

На правах рукописи

Виноградов Дмитрий Дмитриевич

**Интенсивность и пути поступления
детритной субсидии в наземные пищевые сети**

Специальность 1.5.15 «Экология» (Биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Работа выполнена в лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Научный руководитель **Тиунов Алексей Владимирович**, доктор биологических наук, член-корреспондент Российской академии наук, заведующий лабораторией почвенной зоологии и общей энтомологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Официальные оппоненты **Кузнецова Наталия Александровна**, доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московского педагогического государственного университета

Ведущая организация **Рапопорт Ирина Борисовна**, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией экологии видов и сообществ беспозвоночных животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный научный центр Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар

Защита состоится «_____» _____ 2026 года в __:__ на заседании Диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: <https://sev-in.ru> и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу <https://vak.gisnauka.ru>.

Автореферат разослан «_____» _____ 2026 года.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Е.А. Кацман

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования и степень её разработанности. Пищевые сети почвы (в основном детритные) и наземно-воздушной среды (в основном пастбищные) традиционно изучаются по отдельности, хотя они соединены многочисленными связями (Jochum, Eisenhauer, 2022). Поступление вещества из наземного яруса в почву и его освоение детритными пищевыми сетями всесторонне исследовано (Swift et al., 1979; Rozanova et al. 2024). Однако существует и противоположно направленный, восходящий поток вещества из почвенного яруса в наземный. В большинстве сухопутных экосистем почвенные пищевые сети осваивают около 90% первичной продукции (Xu, Shang, 2016); в силу этого вторичная продукция детритофагов относительно очень велика (Potapov et al., 2021). Часть этой биомассы попадает из почвы в наземный ярус и поддерживает наземные пищевые сети. Вещество может переходить из почвенных пищевых сетей в наземные различными путями, например в виде имаго насекомых с почвенными личинками, лёта крылатых особей термитов или дождевых червей, поедаемых наземными хищниками.

В данной работе под наземными животными и сообществами мы понимаем всех обитателей наземно-воздушной среды, среди которых в некоторых случаях особо выделяем наземных животных – обитателей растительности, живущих на заметной высоте над почвой, а не на её поверхности. Участие вещества и энергии из детритных пищевых сетей почвы в питании животных наземного яруса мы называем детритной субсидией (Halaj, Wise, 2002). Это явление очень распространено и имеет высокую практическую значимость. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что детритная субсидия обеспечивает весьма значительную долю потоков вещества и энергии, осваиваемых наземными пищевыми сетями (Hairston, Hairston, 1993). Она способна повышать численность хищников-генералистов, которые участвуют в контроле сельскохозяйственных вредителей (Riggi, Vommarco, 2019). Несмотря на очевидную функциональную важность, восходящие трофические связи между почвенными и наземными пищевыми сетями изучены слабо. Количественные данные фрагментарны; роль детритной субсидии в поддержании наземных сообществ недооценена и не входит в круг основных представлений о механизмах функционирования наземных экосистем. Взаимодействия беспозвоночных животных наземного и почвенного яруса продолжают рассматриваться прежде всего через призму их влияния на растения (Bardgett, 2025), а непосредственные трофические связи остаются малоисследованными.

Прямые связи почвенных и наземных пищевых сетей включают несколько ключевых феноменов. Один из них – смена среды обитания животными, в первую очередь вылет крылатых взрослых насекомых, личиночное развитие которых протекает в почве. Чаще всего доминирующей группой в потоке вылетающих из почвы насекомых являются двукрылые (Seeber et al., 2012; Shimazaki, Miyashita, 2000; Stevens et al., 2013). В наземно-воздушной среде эти насекомые становятся жертвами хищников (птиц, пауков), передавая им биомассу почвенного происхождения. Несмотря на повсеместную распространённость явления, разнообразие и обилие насекомых, вылетающих из почвы, подробно изучено лишь в немногих экосистемах (Frouz, 1999; Hövemeyer, 1999; Schaefer, 1990); данные для России, по-видимому, отсутствуют. Почвенные беспозвоночные, как правило, обогащены тяжёлыми изотопами углерода по сравнению с обитателями наземного яруса (так называемый детритный сдвиг, Potapov et al., 2019b). В перспективе этот феномен может позволить оценить вклад детритного компонента в питание наземных животных. Однако сведений об изотопном составе вылетающих из почвы двукрылых пока очень немного (Hyodo et al., 2024).

