology*. – 2014. – Vol. 60. – P. 77-80.

93. Bond R., J. Harris. The influence of the microflora on the physical properties of soils. I. Effects associated with filamentous algae and fungi // *Australian Journal of Soil Research*. – 1964. – Vol. 2. – №. 1. – P. 111.
94. Bonfante-Fasolo P., V. Gianinazzi-Pearson. Ultrastructural Aspects of Endomycorrhiza in the Ericaceae // *New Phytologist*. – 1979. – Vol. 83. – №. 3. – P. 739-744.
95. Bonkowski M., B.S. Griffiths, K. Ritz. Food preferences of earthworms for soil fungi // *Pedobiologia*. – 2000. – Vol. 44. – №. 6. – P. 666-676.
96. Braakhekke M.C., T. Wutzler, C. Beer, J. Kattge, M. Schrumpf, B. Ahrens, I. Schöning, M.R. Hoosbeek, B. Kruijt, P. Kabat, M. Reichstein. Modeling the vertical soil organic matter profile using Bayesian parameter estimation // *Biogeosciences*. – 2013. – Vol. 10. – №. 1. – P. 399-420.
97. Bretherton S., G.M. Tordoff, T.H. Jones, L. Boddy. Compensatory growth of *Phanerochaete velutina* mycelial systems grazed by *Folsomia candida* (Collembola) // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2006. – Vol. 58. – №. 1. – P. 33-40.
98. Briones M.J.I. Soil fauna and soil functions: a jigsaw puzzle // *Frontiers in Environmental Science*. – 2014. – Vol. 2. – P. 7.
99. Brondz I., K. Høiland, D. Ekeberg. Multivariate analysis of fatty acids in spores of higher basidiomycetes: a new method for chemotaxonomical classification of fungi // *Journal of Chromatography B*. – 2004. – Vol. 800. – №. 1-2. – P. 303-307.
100. Brundrett M.C., L. Tedersoo. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity // *New Phytologist*. – 2018. – Vol. 220. – №. 4. – P. 1108-1115.
101. Byzov B.A., N.V. Khomyakov, S.A. Kharin, A.V. Kurakov. Fate of soil bacteria and fungi in the gut of earthworms // *European Journal of Soil Biology*. – 2007. – Vol. 43. – P. S149-S156.
102. Cairney J.W., A.A. Meharg. Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in the rhizosphere // *Canadian Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 80. – №. 8. – P. 803-809.

103. Cairney J.W.G. Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2012. – Vol. 47. – P. 198-208.
104. Camacho C., G. Coulouris, V. Avagyan, N. Ma, J. Papadopoulos, K. Bealer, T.L. Madden. BLAST+: architecture and applications // *BMC bioinformatics*. – 2009. – Vol. 10. – №. 1. – P. 1-9.
105. Camenzind T., M.C. Rillig. Extraradical arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in an organic tropical montane forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 64. – P. 96-102.
106. Casciotti K.L. Inverse kinetic isotope fractionation during bacterial nitrite oxidation // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2009. – Vol. 73. – №. 7. – P. 2061-2076.
107. Cazorla D., P. Morales Moreno. Compatibilidad de 13 aislamientos de *Beauveria bassiana* patógenos para *Rhodnius prolixus* (Triatominae) con insecticidas químicos // *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*. – 2010. – Vol. 50. – №. 2. – P. 261-270.
108. Cebrian J. Patterns in the fate of production in plant communities // *The American Naturalist*. – 1999. – Vol. 154. – №. 4. – P. 449-468.
109. Chahartaghi M., R. Langel, S. Scheu, L. Ruess. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005. – Vol. 37. – №. 9. – P. 1718-1725.
110. Chauvat M., G. Perez, J.-F. Ponge. Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources // *Applied Soil Ecology*. – 2014. – Vol. 82. – P. 72-77.
111. Chen Q.-L., H.-W. Hu, D. Zhu, Y.-G. Zhu, J.-Z. He. Calling for comprehensive explorations between soil invertebrates and arbuscular mycorrhizas : Special issue: Climate change and sustainability II // *Trends in Plant Science*. – 2022. – Vol. 27. – №. 8. – P. 793-801.
112. Chernov N., S. Osolina, A. Nikitina. Chemical composition of *Agaricus bisporus* and *Pleurotus ostreatus* fruiting bodies and their morphological parts // *Food and Environment Safety Journal*. – 2016. – Vol. 12. – №. 4.
113. Churchland C., A. Weatherall, M.J.I. Briones, S.J. Grayston. Stable-isotope labeling and probing of recent photosynthates into respired CO₂, soil microbes and soil

mesofauna using a xylem and phloem stem-injection technique on Sitka spruce (*Picea sitchensis*) // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. – 2012. – Vol. 26. – №. 21. – P. 2493-2501.

114. Claridge A., J. Trappe. Sporocarp Mycophagy / A. Claridge, J. Trappe. – 2005. – P. 599-611.

115. Clemmensen K.E., A. Bahr, O. Ovaskainen, A. Dahlberg, A. Ekblad, H. Wallander, J. Stenlid, R.D. Finlay, D.A. Wardle, B.D. Lindahl. Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest // *Science*. – 2013. – Vol. 339. – №. 6127. – P. 1615-1618.

116. Clough K.S., J.C. Sutton. Direct observation of fungal aggregates in sand dune soil. // *Canadian journal of microbiology*. – 1978. – Vol. 24. – P. 333-335.

117. Cohen N., J. Cohen, M.D. Asatiani, V.K. Varshney, H.-T. Yu, Y.-C. Yang, Y.-H. Li, J.-L. Mau, S.P. Wasser. Chemical Composition and Nutritional and Medicinal Value of Fruit Bodies and Submerged Cultured Mycelia of Culinary-Medicinal Higher Basidiomycetes Mushrooms // *International Journal of Medicinal Mushrooms*. – 2014. – Vol. 16. – №. 3. – P. 273-291.

118. Colpaert J.V., Verstuyft I. The Ingestad concept in ectomycorrhizal research: possibilities and limitations // *Physiologia Plantarum*. – 1999. – Vol. 105. – №. 2. – P. 233-238.

119. Corvasce M., A. Zsolnay, V. D’Orazio, R. Lopez, T.M. Miano. Characterization of water extractable organic matter in a deep soil profile // *Chemosphere*. – 2006. – Vol. 62. – №. 10. – P. 1583-1590.

120. Courty P.-E., A. Franc, J.-C. Pierrat, J. Garbaye. Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. // *Applied and environmental microbiology*. – 2008. – Vol. 74. – №. 18. – P. 5792-801.

121. Coutts M., B. Nicoll. Growth and survival of shoots, roots, and mycorrhizal mycelium in clonal Sitka spruce during the first growing season after planting // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1990. – Vol. 20. – №. 7. – P. 861-868.

122. Crotty F.V., R.P. Blackshaw, S.M. Adl, R. Inger, P.J. Murray. Divergence of feeding channels within the soil food web determined by ecosystem type // *Ecology and Evolution*. – 2014. – Vol. 4. – №. 1. – P. 1-13.

123. Crowther T.W., A.D. A'Bear. Impacts of grazing soil fauna on decomposer fungi are species-specific and density-dependent // *Fungal Ecology*. – 2012. – Vol. 5. – №. 2. – P. 277-281.
124. Crowther T.W., J. van den Hoogen, J. Wan, M.A. Mayes, A.D. Keiser, L. Mo, C. Averill, D.S. Maynard. The global soil community and its influence on biogeochemistry // *Science*. – 2019. – Vol. 365. – №. 6455. – P. eaav0550.
125. Crowther T.W., L. Boddy, H. T Jones. Functional and ecological consequences of saprotrophic fungus–grazer interactions // *The ISME Journal*. – 2012. – Vol. 6. – №. 11. – P. 1992-2001.
126. Crowther T.W., T.H. Jones, L. Boddy. Species-specific effects of grazing invertebrates on mycelial emergence and growth from woody resources into soil // *Fungal Ecology*. – 2011. – Vol. 4. – №. 5. – P. 333-341.
127. Danielson R.M. Temporal changes and effects of amendments on the occurrence of sheathing (ecto-) mycorrhizas of conifers growing in oil sands tailings and coal spoil : Mycorrhizas // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 1991. – Vol. 35. – №. 2. – P. 261-281.
128. David J.-F. The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2014. – Vol. 76. – P. 109-118.
129. De Ruiter P.C., A.-M. Neutel, J.C. Moore. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems // *Science*. – 1995. – Vol. 269. – №. 5228. – P. 1257-1260.
130. De Ruiter P.C., J.A. Van Veen, J.C. Moore, L. Brussaard, H.W. Hunt. Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs // *Plant and Soil*. – 1993. – Vol. 157. – №. 2. – P. 263-273.
131. Déchéne A.D., C.M. Buddle. Decomposing logs increase oribatid mite assemblage diversity in mixedwood boreal forest // *Biodiversity and Conservation*. – 2010. – Vol. 19. – №. 1. – P. 237-256.
132. Deckmyn G., A. Meyer, M. Smits, A. Ekblad, T. Grebenc, A. Komarov, H. Kraigher. Simulating ectomycorrhizal fungi and their role in carbon and nitrogen cycling in forest ecosystems // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2014. – Vol. 44. – №. 6. – P. 535-553.

133. Deckmyn G., O. Flores, M. Mayer, X. Domene, A. Schnepf, K. Kuka, K.V. Looy, D.P. Rasse, M.J.I. Briones, S. Barot, M. Berg, E. Vanguelova, I. Ostonen, H. Vereecken, L.M. Suz, B. Frey, A. Frossard, A. Tiunov, J. Frouz, T. Grebenc, M. Öpik, M. Javaux, A. Uvarov, O. Vindušková, P.H. Krogh, O. Franklin, J. Jiménez, J.C. Yuste. KEYLINK: towards a more integrative soil representation for inclusion in ecosystem scale models. I. review and model concept // *PeerJ*. – 2020. – Vol. 8. – P. e9750.
134. Dembitsky V.M., T. Rezanka, I.A. Bychek. Seasonal variability of lipids and fatty acids in the tree-growing lichen *Xanthoria parietina* L. // *Journal of Experimental Botany*. – 1994. – Vol. 45. – №. 3. – P. 403-408.
135. Deng H. A review of diversity-stability relationship of soil microbial community: What do we not know? // *Journal of Environmental Sciences*. – 2012. – Vol. 24. – №. 6. – P. 1027-1035.
136. DeNiro M.J., S. Epstein. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochimica et cosmochimica acta*. – 1978. – Vol. 42. – №. 5. – P. 495-506.
137. DeNiro M.J., S. Epstein. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals // *Geochimica et cosmochimica acta*. – 1981. – Vol. 45. – №. 3. – P. 341-351.
138. DeNiro M.J., S. Epstein. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis // *Science*. – 1977. – Vol. 197. – №. 4300. – P. 261-263.
139. Díaz-Aguilar I., M. Martínez-Reyes, J. Pérez-Moreno, J. Valdez-Carrasco, I. Díaz-Aguilar, M. Martínez-Reyes, J. Pérez-Moreno, J. Valdez-Carrasco. Mesofauna assemblages on the extraradical mycelium of *Pinus greggii* roots with three ectomycorrhizal fungi // *Scientia fungorum*. – 2021. – Vol. 52.
140. Díaz-Aguilar I., S.A. Quideau. Trophic ecology of mesostigmatan and oribatid mites in harvested and control coniferous and deciduous stands of the boreal mixedwood forest determined using ¹⁵N stable isotopes // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 67. – P. 147-154.
141. Djajakirana G., R. Joergensen, B. Meyer. Ergosterol and microbial biomass relationship in soil // *Biology and fertility of soils*. – 1996. – Vol. 22. – №. 4. – P. 299-304.