Ключевым связующим звеном между разными блоками сообществ служат также наземные хищники широкого спектра питания, потребляющие как членов детритных, так и пастбищных пищевых сетей. Питание почвенными сапрофагами, прежде всего дождевыми червями, играет важную роль в жизни самых разных наземных хищников, от пауков и дроздов до лисиц и барсуков (Черенков и др., 1995; Macdonald, 1983; Nyffeler et al., 2017). Многие млекопитающие потребляют почвенных муравьёв и термитов. Судя по разнообразию животных, потребляющих почвенных беспозвоночных, такой путь переноса биомассы важен и широко распространён, однако количественные оценки его масштабов скудны.

Перечисленные обстоятельства определяют актуальность выполненного исследования. В данной работе мы сосредоточились на изучении некоторых ключевых феноменов, связанных с переносом вещества из почвенных пищевых сетей в наземный ярус: вылете двукрылых из почвы, доступности дождевых червей для наземных хищников и потреблении надземными пауками насекомых, развивающихся в почве.

Цель работы. Выявить пути и оценить интенсивность поступления детритной субстанции в наземные пищевые сети.

Задачи.

1. Оценить численность, биомассу и разнообразие двукрылых, вылетающих из почвы в различных экосистемах.
2. Определить изотопный состав углерода и азота в тканях вылетающих из почвы двукрылых и их позицию в почвенных пищевых сетях.

3. Оценить частоту нападений наземных хищников на почвенных детритофагов (дождевых червей) в сравнении с частотой нападений на наземных фитофагов (гусениц).

4. С помощью изотопной метки оценить интенсивность поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети на примере беспозвоночных хищников-генералистов.

Научная новизна. В рамках исследования впервые оценён поток вылетающих из почвы насекомых (с акцентом на двукрылых) в ряде экосистем: в лесу Средней полосы России (Москва), северной тайге (Карелия), двух типах тропического леса (Вьетнам) и горной тундре (Мурманская область). Впервые определён изотопный состав двукрылых, вылетающих из почвы в лесных экосистемах умеренного климата. Обнаружен феномен обогащения развивающихся в почве двукрылых тяжёлым азотом (^{15}N), что может быть использовано для реконструкции трофических связей между ярусами экосистем. Для оценки способности наземных хищников осваивать почвенные ресурсы мы впервые применили метод пластилиновых моделей, который в последние годы широко используется для оценки нагрузки на фитофагов со стороны наземных хищников; было установлено, что частота нападений наземных хищников на дождевых червей в смешанном лесу умеренной зоны и тропическом лесу выше, чем на наземных фитофагов, что подчёркивает важность подземных ресурсов для наземных хищников. Метод изотопной метки впервые применён для изучения путей распространения детритной субсидии в смешанном лесу умеренной зоны, оценён вклад углерода почвенного происхождения в питание наземных хищников – пауков.

Теоретическая и практическая значимость работы. Почвенные и наземные пищевые сети зачастую рассматриваются отдельно. В результате в большинстве моделей почвенных пищевых сетей отсутствуют живущие в наземно-воздушной среде потребители крупных сапрофагов, накапливающих значительную биомассу. Это искажает представления о механизмах регуляции детритных пищевых сетей. Аналогичным образом модели пищевых сетей наземного яруса недооценивают поступление ресурсов из детритных пищевых сетей почвы. Исследование непосредственных трофических связей между наземным и почвенным ярусами экосистем позволяет приблизиться к пониманию распределения потоков вещества и энергии в сообществах.

Детритная субсидия имеет практическое значение для контроля численности сельскохозяйственных вредителей. Субсидия повышает численность наземных хищников-генералистов, которые, в свою очередь, могут более активно потреблять наземных фитофагов, в том числе вредителей сельскохозяйственных культур. Однако экспериментальные подтверждения этой концепции противоре-

чивы. Результаты исследования расширяют представления о распространённости и функциональной значимости детритной субсидии в экосистемах разных климатических регионов.

Методология и методы исследования. Работа базируется на полевых наблюдениях и манипулятивных экспериментах, выполненных в экосистемах разного типа в разных климатических зонах: горной тундре, северной тайге, лесах умеренной зоны, тропических лесах. Для оценки интенсивности вылета двукрылых насекомых из почвы были использованы эмерджентные ловушки. Изотопный состав углерода и азота тканей вылетающих из почвы имаго двукрылых определён изотопной масс-спектрометрией. Для оценки интенсивности нападения наземных животных на дождевых червей использован метод пластилиновых моделей, по повреждениям которых определены взаимодействовавшие с ними хищники. Для исследования путей поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети был проведён эксперимент с внесением в почву изотопной метки и анализом её распространения с помощью изотопного анализа тканей хищников-генералистов. Статистический анализ выполнен в среде R.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав и заключения. Работа изложена на 192 страницах машинописного текста, содержит 7 таблиц, 51 рисунок и 3 приложения. Список литературы включает 319 наименований, в том числе 277 на иностранных языках.

Положения, выносимые на защиту.

1. Двукрылые являются доминирующей группой в потоке насекомых, вылетающих из почвы в лесу умеренной зоны, тропическом лесу, тайге и горной тундре. Интенсивность вылета двукрылых из почвы варьирует в зависимости от экосистемы и сезона и достигает до 52 экз. м⁻² и 4,4 мг м⁻² сухой биомассы в сутки.

2. Вылетающие из почвы двукрылые имеют специфическую изотопную подпись с заметно повышенным относительно других почвенных беспозвоночных содержанием изотопа ¹⁵N.

3. Наземные хищники, в первую очередь членистоногие, нападают на дождевых червей на поверхности почвы с частотой, сопоставимой с частотой нападений на наземных фитофагов или превосходящей её. Частота нападений на дождевых червей увеличивается от умеренных широт к тропическим.

4. По меньшей мере 20% наземных хищников (пауков-тенетников) в лесу умеренной зоны регулярно получают детритную субсидию; доля углерода детритного происхождения в их питании составляет 40–56%.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 8 работ, из которых 4 опубликованы в изданиях, входящих в Перечень ВАК. Результаты работы были представлены на XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва,

2022); XIX Международном коллоквиуме по почвенной зоологии (ЮАР, Кейптаун, 2024); X Всероссийской научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (Санкт-Петербург, 2025).

Личный вклад соискателя. Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научным руководителем. Автором выполнен сбор основной части материала, предварительная таксономическая идентификация и подготовка образцов, анализ литературных данных, статистическая и графическая обработка данных, их интерпретация, подготовка текстов публикаций. Изотопный анализ, а также изготовление эмерджентных ловушек, пластилиновых моделей и экспериментальных конструкций выполнено совместно с коллегами. Идентификация двукрылых проведена д.б.н. М.Г. Кривошеиной, идентификация пауков – к.б.н. А.В. Танасевичем (ИПЭЭ РАН).

Основное содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведён краткий анализ литературных сведений по теме. Даны основные определения, представлены теоретические концепции, обосновывающие функциональную важность детритной субсидии, и существующие оценки масштабов этого явления. Проанализированы методы, с помощью которых исследуются феномены, связанные с выносом биомассы из почвенных пищевых сетей в наземные. Подробно описан вылет крылатых насекомых, развивающихся в почве, питание наземных хищников почвенными животными (дождевыми червями и членистоногими). Отмечена скудость сведений о влиянии наземных хищников на популяции почвенных животных. Обозначена практическая значимость детритной субсидии, связанная с контролем численности растительноядных насекомых.

Глава 2. Основные методы

Точки проведения экспериментов и сбора материала. Сбор материала и эксперименты проведены в шести точках: «Хибины» (Россия, Мурманская область, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, горная тундра), «Белое море» (Россия, Республика Карелия, окрестности Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ, северная тайга), «Малинки» (Россия, Москва, биостанция ИПЭЭ РАН, хвойно-широколиственный лес умеренного пояса), «Глубокое озеро» (Россия, Московская область, биостанция ИПЭЭ РАН, хвойно-широколиственный лес умеренного пояса), «Бидуп» (Вьетнам, национальный парк Бидуп – Нуйба, горный тропический лес и

редколесье) и «Каттъен» (Вьетнам, национальный парк Донгнай (Каттъен), муссонный полулистопадный тропический лес).

Полевые методы и сбор материала. Методы полевых исследований, дизайн экспериментов, характер и объём собранного материала описаны в соответствующих главах.