142. Drigo B., I.C. Anderson, G. Kannangara, J.W. Cairney, D. Johnson. Rapid incorporation of carbon from ectomycorrhizal mycelial necromass into soil fungal communities // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2012. – Vol. 49. – P. 4-10.
143. Duhamel M., R. Pel, A. Ooms, H. Bücking, J. Jansa, J. Ellers, N.M. van Straalen, T. Wouda, P. Vandenkoornhuys, E.T. Kiers. Do fungivores trigger the transfer of protective metabolites from host plants to arbuscular mycorrhizal hyphae? // *Ecology*. – 2013. – Vol. 94. – №. 9. – P. 2019-2029.
144. Edwards C.A. *Soil Biology*. / C.A. Edwards. – University of Chicago Press, 1969.
145. Eerpina R., G. Boiteau, D.H. Lynch. Collembola diet switching in the presence of maize roots varies with species // *Canadian Journal of Soil Science*. – 2016. – Vol. 97. – №. 2. – P. 171-177.
146. Eissfeller V., F. Beyer, K. Valtanen, D. Hertel, M. Maraun, A. Polle, S. Scheu. Incorporation of plant carbon and microbial nitrogen into the rhizosphere food web of beech and ash // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 62. – P. 76-81.
147. Eitzinger B., E.M. Unger, M. Traugott, S. Scheu. Effects of prey quality and predator body size on prey DNA detection success in a centipede predator // *Molecular Ecology*. – 2014. – Vol. 23. – №. 15. – P. 3767-3776.
148. Ekblad A., A. Mikusinska, G.I. Agren, L. Menichetti, H. Wallander, R. Vilgalys, A. Bahr, U. Eriksson. Production and turnover of ectomycorrhizal extramatrical mycelial biomass and necromass under elevated CO₂ and nitrogen fertilization // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 211. – №. 3. – P. 874-885.
149. Ekblad A., H. Wallander, D.L. Godbold, C. Cruz, D. Johnson, P. Baldrian, R.G. Björk, D. Epron, B. Kieliszewska-Rokicka, R. Kjølner, H. Kraigher, E. Matzner, J. Neumann, C. Plassard. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling // *Plant and Soil*. – 2013. – Vol. 366. – №. 1. – P. 1-27.
150. Ekblad A., H. Wallander, T. Nasholm. Chitin and ergosterol combined to measure total and living fungal biomass in ectomycorrhizas // *New Phytologist*. – 1998. – Vol. 138. – №. 1. – P. 143-149.
151. Ekblad A., P. Högberg. Natural abundance of ¹³C in CO₂ respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 127. – №. 3. – P. 305-308.

152. Ekblad A., T. Näsholm. Determination of chitin in fungi and mycorrhizal roots by an improved HPLC analysis of glucosamine // *Plant and Soil*. – 1996. – Vol. 178. – №. 1. – P. 29-35.
153. Elliott E.T., R. Anderson, D.C. Coleman, C. Cole. Habitable pore space and microbial trophic interactions // *Oikos*. – 1980. – P. 327-335.
154. Endlweber K., L. Ruess, S. Scheu. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2009. – Vol. 41. – №. 6. – P. 1151-1154.
155. Epron D., L. Farque, E. Lucot, P.-M. Badot. Soil CO₂ efflux in a beech forest: the contribution of root respiration // *Annals of Forest Science*. – 1999. – Vol. 56. – №. 4. – P. 289-295.
156. Epron D., M. Bahn, D. Derrien, F.A. Lattanzi, J. Pumpanen, A. Gessler, P. Höglberg, P. Maillard, M. Dannoura, D. Gérant, N. Buchmann. Pulse-labelling trees to study carbon allocation dynamics: a review of methods, current knowledge and future prospects // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 32. – №. 6. – P. 776-798.
157. Fang C., J.B. Moncrieff. The variation of soil microbial respiration with depth in relation to soil carbon composition // *Plant and Soil*. – 2005. – Vol. 268. – №. 1. – P. 243-253.
158. Ferlian O., S. Scheu, M.M. Pollierer. 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. – Vol. 52. – P. 33-42.
159. Ferlian O., S. Scheu. Shifts in trophic interactions with forest type in soil generalist predators as indicated by complementary analyses of fatty acids and stable isotopes // *Oikos*. – 2014. – Vol. 123. – №. 10. – P. 1182-1191.
160. Fernandez C.W., J.A. Langley, S. Chapman, M.L. McCormack, R.T. Koide. The decomposition of ectomycorrhizal fungal necromass // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 93. – P. 38-49.
161. Fernandez C.W., P.G. Kennedy. Melanization of mycorrhizal fungal necromass structures microbial decomposer communities // *Journal of Ecology*. – 2018. – Vol. 106. – №. 2. – P. 468-479.
162. Fernandez C.W., R.T. Koide. The role of chitin in the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93. – №. 1. – P. 24-28.

163. Filser J., J.J. Jiménez. Soil fauna: key to new carbon models. – 2016.
164. Finlay R., B. Söderström. Mycorrhizal mycelia and their role in soil and plant communities / R. Finlay, B. Söderström // *Ecology of Arable Land—Perspectives and Challenges*. – Springer, 1989. – P. 139-148.
165. Fisher F.M., J.R. Gosz. Effects of trenching on soil processes and properties in a New Mexico mixed-conifer forest // *Biology and Fertility of Soils*. – 1986. – Vol. 2. – №. 1. – P. 35-42.
166. Fjellberg A. Collembola of the Canary Islands. II. Family Odontellidae // *Insect Systematics & Evolution*. – 1995. – Vol. 26. – №. 2. – P. 153-158.
167. Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona / A. Fjellberg. – Brill, 2007. – T. 42.
168. Flores O., G. Deckmyn, J.C. Yuste, M. Javaux, A. Uvarov, S. van der Linde, B. De Vos, H. Vereecken, J. Jiménez, O. Vinduskova, others. KEYLINK: towards a more integrative soil representation for inclusion in ecosystem scale models—II: model description, implementation and testing // *PeerJ*. – 2021. – Vol. 9. – P. e10707.
169. Frąç M., S.E. Hannula, M. Bełka, M. Jędryczka. Fungal biodiversity and their role in soil health // *Frontiers in microbiology*. – 2018. – Vol. 9. – P. 707.
170. Frey S.D. Mycorrhizal Fungi as Mediators of Soil Organic Matter Dynamics // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2019. – Vol. 50. – №. 1. – P. 237-259.
171. Fricker M.D., L.L. Heaton, N.S. Jones, L. Boddy. The mycelium as a network // *The fungal kingdom*. – 2017. – P. 335-367.
172. Frostegård Å., A. Tunlid, E. Bååth. Use and misuse of PLFA measurements in soils // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2011. – Vol. 43. – №. 8. – P. 1621-1625.
173. Frostegård A., E. Bååth. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 22. – №. 1-2. – P. 59-65.
174. Fry B. Stable isotope ecology. Vol. 521 / B. Fry. – Springer, 2006.

175. Fujii S., T.F. Haraguchi, I. Tayasu. Radiocarbon signature reveals that most springtails depend on carbon from living plants // *Biology Letters*. – 2021. – Vol. 17. – №. 9. – P. 20210353.
176. Gadgil R.L., P.D. Gadgil. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *pinus radiata* // *Sci*. – 1974. – Vol. 5. – №. 1. – P. 33-41.
177. Gange A. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – №. 9. – P. 369-372.
178. Garcia-Garrido J.M., J. Martini, S. Fracchia, M.T. Mujica, A. Godeas, J.A. Ocampo. Interactions between Saprotrophic *Fusarium* Strains and Arbuscular Mycorrhizas of Soybean Plants // *Symbiosis*. – 1998. – Vol. 24. – №. 2. – P. 235-245.
179. Gardiner R., W. Jarvis, J. Shipp. Ingestion of *Pythium* spp. by larvae of the fungus gnat *Bradysia impatiens* (Diptera: Sciaridae) // *Annals of Applied Biology*. – 1990. – Vol. 116. – №. 2. – P. 205-212.
180. Gebauer G., A.F.S. Taylor. ^{15}N natural abundance in fruit bodies of different functional groups of fungi in relation to substrate utilization // *New Phytologist*. – 1999. – Vol. 142. – №. 1. – P. 93-101.
181. Gebauer G., P. Dietrich. Nitrogen Isotope Ratios in Different Compartments of a Mixed Stand of Spruce, Larch and Beech Trees and of Understorey Vegetation Including Fungi // *Isotopenpraxis Isotopes in Environmental and Health Studies*. – 1993. – Vol. 29. – №. 1-2. – P. 35-44.
182. Geethanjali P., M. Jayashankar. A review on litter decomposition by soil fungal community // *IOSR Journal of Pharmacy and Biological Sciences*. – 2016. – Vol. 11. – №. 4. – P. 1-3.
183. Gilbert K.J., T.J. Fahey, J.C. Maerz, R.E. Sherman, P. Bohlen, J.J. Dombroskie, P.M. Groffman, J.B. Yavitt. Exploring carbon flow through the root channel in a temperate forest soil food web // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2014. – Vol. 76. – P. 45-52.
184. Gil-Martínez M., C.M. Navarro-Fernández, J.M. Murillo, M.T. Domínguez, T. Marañón. Trace elements and C and N isotope composition in two mushroom species from a mine-spill contaminated site // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10. – №. 1. – P. 6434.

185. Godbold D.L., M.R. Hoosbeek, M. Lukac, M.F. Cotrufo, I.A. Janssens, R. Ceulemans, A. Polle, E.J. Velthorst, G. Scarascia-Mugnozza, P. De Angelis, F. Miglietta, A. Peressotti. Mycorrhizal Hyphal Turnover as a Dominant Process for Carbon Input into Soil Organic Matter // *Plant and Soil*. – 2006. – Vol. 281. – №. 1. – P. 15-24.
186. Goncharov A.A., S.M. Tsurikov, A.M. Potapov, A.V. Tiunov. Short-term incorporation of freshly fixed plant carbon into the soil animal food web: field study in a spruce forest // *Ecological Research*. – 2016. – Vol. 31. – №. 6. – P. 923-933.
187. Gougoulis C., J.M. Clark, L.J. Shaw. The role of soil microbes in the global carbon cycle: tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2014. – Vol. 94. – №. 12. – P. 2362-2371.
188. Graça M., S. Newell, R. Kneib. Grazing rates of organic matter and living fungal biomass of decaying *Spartina alterniflora* by three species of salt-marsh invertebrates // *Marine Biology*. – 2000. – Vol. 136. – №. 2. – P. 281-289.
189. Graf F., A. Bast, H. Gärtner, A. Yildiz. Effects of mycorrhizal fungi on slope stabilisation functions of plants / F. Graf et al. // *Recent Advances in Geotechnical Research*. – Springer, 2019. – P. 57-77.
190. Graf-Peters L.V., C. Lopes-Andrade, R.M.B. Da Silveira, L. de A. Moura, M.A. Reck, F.N. De Sa. Host fungi and feeding habits of Ciidae (Coleoptera) in a subtropical rainforest in southern Brazil, with an overview of host fungi of Neotropical ciids // *Florida Entomologist*. – 2011. – Vol. 94. – №. 3. – P. 553-566.
191. Grandy A.S., J.C. Neff. Molecular C dynamics downstream: The biochemical decomposition sequence and its impact on soil organic matter structure and function // *Science of The Total Environment*. – 2008. – Vol. 404. – №. 2-3. – P. 297-307.
192. Grayston S., D. Vaughan, D. Jones. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability // *Applied soil ecology*. – 1997. – Vol. 5. – №. 1. – P. 29-56.
193. Griffin D.M. Ecology of soil fungi. / D.M. Griffin publisher: London, Chapman & Hall. – Chapman & Hall, London, 1972.

194. Gryndler M., J. Larsen, H. Hršelová, V. Řezáčová, H. Gryndlerová, J. Kubát. Organic and mineral fertilization, respectively, increase and decrease the development of external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment // *Mycorrhiza*. – 2006. – Vol. 16. – №. 3. – P. 159-166.
195. Hagenbo A., D. Hadden, K.E. Clemmensen, A. Grelle, S. Manzoni, M. Mölder, A. Ekblad, P. Fransson. Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal mycelium increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence // *Journal of Ecology*. – 2019. – Vol. 107. – №. 6. – P. 2808-2822.
196. Hagenbo A., J. Kuyaschenko, K.E. Clemmensen, B.D. Lindahl, P. Fransson. Fungal community shifts underpin declining mycelial production and turnover across a *Pinus sylvestris* chronosequence // *Journal of Ecology*. – 2018. – Vol. 106. – №. 2. – P. 490-501.
197. Hagerberg D., G. Thelin, H. Wallander. The production of ectomycorrhizal mycelium in forests: Relation between forest nutrient status and local mineral sources. – 2003. – P. 12.
198. Hågvar S., R. Steen. Succession of beetles (genus *Cis*) and oribatid mites (genus *Carabodes*) in dead sporocarps of the red-banded polypore fungus *Fomitopsis pinicola* // *Scandinavian journal of forest research*. – 2013. – Vol. 28. – №. 5. – P. 436-444.
199. Handley L.L., O. Brendel, C.M. Scrimgeour, S. Schmidt, J.A. Raven, M.H. Turnbull, G.R. Stewart. The ^{15}N Natural Abundance Patterns of Field-collected Fungi from Three Kinds of Ecosystems // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. – 1996. – Vol. 10. – №. 8. – P. 974-979.
200. Hanson P., N. Edwards, C.T. Garten, J. Andrews. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations // *Biogeochemistry*. – 2000. – Vol. 48. – №. 1. – P. 115-146.
201. Hatch A.B. The physical basis of mycotrophy in *Pinus* // *Black Rock Forest Bull.* – 1937. – Vol. 6. – P. 1-168.
202. Hättenschwiler S., A. Tiunov, S. Scheu. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2005. – Vol. 36. – P. 191-218.

203. Haubert D., R. Langel, S. Scheu, L. Ruess. Effects of food quality, starvation and life stage on stable isotope fractionation in Collembola // *Pedobiologia*. – 2005. – Vol. 49. – №. 3. – P. 229-237.
204. Heller W.P., J.E. Carrara. Multiplex qPCR assays to distinguish individual species of arbuscular mycorrhizal fungi from roots and soil // *Mycorrhiza*. – 2022. – Vol. 32. – №. 2. – P. 155-164.
205. Henderson A.L. Into Darkness: The Effects of Mycorrhizal-associated Trees on the Forest-floor Food Web : PhD Thesis / A.L. Henderson. – University of Illinois at Chicago, 2021.
206. Hendricks J.J., R.J. Mitchell, K.A. Kuehn, S.D. Pecot, S.E. Sims. Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171. – №. 1. – P. 179-186.
207. Hendricks J.J., R.J. Mitchell, K.A. Kuehn, S.D. Pecot. Ectomycorrhizal fungal mycelia turnover in a longleaf pine forest // *The New Phytologist*. – 2016. – Vol. 209. – №. 4. – P. 1693-1704.
208. Henn M.R., I.H. Chapela. Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 128. – №. 4. – P. 480-487.
209. Hernández-Santiago F., I. Díaz-Aguilar, J. Pérez-Moreno, J.L. Tovar-Salinas. Interactions Between Soil Mesofauna and Edible Ectomycorrhizal Mushrooms / F. Hernández-Santiago et al. // *Mushrooms, Humans and Nature in a Changing World: Perspectives from Ecological, Agricultural and Social Sciences* / eds. J. Pérez-Moreno et al. – Cham: Springer International Publishing, 2020. – P. 367-405.
210. Herve M. RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics / M. Herve. – 2021.
211. Hestrin R., M. Kan, M. Lafler, J. Wollard, J.A. Kimbrel, P. Ray, S.J. Blazewicz, R. Stuart, K. Craven, M. Firestone, E.E. Nuccio, J. Pett-Ridge. Plant-associated fungi support bacterial resilience following water limitation // *The ISME Journal*. – 2022. – Vol. 16. – №. 12. – P. 2752-2762.
212. Hiol Hiol F., R. Dixon, E. Curl. The feeding preference of mycophagous Collembola varies with the ectomycorrhizal symbiont // *Mycorrhiza*. – 1994. – Vol. 5. – №. 2. – P. 99-103.

213. Hobbie E.A. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. – №. 3. – P. 563-569.
214. Hobbie E.A., A.S. Grandy, M.E. Harmon. Isotopic and compositional evidence for carbon and nitrogen dynamics during wood decomposition by saprotrophic fungi // *Fungal Ecology*. – 2020. – Vol. 45. – P. 100915.
215. Hobbie E.A., F.S. Sánchez, P.T. Rygielwicz. Controls of isotopic patterns in saprotrophic and ectomycorrhizal fungi // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2012. – Vol. 48. – P. 60-68.
216. Hobbie E.A., P. Högberg. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // *New Phytologist*. – 2012. – Vol. 196. – №. 2. – P. 367-382.
217. Hobbie E.A., P.T. Rygielwicz, M.G. Johnson, A.R. Moldenke. ^{13}C and ^{15}N in microarthropods reveal little response of Douglas-fir ecosystems to climate change // *Global Change Biology*. – 2007. – Vol. 13. – №. 7. – P. 1386-1397.
218. Hobbie E.A., R. Agerer. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types // *Plant and Soil*. – 2010. – Vol. 327. – №. 1-2. – P. 71-83.
219. Hobbie E.A., S.A. Macko, H.H. Shugart. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence // *Oecologia*. – 1999. – Vol. 118. – №. 3. – P. 353.
220. Hobbie J.E., E.A. Hobbie. ^{15}N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. – №. 4. – P. 816-822.
221. Högberg M.N., M.J.I. Briones, S.G. Keel, D.B. Metcalfe, C. Campbell, A.J. Midwood, B. Thornton, V. Hurry, S. Linder, T. Näsholm, P. Högberg. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 187. – №. 2. – P. 485-493.
222. Högberg M.N., P. Högberg. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 154. – №. 3. – P. 791-795.

223. Högberg P., A. Nordgren, N. Buchmann, A.F.S. Taylor, A. Ekblad, M.N. Högberg, G. Nyberg, M. Ottosson-Löfvenius, D.J. Read. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration // *Nature*. – 2001. – Vol. 411. – №. 6839. – P. 789-792.
224. Högberg P., Bhupinderpal-Singh, M.O. Löfvenius, A. Nordgren. Partitioning of soil respiration into its autotrophic and heterotrophic components by means of tree-girdling in old boreal spruce forest // *Forest Ecology and Management*. – 2009. – Vol. 257. – №. 8. – P. 1764-1767.
225. Högberg P., L. Högbom, H. Schinkel, M. Högberg, C. Johannisson, H. Wallmark. ¹⁵N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils // *Oecologia*. – 1996. – Vol. 108. – №. 2. – P. 207-214.
226. Högberg P., T. Näsholm, O. Franklin, M.N. Högberg. Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests // *Forest Ecology and Management*. – 2017. – Vol. 403. – P. 161-185.
227. Hooker J., P. Piatti, M. Cheshire, C. Watson. Polysaccharides and monosaccharides in the hyphosphere of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus* E3 and *Glomus tenue* // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2007. – Vol. 39. – №. 2. – P. 680-683.
228. Hsiau P.T., T.C. Harrington. Phylogenetics and adaptations of basidiomycetous fungi fed upon by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) // *Symbiosis*. – 2003.
229. Hubert J., V. Stejskal, Z. Munzbergova, A. Kubatova, M. Váňová, E. Žďárková. Mites and fungi in heavily infested stores in the Czech Republic // *Journal of Economic Entomology*. – 2004. – Vol. 97. – №. 6. – P. 2144-2153.
230. Hunt H., D. Coleman, E. Ingham, R. Ingham, E. Elliott, J. Moore, S. Rose, C. Reid, C. Morley. The detrital food web in a shortgrass prairie // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – Vol. 3. – №. 1. – P. 57-68.
231. Ihrmark K., I. Bödeker, K. Cruz-Martinez, H. Friberg, A. Kubartova, J. Schenck, Y. Strid, J. Stenlid, M. Brandström-Durling, K.E. Clemmensen, others. New primers to amplify the fungal ITS2 region—evaluation by 454-sequencing of artificial and natural communities // *FEMS microbiology ecology*. – 2012. – Vol. 82. – №. 3. – P. 666-677.

232. Ingham R.E., J. Trofymow, E.R. Ingham, D.C. Coleman. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth // *Ecological monographs*. – 1985. – Vol. 55. – №. 1. – P. 119-140.
233. Ings T.C., J.M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C.F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J.I. Jones, R.B. Lauridsen, M.E. Ledger, H.M. Lewis, J.M. Olesen, F.J.F. Van Veen, P.H. Warren, G. Woodward. Review: Ecological networks – beyond food webs // *Journal of Animal Ecology*. – 2009. – Vol. 78. – №. 1. – P. 253-269.
234. Jackson A.L., R. Inger, A.C. Parnell, S. Bearhop. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // *Journal of Animal Ecology*. – 2011. – Vol. 80. – №. 3. – P. 595-602.
235. Janoušková M., D. Püschel, M. Hujslová, R. Slavíková, J. Jansa. Quantification of arbuscular mycorrhizal fungal DNA in roots: how important is material preservation? // *Mycorrhiza*. – 2015. – Vol. 25. – №. 3. – P. 205-214.
236. Janoušková M., P. Kohout, J. Moradi, P. Doubková, J. Frouz, S. Vosolobě, J. Rydlová. Microarthropods influence the composition of rhizospheric fungal communities by stimulating specific taxa // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2018. – Vol. 122. – P. 120-130.
237. Janowski D., T. Leski. Factors in the Distribution of Mycorrhizal and Soil Fungi // *Diversity*. – 2022. – Vol. 14. – №. 12. – P. 1122.
238. Javelle A., M. Chalot, A. Brun, B. Botton. Nitrogen Transport and Metabolism in Mycorrhizal Fungi and Mycorrhizas / A. Javelle et al. // *Plant Surface Microbiology* / eds. A. Varma et al. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2004. – P. 393-429.
239. Jiang Y., L. Luan, K. Hu, M. Liu, Z. Chen, S. Geisen, X. Chen, H. Li, Q. Xu, M. Bonkowski, B. Sun. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences // *Microbiome*. – 2020. – Vol. 8. – №. 1. – P. 142.
240. Jimenez M., A. Gonzalez, M. Martinez, A. Martinez, B. Dale. Screening of yeasts isolated from decayed wood for lignocellulose-degrading enzyme activities // *Mycological research*. – 1991. – Vol. 95. – №. 11. – P. 1299-1302.
241. Joergensen R.G. Phospholipid fatty acids in soil—drawbacks and future prospects // *Biology and Fertility of Soils*. – 2022. – Vol. 58. – №. 1. – P. 1-6.