Изотопный анализ. При исследовании насекомых, вылетающих из почвы (глава 4), и путей поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети с помощью изотопной метки (глава 6) было определено относительное содержание стабильных изотопов углерода (^{13}C и ^{12}C) и азота (^{15}N и ^{14}N) в тканях животных. Для изотопного анализа животных, зафиксированных в спирте, высушивали в сушильном шкафу при $50\text{ }^\circ\text{C}$, образцы растительного материала после сушки измельчали на шаровой мельнице. Сухие образцы взвешивали с точностью до 1 мкг и заворачивали в гильзы из оловянной фольги. Соотношение стабильных изотопов углерода и азота определяли на изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V Plus в сочетании с элементным анализатором Thermo Flash 1112 на базе ЦКП ИПЭЭ РАН. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (δ , ‰).

Статистический анализ. Статистическая обработка проводилась в среде R 4.4.2. Поскольку выборки в большинстве случаев имели распределение, отличное от нормального (тест Шапиро – Уилка, $p < 0,05$), были использованы непараметрические тесты: U-критерий Манна – Уитни и тест Краскела – Уоллиса с последующим тестом Данна (при необходимости – с поправкой Бонферрони). Для определения статистической значимости отличия доли хищников, получивших изотопную метку, от нулевой (глава 6) был использован точный критерий Фишера. В качестве порога статистической значимости во всех случаях использовали значение $p < 0,05$.

Глава 3. Численность, биомасса и разнообразие двукрылых, вылетающих из почвы

Материал и методы. Вылетающие из почвы насекомые были собраны с помощью эмерджентных ловушек, представляющих собой размещённые на почве пирамиды площадью 1 м^2 из чёрной ткани на металлическом каркасе с закреплённой на вершине ёмкостью с фиксатором (рис. 1). Сборы проведены в Хибинах, на Белом море, в Малинках, Бидупе и Каттъене. Сборы в Малинках были многократны (три серии сборов в 2022 и шесть серий в 2023 году), в Каттъене сбор провели дважды (в сухой сезон в 2022 году и во влажный – в 2023), в остальных случаях сборы были однократными. Пойманные насекомые были определены до уровня семейств или отрядов. Двукрылые, составляющие основной по-

ток вылетающих из почвы насекомых, были в дальнейшем определены до родов и видов. В Малинках и на Белом море параллельно с отловом взрослых насекомых были собраны обитающие в почве стадии насекомых. Из почвенных проб животных извлекали с помощью эклекторов Тульгерна по общепринятой методике (Potarov et al., 2022b). Всего собрано 128 проб насекомых из эмерджентных ловушек и 40 почвенных проб, из них выделено соответственно 20542 и 133 особи двукрылых.



Рисунок 1.
Эмерджентная
ловушка
в тропическом
лесу (Катъен).

После таксономического определения двукрылые были высушены и взвешены для определения биомассы сухого вещества. Численность насекомых представлена как число пойманных экземпляров на 1 м^2 за сутки, биомасса – как масса сухого вещества на 1 м^2 за сутки. Для площадок в Малинках, где сборы проводили несколько раз в течение теплого сезона, были рассчитаны численность и биомасса вылетающих из почвы двукрылых за год: для этого средние показатели суточного вылета по всем сборам одного года на площадке умножили на 210 дней (ориентировочная продолжительность сезона вылета принята за семь месяцев, с середины апреля до середины октября).

Результаты и обсуждение. В эмерджентных ловушках были обнаружены представители 11 отрядов насекомых, а также коллемболы и паукообразные. Наибольший вклад в поток биомассы из почвы во всех исследованных экосистемах вносили двукрылые (55–98% всех особей в ловушках). Общее разнообразие двукрылых было велико – 35 семейств, наибольшее число семейств (30) зафиксировано в лесу умеренной зоны в Малинках. Во всех точках в России и в редколесье в Бидупе наиболее обильными по числу особей семействами были

Cecidomyiidae, Phoridae и Sciaridae, что типично для умеренных широт (Frouz, 1999). В тропическом лесу в Бидупе доминировали Ceratopogonidae и Chironomidae, в Катъене – Cecidomyiidae и Sciaridae, а Phoridae были редки.

Данные сборов в Малинках и на Белом море подтверждают относительно более высокую эффективность эмерджентных ловушек в выявлении разнообразия почвенных двукрылых по сравнению с термоэктекторами (рис. 2). Кроме того, доля таксонов, которые удалось определить до вида, была значительно выше в пробах, собранных с помощью ловушек, чем в почвенных пробах. Очевидно, это связано со сложностью морфологического определения личинок двукрылых. Несмотря на многолетнюю историю изучения насекомых и других почвенных животных в Малинках, применение эмерджентных ловушек позволило обнаружить три новых для Европейской России вида двукрылых из семейств Cecidomyiidae (*Camptomyia drymophila*) и Chironomidae (*Gymnometriocnemus brumalis* и *Gymnometriocnemus kamimegavirgus*), что подчёркивает эффективность ловушек для выявления почвенного биоразнообразия.