242. Joergensen R.G., F. Wichern. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2008. – Vol. 40. – №. 12. – P. 2977-2991.
243. Johnson D., J.R. Leake, D.J. Read. Novel in-growth core system enables functional studies of grassland mycorrhizal mycelial networks // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 152. – №. 3. – P. 555-562.
244. Johnson D., J.R. Leake, D.J. Read. Transfer of recent photosynthate into mycorrhizal mycelium of an upland grassland: short-term respiratory losses and accumulation of ^{14}C // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2002. – Vol. 34. – №. 10. – P. 1521-1524.
245. Jones M.D., D. Durall, P. Tinker. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time // *New Phytologist*. – 1991. – Vol. 119. – №. 1. – P. 99-106.
246. Jones M.D., D.M. Durall, J.W. Cairney. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 157. – №. 3. – P. 399-422.
247. Jörgensen K., K.E. Clemmensen, H. Wallander, B.D. Lindahl. Do ectomycorrhizal exploration types reflect mycelial foraging strategies? // *New Phytologist*. – 2022. – Vol. 18566.
248. Kaiser C., A. Frank, B. Wild, M. Koranda, A. Richter. Negligible contribution from roots to soil-borne phospholipid fatty acid fungal biomarkers 18:2 ω 6,9 and 18:1 ω 9 // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2010. – Vol. 42. – №. 9. – P. 1650-1652.
249. Kanters C., I.C. Anderson, D. Johnson. Chewing up the wood-wide web: selective grazing on ectomycorrhizal fungi by collembola // *Forests*. – 2015. – Vol. 6. – №. 8. – P. 2560-2570.
250. Karliński L., S. Ravnskov, B. Kieliszewska-Rokicka, J. Larsen. Fatty acid composition of various ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas of Norway spruce // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2007. – Vol. 39. – №. 4. – P. 854-866.
251. Kassambara A., F. Mundt. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses / A. Kassambara, F. Mundt. – 2020.

252. Keller H.W., K.L. Snell. Feeding activities of slugs on Myxomycetes and macrofungi // *Mycologia*. – 2002. – Vol. 94. – №. 5. – P. 757-760.
253. Kelley A.P. Mycotrophy in plants. Lectures on the biology of mycorrhizae and related structures. / A.P. Kelley. – Chronica Botánica Co., Waltham, Mass., USA, 1950.
254. Kelting D.L., J.A. Burger, G.S. Edwards. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1998. – Vol. 30. – №. 7. – P. 961-968.
255. Kitabayashi K., S. Kitamura, N. Tuno. Fungal spore transport by omnivorous mycophagous slug in temperate forest // *Ecology and Evolution*. – 2022. – Vol. 12. – №. 2. – P. e8565.
256. Kjølner R. Disproportionate abundance between ectomycorrhizal root tips and their associated mycelia // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2006. – Vol. 58. – №. 2. – P. 214-224.
257. Kjølner R., L.-O. Nilsson, K. Hansen, I.K. Schmidt, L. Vesterdal, P. Gundersen. Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient // *New Phytologist*. – 2012. – Vol. 194. – №. 1. – P. 278-286.
258. Klironomos J., M. Ursic. Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida* // *Biology and Fertility of Soils*. – 1998. – Vol. 26. – №. 3. – P. 250-253.
259. Klironomos J.N., P. Moutoglou. Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida* // *Biology and Fertility of Soils*. – 1999. – Vol. 29. – №. 3. – P. 277-281.
260. Klironomos J.N., W.B. Kendrick. Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 21. – №. 1. – P. 43-52.
261. Knecht B., J. Jansa, O. Franken, D.J.P. Engelmoer, G.D.A. Werner, H. Bücking, E.T. Kiers. Host plant quality mediates competition between arbuscular mycorrhizal fungi // *Fungal Ecology*. – 2016. – Vol. 20. – P. 233-240.

262. Kock J., A. Botha. Fatty acids in fungal taxonomy / J. Kock, A. Botha // Chemical fungal taxonomy. – CRC Press, 2020. – P. 219-246.
263. Kögel-Knabner I. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. – 2002. – Vol. 34. – №. 2. – P. 139-162.
264. Kohzu A., T. Tateishi, A. Yamada, K. Koba, E. Wada, A. Kohzu, K. Koba, T. Tateishi, E. Wada. Nitrogen isotope fractionation during nitrogen transport from ectomycorrhizal fungi, *Suillus granulatus*, to the host plant, *Pinus densiflora* // Soil Science and Plant Nutrition. – 2000. – Vol. 46. – №. 3. – P. 733-739.
265. Kohzu A., T. Yoshioka, T. Ando, M. Takahashi, K. Koba, E. Wada. Natural ^{13}C and ^{15}N abundance of field-collected fungi and their ecological implications // New Phytologist. – 1999. – Vol. 144. – №. 2. – P. 323-330.
266. Kõljalg U. Mycorrhiza formed by basidiospores of *Tomentella crinalis* on *Pinus sylvestris* // Mycological Research. – 1992. – Vol. 96. – №. 3. – P. 215-220.
267. Koricheva J., A.C. Gange, T. Jones. Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis // Ecology. – 2009. – Vol. 90. – №. 8. – P. 2088-2097.
268. Korkama T., H. Fritze, A. Pakkanen, T. Pennanen. Interactions between extraradical ectomycorrhizal mycelia, microbes associated with the mycelia and growth rate of Norway spruce (*Picea abies*) clones // New Phytologist. – 2007. – Vol. 173. – №. 4. – P. 798-807.
269. Korotkevich A.Y., A.M. Potapov, A.V. Tiunov, N.A. Kuznetsova. Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance // Ecosphere. – 2018. – Vol. 9. – №. 12. – P. e02528.
270. Kramer C., G. Gleixner. Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation // Soil Biology and Biochemistry. – 2008. – Vol. 40. – №. 2. – P. 425-433.
271. Krantz G., D. Walter. A manual of acarology. 3rd Edit. / G. Krantz, D. Walter. – Lubbock: Texas Tech University Press, 2009.
272. Krause A., D. Sandmann, S.L. Bluhm, S. Ermilov, R. Widyastuti, N.F. Haneda, S. Scheu, M. Maraun. Shift in trophic niches of soil microarthropods with conversion of tropical rainforest into plantations as indicated by stable isotopes (^{15}N , ^{13}C) // PLoS One. – 2019. – Vol. 14. – №. 10. – P. e0224520.

273. Krivolutsky D., F. Lebrun, M. Kunst. Oribatid mites: morphology, development, phylogeny, ecology, methods, researching, characteristics of model species *Nothrus palustris* CL Koch, 1839 // – M.: Nauka, 1995.
274. Kudrin A.A., A.G. Zuev, A.A. Taskaeva, T.N. Konakova, A.A. Kolesnikova, I.V. Gruzdev, D.N. Gabov, E.V. Yakovleva, A.V. Tiunov. Spruce girdling decreases abundance of fungivorous soil nematodes in a boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2021. – Vol. 155. – P. 108184.
275. Kudrin A.A., S.M. Tsurikov, A.V. Tiunov. Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2015. – Vol. 86. – №. April. – P. 193-200.
276. Kuyper T.W. Carbon and Energy Sources of Mycorrhizal Fungi: Obligate Symbionts or Latent Saprotrophs? // *Mycorrhizal Mediation of Soil*. – 2017. – P. 357-374.
277. Kuznetsova N.A., A.K. Saraeva. Beta-diversity partitioning approach in soil zoology: A case of *Collembola* in pine forests // *Geoderma*. – 2018. – Vol. 332. – P. 142-152.
278. Kuzyakov Y., E. Blagodatskaya. Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2015. – Vol. 83. – P. 184-199.
279. Kuzyakov Y., J. Friedel, K. Stahr. Review of mechanisms and quantification of priming effects // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2000. – Vol. 32. – №. 11-12. – P. 1485-1498.
280. Laatikainen T., H. Heinonen-Tanski. Mycorrhizal growth in pure cultures in the presence of pesticides // *Microbiological Research*. – 2002. – Vol. 157. – №. 2. – P. 127-137.
281. Lafferty K.D., S. Allesina, M. Arim, C.J. Briggs, G. De Leo, A.P. Dobson, J.A. Dunne, P.T.J. Johnson, A.M. Kuris, D.J. Marcogliese, N.D. Martinez, J. Memmott, P.A. Marquet, J.P. McLaughlin, E.A. Mordecai, M. Pascual, R. Poulin, D.W. Thieltges. Parasites in food webs: the ultimate missing links: Parasites in food webs // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – №. 6. – P. 533-546.
282. Lagos C., J. Larsen, E.S. Correa, L. Almonacid, H. Herrera, A. Fuentes, C. Arriagada, C. Lagos, J. Larsen, E.S. Correa, L. Almonacid, H. Herrera, A. Fuentes, C.

Arriagada. Dual inoculation with mycorrhizal and saprotrophic fungi suppress the maize growth and development under phenanthrene exposure // *Journal of soil science and plant nutrition*. – 2018. – Vol. 18. – №. 3. – P. 721-734.

283. Lalaymia I., S. Cranenbrouck, S. Declerck. Maintenance and preservation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. – 2014. – Vol. 24. – №. 5. – P. 323-337.

284. Larsen J., A. Johansen, S. Erik Larsen, L. Henrik Heckmann, I. Jakobsen, P. Henning Krogh. Population performance of collembolans feeding on soil fungi from different ecological niches // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2008. – Vol. 40. – №. 2. – P. 360-369.

285. Last F., J. Dighton, P. Mason. Successions of sheathing mycorrhizal fungi // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1987. – Vol. 2. – №. 6. – P. 157-161.

286. Le Tacon F., B. Zeller, C. Plain, C. Hossann, C. Bréchet, C. Robin. Carbon Transfer from the Host to Tuber *melanosporum* Mycorrhizas and Ascocarps Followed Using a ¹³C Pulse-Labeling Technique // *PLOS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – №. 5. – P. e64626.

287. Leake J., D. Donnelly, E. Saunders, L. Boddy, D. Read. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ¹⁴C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus // *Tree physiology*. – 2001. – Vol. 21. – №. 2-3. – P. 71-82.

288. Leake J., D. Johnson, D. Donnelly, G. Muckle, L. Boddy, D. Read. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning // *Canadian Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 82. – №. 8. – P. 1016-1045.

289. LeFait A., J. Gailey, G. Kernaghan. Fungal species selection during ectomycorrhizal grazing by *Collembola* // *Symbiosis*. – 2019. – Vol. 78. – №. 1. – P. 87-95.

290. Lenth R.V. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means / R.V. Lenth. – 2021.

291. Li Z., S.L. Bluhm, S. Scheu, M.M. Pollierer. Amino acid isotopes in functional assemblages of *Collembola* reveal the influence of vertical resource heterogeneity and root energy supply on trophic interactions in soil food webs // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2022. – Vol. 174. – P. 108815.

292. Lilleskov E.A., E.A. Hobbie, T.J. Fahey. Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 154. – №. 1. – P. 219-231.
293. Lindahl B., J. Stenlid, R. Finlay. Effects of resource availability on mycelial interactions and ³²P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2001. – Vol. 38. – №. 1. – P. 43-52.
294. Lindahl B.D., A. Tunlid. Ectomycorrhizal fungi—potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 205. – №. 4. – P. 1443-1447.
295. Lindahl B.D., K. Ihrmark, J. Boberg, S.E. Trumbore, P. Högberg, J. Stenlid, R.D. Finlay. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest // *New phytologist*. – 2007. – Vol. 173. – №. 3. – P. 611-620.
296. Lindahl B.O., A.F.S. Taylor, R.D. Finlay. Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests – towards a less ‘phytcentric’ perspective. – 2002. – P. 13.
297. Lipkow E., O. Betz. Staphylinidae and fungi // *Faun.-Ökol.Mitt.* – 2005. – Vol. 8. – P. 383-411.
298. Lovelock C.E., S.F. Wright, K.A. Nichols. Using glomalin as an indicator for arbuscular mycorrhizal hyphal growth: an example from a tropical rain forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2004. – Vol. 36. – №. 6. – P. 1009-1012.
299. Luginbuehl L.H., G.N. Menard, S. Kurup, H. Van Erp, G.V. Radhakrishnan, A. Breakspear, G.E.D. Oldroyd, P.J. Eastmond. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant // *Science*. – 2017. – Vol. 356. – №. 6343. – P. 1175-1178.
300. Lussenhop J., R. Fogel. Seasonal change in phosphorus content of *Pinus strobus*—*Cenococcum geophilum* ectomycorrhizae // *Mycologia*. – 1999. – Vol. 91. – №. 5. – P. 742-746.
301. Magan N. Fungi in extreme environments // *The Mycota*. – 2007. – Vol. 4. – P. 85-103.

302. Magoč T., S.L. Salzberg. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies // *Bioinformatics*. – 2011. – Vol. 27. – №. 21. – P. 2957-2963.
303. Maillard F., J. Schilling, E. Andrews, K.M. Schreiner, P. Kennedy. Functional convergence in the decomposition of fungal necromass in soil and wood // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2020. – Vol. 96. – №. 2. – P. fiz209.
304. Makarov M. The nitrogen isotopic composition in soils and plants: its use in environmental studies (a review) // *Eurasian Soil Science*. – 2009. – Vol. 42. – №. 12. – P. 1335.
305. Malmström A., T. Persson. Responses of Collembola and Protura to tree girdling – some support for ectomycorrhizal feeding // *Soil Org.* – 2011. – Vol. 83. – №. 2. – P. 279-285.
306. Maraun M., G. Erdmann, B. Fischer, M. Pollierer, R. Norton, K. Schneider, S. Scheu. Stable isotopes revisited: their use and limits for oribatid mite trophic ecology // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2011. – Vol. 43. – №. 5. – P. 877-882.
307. Maraun M., H. Martens, S. Migge, A. Theenhaus, S. Scheu. Adding to ‘the enigma of soil animal diversity’: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates // *European Journal of Soil Biology*. – 2003. – Vol. 39. – №. 2. – P. 85-95.
308. Maraun M., S. Migge, M. Schaefer, S. Scheu. Selection of microfungus food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari) from two different beech forests // *Pedobiologia*. – 1998. – Vol. 42. – №. 3. – P. 232-240.
309. Martin F., B. Botton. Nitrogen metabolism of ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhiza // *Advances in plant pathology*. – 1993.
310. Martin M.M. Invertebrate-microbial interactions / M.M. Martin // *Invertebrate-Microbial Interactions*. – Cornell University Press, 2019.
311. Martínez Del Rio C., N. Wolf, S.A. Carleton, L.Z. Gannes. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biological Reviews*. – 2009. – Vol. 84. – №. 1. – P. 91-111.
312. Martino E., S. Perotto. Mineral transformations by mycorrhizal fungi // *Geomicrobiology Journal*. – 2010. – Vol. 27. – №. 6-7. – P. 609-623.

313. Mašán P., B. Halliday. A new species of Hoploseius (Acari: Blattisociidae) associated with the red-belted bracket fungus, *Fomitopsis pinicola* (Polyporaceae) in Slovakia // *Systematic and Applied Acarology*. – 2016. – Vol. 21. – №. 8. – P. 1145-1156.
314. Mayor J.R., E.A.G. Schuur, T.W. Henkel. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes // *Ecology Letters*. – 2009. – Vol. 12. – №. 2. – P. 171-183.
315. McGonigle T.P. The significance of grazing on fungi in nutrient cycling // *Canadian Journal of Botany*. – 1995. – Vol. 73. – №. S1. – P. 1370-1376.
316. Mikusinska A., T. Persson, A.F.S. Taylor, A. Ekblad. Response of ectomycorrhizal extramatrical mycelium production and isotopic composition to in-growth bag size and soil fauna // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 66. – P. 154-162.
317. Miller R.M., J.D. Jastrow. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1990. – Vol. 22. – №. 5. – P. 579-584.
318. Moore J., J. Jiang, W. Post, A.T. Classen. Decomposition by ectomycorrhizal fungi alters soil carbon storage in a simulation model // *Ecosphere*. – 2015. – Vol. 6. – №. 3. – P. 1-16.
319. Moore J.C., E.R. Ingham, D.C. Coleman. Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae) on fungi // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – Vol. 5. – №. 1. – P. 6-12.
320. Mordkovich V., O. Berezina, I. Lyubechanskii, V. Andrievskii, I. Marchenko. Transformation of soil organic matter in microarthropod community from the northern taiga of west Siberia // *Biology Bulletin*. – 2006. – Vol. 33. – №. 1. – P. 81-86.
321. Murugan R., R. Loges, F. Taube, A. Sradnick, R.G. Joergensen. Changes in Soil Microbial Biomass and Residual Indices as Ecological Indicators of Land Use Change in Temperate Permanent Grassland // *Microbial Ecology*. – 2014. – Vol. 67. – №. 4. – P. 907-918.
322. Nakamori T., A. Suzuki. Spore resistance and gut-passage time of macrofungi consumed by *Ceratophysella denisana* (Collembola: Hypogastruridae) // *Fungal Ecology*. – 2010. – Vol. 3. – №. 1. – P. 38-42.

323. Näsholm T., P. Högborg, O. Franklin, D. Metcalfe, S.G. Keel, C. Campbell, V. Hurry, S. Linder, M.N. Högborg. Are ectomycorrhizal fungi alleviating or aggravating nitrogen limitation of tree growth in boreal forests? // *New Phytologist*. – 2013. – Vol. 198. – №. 1. – P. 214-221.
324. Nentwig W. *The Prey of Spiders* / W. Nentwig // *Ecophysiology of Spiders*. – Springer Berlin Heidelberg, 1987. – P. 249-263.
325. Newman E. Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amounts of root: theoretical estimates // *Journal of Applied Ecology*. – 1969. – P. 1-12.
326. Ngosong C., E. Gabriel, L. Ruess. Use of the Signature Fatty Acid 16:1 ω 5 as a Tool to Determine the Distribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Soil // *Journal of Lipids*. – 2012. – Vol. 2012. – P. e236807.
327. Nichols P., B.K. Stulp, J.G. Jones, D.C. White. Comparison of fatty acid content and DNA homology of the filamentous gliding bacteria *Vitreoscilla*, *Flexibacter*, *Filibacter* // *Archives of Microbiology*. – 1986. – Vol. 146. – №. 1. – P. 1-6.
328. Nilsson L.O., H. Wallander. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 158. – №. 2. – P. 409-416.
329. Nilsson L.O., R. Giesler, E. Bååth, H. Wallander. Growth and biomass of mycorrhizal mycelia in coniferous forests along short natural nutrient gradients // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 165. – №. 2. – P. 613-622.
330. Nottingham A.T., B.L. Turner, K. Winter, M.G.A. van der Heijden, E.V.J. Tanner. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest // *The New Phytologist*. – 2010. – Vol. 186. – №. 4. – P. 957-967.
331. Oksanen J., G.L. Simpson. *The vegan Package Boreal Avian Modelling Project View project Theory in Ethnobotany View project* / J. Oksanen, G.L. Simpson. – 2009.
332. Olsson P., I. Thingstrup, I. Jakobsen, E. Bååth. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field // *Soil Biology and biochemistry*. – 1999. – Vol. 31. – №. 13. – P. 1879-1887.

333. Olsson P.A., E. Bååth, I. Jakobsen, B. Söderström. The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil // *Mycological Research*. – 1995. – Vol. 99. – №. 5. – P. 623-629.
334. Olsson P.A., L. Larsson, B. Bago, H. Wallander, I.M. Van Aarle. Ergosterol and fatty acids for biomass estimation of mycorrhizal fungi // *New Phytologist*. – 2003. – P. 7-10.
335. Orgiazzi A., R.D. Bardgett, E. Barrios, others. Global soil biodiversity atlas. / A. Orgiazzi et al. – European Commission, 2016.
336. Otten W., C.A. Gilligan, C.W. Watts, A.R. Dexter, D. Hall. Continuity of air-filled pores and invasion thresholds for a soil-borne fungal plant pathogen, *Rhizoctonia solani* // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 31. – №. 13. – P. 1803-1810.
337. Ouimette A.P., S.V. Ollinger, L.C. Lepine, R.B. Stephens, R.J. Rowe, M.A. Vadeboncoeur, S.J. Tumber-Davila, E.A. Hobbie. Accounting for Carbon Flux to Mycorrhizal Fungi May Resolve Discrepancies in Forest Carbon Budgets // *Ecosystems*. – 2020. – Vol. 23. – №. 4. – P. 715-729.
338. Panchal P., C. Preece, J. Peñuelas, J. Giri. Soil carbon sequestration by root exudates // *Trends in Plant Science*. – 2022.
339. Papp L. Systematical and ecological investigations on fly pests of fungi in Hungary. II. Sphaeroceridae and Asteiidae (Diptera) // *Ann Hist natur Mus Nat Hung*. – 1972.
340. Parker T.C., M. Chomel, K.E. Clemmensen, N.L. Friggens, I.P. Hartley, D. Johnson, I. Kater, E.J. Krab, B.D. Lindahl, L.E. Street, J.-A. Subke, P.A. Wookey. Resistance of subarctic soil fungal and invertebrate communities to disruption of below-ground carbon supply // *Journal of Ecology*. – 2022. – Vol. 110. – №. 12. – P. 2883-2897.
341. Pausch J., Y. Kuzyakov. Carbon input by roots into the soil: quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale // *Global change biology*. – 2018. – Vol. 24. – №. 1. – P. 1-12.
342. Pena R., C. Offermann, J. Simon, P.S. Naumann, A. Geßler, J. Holst, M. Dannenmann, H. Mayer, I. Kögel-Knabner, H. Rennenberg, A. Polle. Girdling affects ectomycorrhizal fungal (EMF) diversity and reveals functional differences in EMF

community composition in a beech forest // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2010. – Vol. 76. – №. 6. – P. 1831-1841.

343. Penton C.R., V.V. Gupta, J. Yu, J.M. Tiedje. Size matters: assessing optimum soil sample size for fungal and bacterial community structure analyses using high throughput sequencing of rRNA gene amplicons // *Frontiers in microbiology*. – 2016. – Vol. 7. – P. 824.

344. Pereira E., V. Coelho, R.M. Tavares, T. Lino-Neto, P. Baptista. Effect of competitive interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on *Castanea sativa* performance // *Mycorrhiza*. – 2012. – Vol. 22. – №. 1. – P. 41-49.