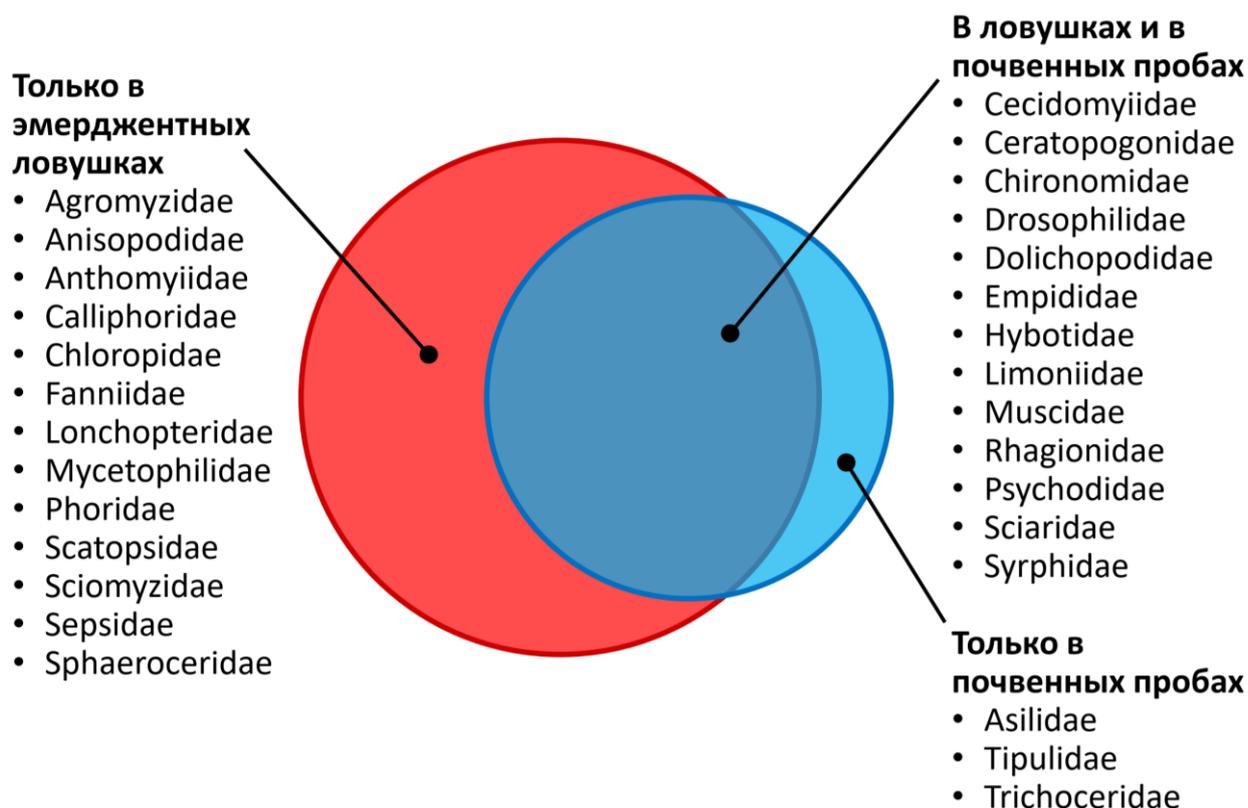


Рисунок 2. Семейства двукрылых, отловленных с помощью эмерджентных ловушек и выделенных из почвенных проб с помощью термоэктекторов (Малинки, 2022 год).

Интенсивность вылета колебалась в широких пределах: максимальные величины варьировали в различных биотопах от 6 до 52 экз. м⁻² сут.⁻¹ (соответственно в горной тундре в Хибинах и в тропическом лесу в Бидупе, рис. 3). Эти значения сопоставимы с предыдущими измерениями (Frouz, 1999; Hövemeyer, 1999; Nielsen, Nielsen, 2007), однако подобное сравнение возможно только для экосистем умеренного климата, поскольку соответствующих данных для горных тундр и тропических лесов мы не обнаружили. В смешанном лесу умеренной зоны интенсивность вылета варьировала в зависимости от сезона от 1 до 35 экз. м⁻² сут.⁻¹ (в апреле-мае и июне-июле соответственно, рис. 4). Согласно оценке, в этом лесу численность вылетающих из почвы двукрылых в пересчёте на весь вегетационный сезон может составлять 1000–3600 экз. м⁻², а биомасса – 130–430 мг с. в. м⁻².