345. Pérez-González O., S. Sánchez-Peña. Compatibility in Vitro and in Vivo of the Entomopathogenic Fungi *Beauveria bassiana* 1 and *Hirsutella citriformis* 2 with Selected Insecticides // *Southwestern Entomologist*. – 2017. – Vol. 42. – №. 3. – P. 707-718.

346. Petersen H., M. Luxton. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // *Oikos*. – 1982. – P. 288-388.

347. Philippot L., A. Spor, C. Hénault, D. Bru, F. Bizouard, C.M. Jones, A. Sarr, P.-A. Maron. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil // *The ISME journal*. – 2013. – Vol. 7. – №. 8. – P. 1609-1619.

348. Pollierer M.M., J. Dyckmans, S. Scheu, D. Haubert. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ¹³C fatty acid analysis // *Functional Ecology*. – 2012. – Vol. 26. – №. 4. – P. 978-990.

349. Pollierer M.M., O. Ferlian, S. Scheu. Temporal dynamics and variation with forest type of phospholipid fatty acids in litter and soil of temperate forests across regions // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2015. – Vol. 91. – P. 248-257.

350. Pollierer M.M., R. Langel, C. Körner, M. Maraun, S. Scheu. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10. – №. 8. – P. 729-736.

351. Pollierer M.M., R. Langel, S. Scheu, M. Maraun. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios (¹⁵N/¹⁴N and ¹³C/¹²C) // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2009. – Vol. 41. – №. 6. – P. 1221-1226.

352. Pollierer M.M., S. Scheu, A.V. Tiunov. Isotope analyses of amino acids in fungi and fungal feeding Diptera larvae allow differentiating ectomycorrhizal and saprotrophic fungi-based food chains // *Functional Ecology*. – 2020. – Vol. 34. – №. 11. – P. 2375-2388.
353. Pollierer M.M., S. Scheu. Stable isotopes of amino acids indicate that soil decomposer microarthropods predominantly feed on saprotrophic fungi // *Ecosphere*. – 2021. – Vol. 12. – №. 3. – P. e03425.
354. Pollierer M.M., T. Larsen, A. Potapov, A. Brückner, M. Heethoff, J. Dyckmans, S. Scheu. Compound-specific isotope analysis of amino acids as a new tool to uncover trophic chains in soil food webs // *Ecological Monographs*. – 2019. – Vol. 89. – №. 4. – P. e01384.
355. Ponge J.-F. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests // *Biology and fertility of soils*. – 2000. – Vol. 32. – №. 6. – P. 508-522.
356. Post D.M. The long and short of food-chain length. / D.M. Post. – 2002. – Vol. 6. – P. 269–277.
357. Potapov A.M. Multifunctionality of belowground food webs: resource, size and spatial energy channels // *Biological Reviews*. – 2022. – Vol. 97. – №. 4. – P. 1691-1711.
358. Potapov A.M., A.A. Goncharov, E.E. Semenina, A.Y.A.Y. Korotkevich, S.M. Tsurikov, O.L. Rozanova, A.E. Anichkin, A.G. Zuev, E.S. Samoylova, I.I. Semenyuk, I.V. Yevdokimov, A.V. Tiunov. 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. – Vol. 82. – P. 88-97.
359. Potapov A.M., A.V. Tiunov, S. Scheu. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biological Reviews*. – 2019b. – Vol. 94. – №. 1. – P. 37-59.
360. Potapov A.M., A.V. Tiunov. Stable isotope composition of mycophagous collembolans versus mycotrophic plants: Do soil invertebrates feed on mycorrhizal fungi? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 93. – P. 115-118.
361. Potapov A.M., E.E. Semenina, A.V. Kurakov, A.V. Tiunov. 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. – Vol. 28. – №. 6. – P. 1069-1079.

362. Potapov A.M., E.E. Semenina, A.Yu. Korotkevich, N.A. Kuznetsova, A.V. Tiunov. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 101. – P. 20-31.

363. Potapov A.M., F. Beaulieu, K. Birkhofer, S.L. Bluhm, M.I. Degtyarev, M. Devetter, A.A. Goncharov, K.B. Gongalsky, B. Klärner, D.I. Korobushkin, D.F. Liebke, M. Maraun, R.J. Mc Donnell, M.M. Pollierer, I. Schaefer, J. Shrubovych, I.I. Semenyuk, A. Sendra, J. Tuma, M. Tůmová, A.B. Vassilieva, T.-W. Chen, S. Geisen, O. Schmidt, A.V. Tiunov, S. Scheu. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews*. – 2022. – Vol. 97. – №. 3. – P. 1057-1117.

364. Potapov A.M., S. Scheu, A.V. Tiunov. Trophic consistency of supraspecific taxa in belowground invertebrate communities // *Functional Ecology*. – 2019a. – №. 2. – P. 1-32.

365. Potila H., H. Wallander, T. Sarjala. Growth of ectomycorrhizal fungi in drained peatland forests with variable P and K availability // *Plant and Soil*. – 2009. – Vol. 316. – №. 1. – P. 139-150.

366. Pritchard S., A. Strand, M.L. McCormack, M.A. Davis, R. Oren. Mycorrhizal and rhizomorph dynamics in a loblolly pine forest during 5 years of free-air-CO₂-enrichment // *Global Change Biology*. – 2008. – Vol. 14. – №. 6. – P. 1252-1264.

367. Qiu L., X. Yin, Y. Jiang. Contributions of Soil Meso-and Microfauna to Nutrient Release During Broadleaved Tree Litter Decomposition in the Changbai Mountains // *Environmental entomology*. – 2019. – Vol. 48. – №. 2. – P. 395-403.

368. Queralt-Azcona M., J. Parladé, J. Pera, A.M. Di Miguel. Seasonal dynamics of extraradical mycelium and mycorrhizas in a black truffle (*Tuber melanosporum*) plantation // *Mycorrhiza*. – 2017. – Vol. 27. – №. 6. – P. 565-576.

369. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Core Team. – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021.

370. Rayner M., I. Levisohn. The mycorrhizal habit in relation to forestry // *Forestry*. – 1941. – Vol. 15. – №. 1. – P. 1-36.

371. Read D., R. Boyd. Water relations of mycorrhizal fungi and their host plants // *Water, fungi and plants*. Cambridge University Press, Cambridge. – 1986. – P. 287-303.
372. Read D.J., J. Perez-Moreno. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 157. – №. 3. – P. 475-492.
373. Read D.J.J. Mycorrhizal functioning : an integrative plant-fungal process / D.J.J. Read. – Chapman & Hall, 1992. – 534 p.
374. Remén C. Unravelling the Feeding Habits of Fungivores / C. Remén. – 2010. – 80 p.
375. Remén C., P. Fransson, T. Persson. Population responses of oribatids and enchytraeids to ectomycorrhizal and saprotrophic fungi in plant–soil microcosms // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2010. – Vol. 42. – №. 6. – P. 978-985.
376. Remén C., T. Persson, R. Finlay, K. Ahlström. Responses of oribatid mites to tree girdling and nutrient addition in boreal coniferous forests // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2008. – Vol. 40. – №. 11. – P. 2881-2890.
377. Renker C., P. Otto, K. Schneider, B. Zimdars, M. Maraun, F. Buscot. Oribatid Mites as Potential Vectors for Soil Microfungi: Study of Mite-Associated Fungal Species // *Microbial Ecology*. – 2005. – Vol. 50. – №. 4. – P. 518-528.
378. Rillig M.C., D.L. Mummey. Mycorrhizas and soil structure - Rillig and Mummey 2006.pdf // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171. – P. 41-53.
379. Rineau F., F. Shah, M. Smits, P. Persson, T. Johansson, R. Carleer, C. Troein, A. Tunlid. Carbon availability triggers the decomposition of plant litter and assimilation of nitrogen by an ectomycorrhizal fungus // *The ISME journal*. – 2013. – Vol. 7. – №. 10. – P. 2010-2022.
380. Ritz K., I.M. Young. Interactions between soil structure and fungi // *Mycologist*. – 2004. – Vol. 18. – №. 2. – P. 52-59.
381. Robinson R.M., D.J. Morrison. Lesion formation and host response to infection by *Armillaria ostoyae* in the roots of western larch and Douglas-fir // *Forest Pathology*. – 2001. – Vol. 31. – №. 6. – P. 371-385.
382. Rognes T., T. Flouri, B. Nichols, C. Quince, F. Mahé. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics // *PeerJ*. – 2016. – Vol. 4. – P. e2584.

383. Romell L.G. A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy // *Svensk Botanisk Tidskrift*. – 1938. – Vol. 32. – P. 89-99.
384. Rooney N., K. McCann, G. Gellner, J.C. Moore. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature*. – 2006. – Vol. 442. – №. 7100. – P. 265-269.
385. Rosendahl S. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi // *New Phytologist*. – 2008. – Vol. 178. – №. 2. – P. 253-266.
386. Rosling A., R. Landeweert, B.D. Lindahl, K.-H. Larsson, T.W. Kuyper, A.F.S. Taylor, R.D. Finlay. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 159. – №. 3. – P. 775-783.
387. Rossi L., A.E. Fano. Role of fungi in the trophic niche of the congeneric detritivorous *Asellus aquaticus* and *A. coxalis* (Isopoda) // *Oikos*. – 1979. – P. 380-385.
388. Rousseau J., D. Sylvia, A. Fox. Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine // *New phytologist*. – 1994. – Vol. 128. – №. 4. – P. 639-644.
389. Rovira A.D. Plant root exudates // *The botanical review*. – 1969. – Vol. 35. – №. 1. – P. 35-57.
390. Ruess L., A.V. Tiunov, D. Haubert, H.H. Richnow, M.M. Häggblom, S. Scheu, D. Haubert, H.H. Richnow, M.M. Häggblom, S. Scheu. Carbon stable isotope fractionation and trophic transfer of fatty acids in fungal based soil food chains // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005. – Vol. 37. – №. 5. – P. 945-953.
391. Ruess L., M.M. Häggblom, E.J. García Zapata, J. Dighton. Fatty acids of fungi and nematodes—possible biomarkers in the soil food chain? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2002. – Vol. 34. – №. 6. – P. 745-756.
392. Rusek J. A new classification of Collembola and Protura life forms // *Contributions to soil zoology in Central Europe II*. – 2007. – Vol. 5. – P. 109-115.
393. Rygielwicz P.T., M.G. Johnson, L.M. Ganio, D.T. Tingey, M.J. Storm. Lifetime and temporal occurrence of ectomycorrhizae on ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) seedlings grown under varied atmospheric CO₂ and nitrogen levels // *Plant and Soil*. – 1997. – Vol. 189. – P. 275-287.
394. Sawahata T. Oribatid mites collected from fruit bodies and hyphal mats of ectomycorrhizal fungi in a Japanese beech forest // *Edaphologia (Japan)*. – 2006.

395. Scheu S. The soil food web: structure and perspectives // *European journal of soil biology*. – 2002. – Vol. 38. – №. 1. – P. 11-20.
396. Scheu S., A. Theenhaus, T.H. Jones. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development // *Oecologia*. – 1999. – Vol. 119. – №. 4. – P. 541-551.
397. Scheu S., M. Falca. 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. – Vol. 123. – №. 2. – P. 285-296.
398. Scheu S., M. Folger. Single and mixed diets in Collembola: Effects on reproduction and stable isotope fractionation // *Functional Ecology*. – 2004. – Vol. 18. – №. 1. – P. 94-102.
399. Scheunemann N., C. Digel, S. Scheu, O. Butenschoen. Roots rather than shoot residues drive soil arthropod communities of arable fields // *Oecologia*. – 2015. – Vol. 179. – №. 4. – P. 1135-1145.
400. Schimel J.P., S.M. Schaeffer. Microbial control over carbon cycling in soil // *Frontiers in microbiology*. – 2012. – Vol. 3. – P. 348.
401. Schneider K., M. Maraun. Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiacea”) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari) // *Pedobiologia*. – 2005. – Vol. 49. – №. 1. – P. 61-67.
402. Schneider K., S. Migge, R.A. Norton, S. Scheu, R. Langel, A. Reineking, M. Maraun. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2004. – Vol. 36. – №. 11. – P. 1769-1774.
403. Schoug Å., J. Fischer, H.J. Heipieper, J. Schnürer, S. Håkansson. Impact of fermentation pH and temperature on freeze-drying survival and membrane lipid composition of *Lactobacillus coryniformis* Si3 // *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*. – 2008. – Vol. 35. – №. 3. – P. 175-181.
404. Schweigert M., S. Herrmann, A. Miltner, T. Fester, M. Kästner. Fate of ectomycorrhizal fungal biomass in a soil bioreactor system and its contribution to soil organic matter formation // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2015. – Vol. 88. – P. 120-127.

405. Semenina E.E., A.V. Tiunov. Trophic fractionation ($\Delta^{15}\text{N}$) in Collembola depends on nutritional status: A laboratory experiment and mini-review // *Pedobiologia*. – 2011. – Vol. 54. – №. 2. – P. 101-109.
406. Seniczak A., S. Seniczak, M. Słowińska, Z. Paluszak. The effect of different diet on life history parameters and growth of *Oppia denticulata* (Acari: Oribatida: Oppiidae) // *Systematic and Applied Acarology*. – 2017. – Vol. 22. – №. 5. – P. 749-758.
407. Shaw P. Fungi, fungivores, and fungal food webs. / P. Shaw // *The fungal community*. – Dekker, 1992. – P. 295-310.
408. Shaw T.M., J. Dighton, F.E. Sanders. Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus contorta*) // *Mycological Research*. – 1995. – Vol. 99. – №. 2. – P. 159-165.
409. Shein E.V., T.A. Arkhangel'skaya. Pedotransfer functions: State of the art, problems, and outlooks // *Eurasian Soil Science*. – 2006. – Vol. 39. – №. 10. – P. 1089-1099.
410. Shishido M., H. Massicotte, C. Chanway. Effect of plant growth promoting *Bacillus* strains on pine and spruce seedling growth and mycorrhizal infection // *Annals of Botany*. – 1996. – Vol. 77. – №. 5. – P. 433-442.
411. Shurin J.B., D.S. Gruner, H. Hillebrand. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2006. – Vol. 273. – №. 1582. – P. 1-9.
412. Siira-Pietikäinen A., J. Haimi, H. Fritze. Organisms, decomposition, and growth of pine seedlings in boreal forest soil affected by sod cutting and trenching // *Biology and Fertility of Soils*. – 2003. – Vol. 37. – №. 3. – P. 163-174.
413. Simpson A.J., M.J. Simpson, E. Smith, B.P. Kelleher. Microbially Derived Inputs to Soil Organic Matter: Are Current Estimates Too Low? // *Environmental Science & Technology*. – 2007. – Vol. 41. – №. 23. – P. 8070-8076.
414. Simpson R.T., S.D. Frey, J. Six, R.K. Thiet. Preferential Accumulation of Microbial Carbon in Aggregate Structures of No-Tillage Soils // *Soil Science Society of America Journal*. – 2004. – Vol. 68. – №. 4. – P. 1249-1255.

415. Smith B.N., S. Epstein. Biogeochemistry of the stable isotopes of hydrogen and carbon in salt marsh biota // *Plant physiology*. – 1970. – Vol. 46. – №. 5. – P. 738-742.
416. Smith S.E., D.J. Read. *Mycorrhizal symbiosis* / S.E. Smith, D.J. Read. – Academic press, 2010.
417. Smith S.E., I.C. Anderson, F.A. Smith. Mycorrhizal associations and phosphorus acquisition: from cells to ecosystems // *Annual plant reviews*. – 2015. – Vol. 48. – P. 409-440.
418. Söderström B., D. Read. Respiratory activity of intact and excised ectomycorrhizal mycelial systems growing in unsterilized soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1987. – Vol. 19. – №. 3. – P. 231-236.
419. Soong J.L., U.N. Nielsen. The role of microarthropods in emerging models of soil organic matter // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 102. – P. 37-39.
420. Soudzilovskaia N.A., M.G.A. van der Heijden, J.H.C. Cornelissen, M.I. Makarov, V.G. Onipchenko, M.N. Maslov, A.A. Akhmetzhanova, P.M. van Bodegom. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 208. – №. 1. – P. 280-293.
421. Staaden S., A. Milcu, M. Rohlfs, S. Scheu. Fungal toxins affect the fitness and stable isotope fractionation of Collembola // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2010. – Vol. 42. – №. 10. – P. 1766-1773.
422. Stevens B.M., J.R. Propster, M. Öpik, G.W.T. Wilson, S.L. Alloway, E. Mayemba, N.C. Johnson. Arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soil respond differently to biotic and abiotic factors in the Serengeti // *Mycorrhiza*. – 2020. – Vol. 30. – №. 1. – P. 79-95.
423. Stober C., E. George, H. Persson. Root Growth and Response to Nitrogen / C. Stober, E. George, H. Persson // *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems : Ecological Studies* / ed. E.-D. Schulze. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2000. – P. 99-121.
424. Stone Jr E.L. Some effects of mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Monterey Pine seedlings. / E.L. Stone Jr // *Proceedings. Soil Science Society of America*. – 1950. – Vol. 14. – P. 340-5.

425. Strong W., P. Saffigna, J. Cooper, A. Cogle. Application of anhydrous ammonia or urea during the fallow period for winter cereals on the Darling Downs, Queensland. II. The recovery of ^{15}N by wheat and sorghum in soil and plant at harvest // *Soil Research*. – 1992. – Vol. 30. – №. 5. – P. 711-721.
426. Subke J.-A., V. Hahn, G. Battipaglia, S. Linder, N. Buchmann, M.F. Cotrufo. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity // *Oecologia*. – 2004. – Vol. 139. – №. 4. – P. 551-559.
427. Susanti W.I., M.M. Pollierer, R. Widyastuti, S. Scheu, A. Potapov. Conversion of rainforest to oil palm and rubber plantations alters energy channels in soil food webs // *Ecology and Evolution*. – 2019. – Vol. 9. – №. 16. – P. 9027-9039.
428. Swift M.J., O.W. Heal, J.M. Anderson. Decomposition in terrestrial ecosystems. Vol. 5 / M.J. Swift, O.W. Heal, J.M. Anderson. – Berkeley: Univ of California Press, 1979. – 372 p.
429. Taylor A.F.S., F. Martin, D.J. Read. Fungal Diversity in Ectomycorrhizal Communities of Norway Spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Beech (*Fagus sylvatica* L.) Along North-South Transects in Europe / A.F.S. Taylor, F. Martin, D.J. Read. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2000. – P. 343-365.
430. Taylor A.F.S., L. HOGBOM, M. HOGBERG, A.J.E. LYON, T. Nasholm, P. HOGBERG. Natural ^{15}N abundance in fruit bodies of ectomycorrhizal fungi from boreal forests // *New Phytologist*. – 1997. – Vol. 136. – №. 4. – P. 713-720.
431. Taylor A.F.S., P.M. Fransson, P. Högberg, M.N. Högberg, A.H. Plamboeck. Species level patterns in ^{13}C and ^{15}N abundance of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal sporocarps // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 159. – №. 3. – P. 757-774.
432. Taylor A.F.S., P.M.A. Fransson. Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in saprotrophic fungi: what can they tell us? / A.F.S. Taylor, P.M.A. Fransson // *Fungi in the environment* / eds. G.M. Gadd, S.C. Watkinson, P. Dyer. – Cambridge: Cambridge University Press, 2007. – P. 141-157.
433. Taylor A.R., A.F. Taylor. Assessing daily egestion rates in earthworms: using fungal spores as a natural soil marker to estimate gut transit time // *Biology and fertility of soils*. – 2014. – Vol. 50. – №. 1. – P. 179-183.

434. Tedersoo L., M. Bahram, M. Zobel. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. // *Science* (New York, N.Y.). – 2020. – Vol. 367. – №. 6480. – P. eaba1223.
435. Tedersoo L., R. Drenkhan, S. Anslan, C. Morales-Rodriguez, M. Cleary. High-throughput identification and diagnostics of pathogens and pests: overview and practical recommendations // *Molecular ecology resources*. – 2019. – Vol. 19. – №. 1. – P. 47-76.
436. Tedersoo L., T. Naadel, M. Bahram, K. Pritsch, F. Buegger, M. Leal, U. Kõljalg, K. Põldmaa. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afro-tropical rain forest // *New Phytologist*. – 2012. – Vol. 195. – №. 4. – P. 832-843.
437. Tedersoo L., T.W. May, M.E. Smith. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages // *Mycorrhiza*. – 2010. – Vol. 20. – №. 4. – P. 217-263.
438. Teotia P., M. Kumar, R. Prasad, V. Kumar, N. Tuteja, A. Varma. Mobilization of micronutrients by mycorrhizal fungi / P. Teotia et al. // *Mycorrhiza-Function, Diversity, State of the Art*. – Springer, 2017. – P. 9-26.
439. Termorshuizen A., A. Schaffers. Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 1990. – Vol. 28. – №. 1-4. – P. 503-507.
440. Teste F.P., E. Laliberté, H. Lambers, Y. Auer, S. Kramer, E. Kandeler. Mycorrhizal fungal biomass and scavenging declines in phosphorus-impo-verished soils during ecosystem retrogression // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 92. – P. 119-132.
441. Thomas P.W., H.W. Thomas. Mycorrhizal fungi and invertebrates: Impacts on *Tuber melanosporum* ascospore dispersal and lifecycle by isopod mycophagy // *Food Webs*. – 2022. – Vol. 33. – P. e00260.
442. Thonar C., A. Erb, J. Jansa. Real-time PCR to quantify composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities—marker design, verification, calibration and field validation // *Molecular Ecology Resources*. – 2012. – Vol. 12. – №. 2. – P. 219-232.
443. Tiunov A.V. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies // *Biology Bulletin*. – 2007. – Vol. 34. – №. 4. – P. 395-407.

444. Tiunov A.V., E.E. Semenina, A.V. Aleksandrova, S.M. Tsurikov, A.E. Anichkin, Y.K. Novozhilov. 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 Commun. Mass Spectrom.* – 2015. – Vol. 29. – P. 1-8.
445. Tiunov A.V., S. Scheu. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi // *Oecologia.* – 2005. – Vol. 142. – №. 4. – P. 636-642.
446. Tiunov A.V., S. Scheu. Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1999. – Vol. 31. – №. 14. – P. 2039-2048.
447. Tiunov A.V., S. Scheu. Microfungal communities in soil, litter and casts of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae): a laboratory experiment // *Applied Soil Ecology.* – 2000. – Vol. 14. – P. 17-26.
448. Tordoff G.M., L. Boddy, T.H. Jones. Species-specific impacts of collembola grazing on fungal foraging ecology // *Soil Biology and Biochemistry.* – 2008. – Vol. 40. – №. 2. – P. 434-442.
449. Tordoff G.M., P.M. Chamberlain, T.W. Crowther, H.I.J. Black, T.H. Jones, A. Stott, L. Boddy. Invertebrate grazing affects nitrogen partitioning in the saprotrophic fungus *Phanerochaete velutina* // *Soil Biology and Biochemistry.* – 2011. – Vol. 43. – №. 11. – P. 2338-2346.
450. Toumey J.W., R. Kienholz. Trenched Plots Under Forest Canopies // *Yale School of Forestry Bulletin.* – 1931. – Vol. 30. – P. 1-31.
451. Treseder K.K. Model behavior of arbuscular mycorrhizal fungi: predicting soil carbon dynamics under climate change // *Botany.* – 2016. – Vol. 94. – №. 6. – P. 417-423.
452. Treseder K.K., A. Cross. Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi // *Ecosystems.* – 2006. – Vol. 9. – №. 2. – P. 305-316.
453. Treseder K.K., M.F. Allen, R.W. Ruess, K.S. Pregitzer, R.L. Hendrick. Plant and Soil (2005) 270: 249-255 Lifespans of fungal rhizomorphs under nitrogen fertilization in a pinyon-juniper woodland. – 2005.

454. Trudell S.A., P.T. Rygiewicz, R.L. Edmonds. Patterns of nitrogen and carbon stable isotope ratios in macrofungi, plants and soils in two old-growth conifer forests // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 164. – №. 2. – P. 317-335.
455. Trudell S.A., R.L. Edmonds. Macrofungus communities correlate with moisture and nitrogen abundance in two old-growth conifer forests, Olympic National Park, Washington, USA // *Canadian Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 82. – №. 6. – P. 781-800.
456. Vaario L.-M., S.P. Sah, M. Norisada, M. Narimatsu, N. Matsushita. *Tricholoma matsutake* may take more nitrogen in the organic form than other ectomycorrhizal fungi for its sporocarp development: the isotopic evidence // *Mycorrhiza*. – 2019. – Vol. 29. – №. 1. – P. 51-59.
457. Van Der Heijden M.G., F.M. Martin, M.-A. Selosse, I.R. Sanders. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // *New phytologist*. – 2015. – Vol. 205. – №. 4. – P. 1406-1423.
458. Van Der Wal A., T.D. Geydan, T.W. Kuyper, W. De Boer. A thready affair: linking fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes // *FEMS Microbiology reviews*. – 2013. – Vol. 37. – №. 4. – P. 477-494.
459. Vasar M., J. Davison, L. Neuenkamp, S.-K. Sepp, J.P.W. Young, M. Moora, M. Öpik. User-friendly bioinformatics pipeline gDAT (graphical downstream analysis tool) for analysing rDNA sequences // *Molecular Ecology Resources*. – 2021. – Vol. 21. – №. 4. – P. 1380-1392.
460. Vašutová M., P. Mleczko, A. López-García, I. Maček, G. Boros, J. Ševčík, S. Fujii, D. Hackenberger, I.H. Tuf, E. Hornung, others. Taxi drivers: the role of animals in transporting mycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. – 2019. – Vol. 29. – №. 5. – P. 413-434.
461. Verbruggen E., R. Pena, C.W. Fernandez, J.L. Soong. Mycorrhizal Interactions With Saprotrophs and Impact on Soil Carbon Storage / E. Verbruggen et al. // *Mycorrhizal Mediation of Soil* / eds. N.C. Johnson, C. Gehring, J. Jansa. – Elsevier, 2017. – P. 441-460.
462. Vig K., D. Singh, H. Agarwal, A. Dhawan, P. Dureja. Soil microorganisms in cotton fields sequentially treated with insecticides // *Ecotoxicology and environmental safety*. – 2008. – Vol. 69. – №. 2. – P. 263-276.

463. Visser S., J.B. Whittaker. Feeding Preferences for Certain Litter Fungi by *Onychiurus subtenuis* (Collembola) // *Oikos*. – 1977. – Vol. 29. – №. 2. – P. 320-325.
464. Vitousek P.M. The Regulation of Element Concentrations in Mountain Streams in the Northeastern United States // *Ecological Monographs*. – 1977. – Vol. 47. – №. 1. – P. 65-87.
465. Vleminckx J., H. Schimann, T. Decaëns, M. Fichaux, V. Vedel, G. Jaouen, M. Roy, E. Lapied, J. Engel, A. Dourdain, P. Petronelli, J. Orivel, C. Baraloto. Coordinated community structure among trees, fungi and invertebrate groups in Amazonian rainforests // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – №. 1. – P. 11337.
466. Vries F.T. de, T. Caruso. Eating from the same plate? Revisiting the role of labile carbon inputs in the soil food web // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 102. – P. 4-9.
467. Wagg C., S.F. Bender, F. Widmer, M.G. Van Der Heijden. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2014. – Vol. 111. – №. 14. – P. 5266-5270.
468. Wallander H., A. Ekblad, D.L. Godbold, D. Johnson, A. Bahr, P. Baldrian, R.G. Björk, B. Kieliszewska-Rokicka, R. Kjøller, H. Kraigher, C. Plassard, M. Rudawska. Evaluation of methods to estimate production, biomass and turnover of ectomycorrhizal mycelium in forests soils – A review // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 57. – P. 1034-1047.
469. Wallander H., H. Göransson, U. Rosengren. 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. – Vol. 139. – №. 1. – P. 89-97.
470. Wallander H., J.-E. Nylund. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 120. – №. 4. – P. 495-503.
471. Wallander H., L.O. Nilsson, D. Hagerberg, E. Bååth. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 151. – №. 3. – P. 753-760.
472. Wallander H., U. Johansson, E. Sterkenburg, M. Brandström Durling, B.D. Lindahl. Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 187. – №. 4. – P. 1124-1134.

473. Wardle D., G. Yeates, R. Watson, K. Nicholson. The detritus food-web and the diversity of soil fauna as indicators of disturbance regimes in agro-ecosystems // *Plant and soil*. – 1995. – Vol. 170. – №. 1. – P. 35-43.
474. Wardle D., K. Bonner, G. Barker. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – №. 5. – P. 585-595.
475. Wassef M.K. Fungal Lipids // *Advances in Lipid Research*. – 1977. – Vol. 15. – P. 159-232.
476. Weete J.D. Structure and Function of Sterols in Fungi / J.D. Weete // *Advances in Lipid Research* / eds. R. Paoletti, D. Kritchevsky. – Elsevier, 1989. – Vol. 23. – P. 115-167.
477. Weigt R.B., S. Raidl, R. Verma, R. Agerer. Exploration type-specific standard values of extramatrical mycelium – a step towards quantifying ectomycorrhizal space occupation and biomass in natural soil // *Mycological Progress*. – 2012. – Vol. 11. – №. 1. – P. 287-297.
478. Wells J.M., L. Boddy. Wood decay, and phosphorus and fungal biomass allocation, in mycelial cord systems // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 116. – №. 2. – P. 285-295.
479. Wickham H. Data manipulation with dplyr / H. Wickham // *R user conference*. – 2014. – Vol. 30.
480. Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* / H. Wickham. – Springer-Verlag New York, 2016.
481. Wilke C.O. *cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for «ggplot2»* / C.O. Wilke. – 2020.
482. Wright S.F., A. Upadhyaya. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi // *Plant and Soil*. – 1998. – Vol. 198. – №. 1. – P. 97-107.
483. Yamashita S., K. Ando, H. Hoshina, N. Ito, Y. Katayama, M. Kawanabe, M. Maruyama, T. Itioka. Food web structure of the fungivorous insect community on bracket fungi in a Bornean tropical rain forest // *Ecological Entomology*. – 2015. – Vol. 40. – №. 4. – P. 390-400.

484. Yamashita S., N. Hijii. Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: Comparison between infracommunities with different types of resource utilization: Mycophagous arthropod community structure // *Ecological Research*. – 2003. – Vol. 18. – №. 2. – P. 131-143.
485. Yeates G., R. Bardgett, R. Cook, P. Hobbs, P. Bowling, J. Potter. Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes // *Journal of applied ecology*. – 1997. – P. 453-470.
486. Yeates G.W. Soil Nematodes in Terrestrial Ecosystems // *Journal of Nematology*. – 1979. – Vol. 11. – №. 3. – P. 213-229.
487. Yuan J.-P., H.-C. Kuang, J.-H. Wang, X. Liu. Evaluation of ergosterol and its esters in the pileus, gill, and stipe tissues of agaric fungi and their relative changes in the comminuted fungal tissues // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2008. – Vol. 80. – №. 3. – P. 459-465.
488. Yuste J.C., J. Penuelas, M. Estiarte, J. GARCIA-MAS, S. Mattana, R. Ogaya, M. Pujol, J. Sardans. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – №. 3. – P. 1475-1486.
489. Zeglin L.H., D.D. Myrold. Fate of Decomposed Fungal Cell Wall Material in Organic Horizons of Old-Growth Douglas-fir Forest Soils // *Soil Science Society of America Journal*. – 2013. – Vol. 77. – №. 2. – P. 489-500.
490. Zeller B., C. Brechet, J.-P. Maurice, F. Le Tacon. ¹³C and ¹⁵N isotopic fractionation in trees, soils and fungi in a natural forest stand and a Norway spruce plantation // *Annals of Forest Science*. – 2007. – Vol. 64. – №. 4. – P. 419-429.
491. Zhang N., H. Chen, Y. Zhang, L. Ma, X. Xu. Comparative studies on chemical parameters and antioxidant properties of stipes and caps of shiitake mushroom as affected by different drying methods // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2013. – Vol. 93. – №. 12. – P. 3107-3113.
492. Zhang Y., T.K. Katoh, C. Finet, H.F. Izumitani, M.J. Toda, H. Watabe, T. Katoh. Phylogeny and evolution of mycophagy in the *Zygothrica* genus group (Diptera: Drosophilidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2021. – Vol. 163. – P. 107257.

493. Zhao X.R., Q. Lin, P.C. Brookes. Does soil ergosterol concentration provide a reliable estimate of soil fungal biomass? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2005. – Vol. 37. – №. 2. – P. 311-317.
494. Zieger S.L., S. Ammerschubert, A. Polle, S. Scheu. Root-derived carbon and nitrogen from beech and ash trees differentially fuel soil animal food webs of deciduous forests // *PLOS ONE*. – 2017. – Vol. 12. – №. 12. – P. e0189502.
495. Zuev A.G., A.I. Zueva. Stable Isotope Fractionation ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) in Macromycetes of the Oligotrophic Upland Swamp Starosel'skii Mokh // *Moscow University Soil Science Bulletin*. – 2022. – Vol. 77. – №. 4. – P. 271-276.
496. Zuev A.G., M.B. Potapov, A.V. Tiunov, A.K. Saraeva. Root trenching and stable isotope analysis uncover trophic links of euedaphic collembola species to mycorrhizal mycelium in pine forests // *European Journal of Soil Biology*. – 2023b. – Vol. 118. – P. 103519.
497. Zuev A.G., M.G. Krivosheina, V.D. Leonov, M. Öpik, M. Vasar, A.K. Saraeva, A.V. Tiunov, A.A. Goncharov. Mycorrhiza-feeding soil invertebrates in two coniferous forests traced with ^{13}C labelling // *Mycorrhiza*. – 2023a. – Vol. 33. – №. 1. – P. 59-68.
498. Zuev A.G., M.V. Khmeleva, A.V. Tiunov. Collecting fungal mycelium using in-growth mesh bags: Effects of the sand particle size and seasonality // *Pedobiologia*. – 2019. – Vol. 77. – P. 150591.