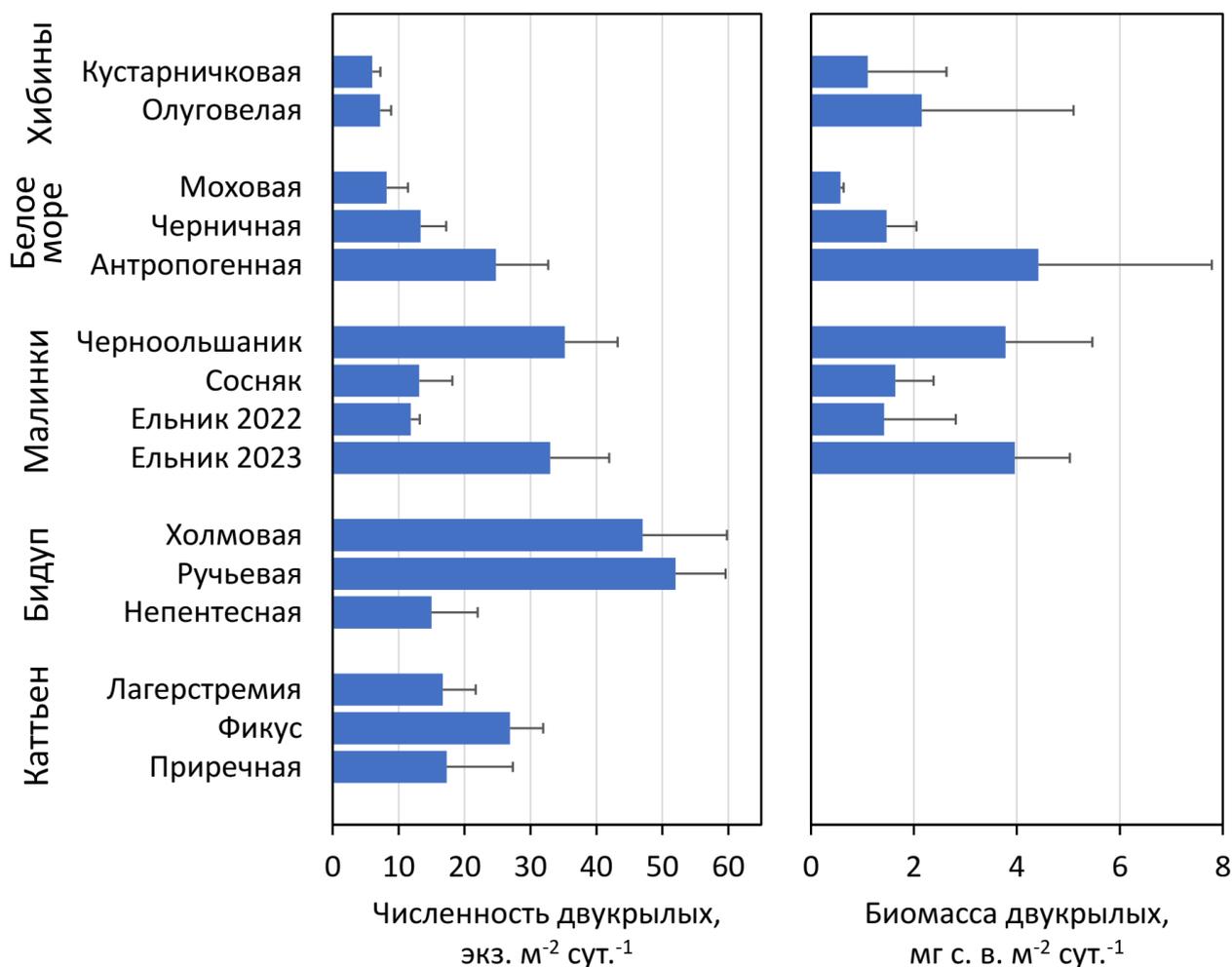


Рисунок 3. Сравнение максимальной суточной численности двукрылых, вылетающих из почвы на экспериментальных площадках в разных природных зонах (средние и стандартные отклонения). На площадках во Вьетнаме (Бидуп и Каттъян) биомасса не была измерена.

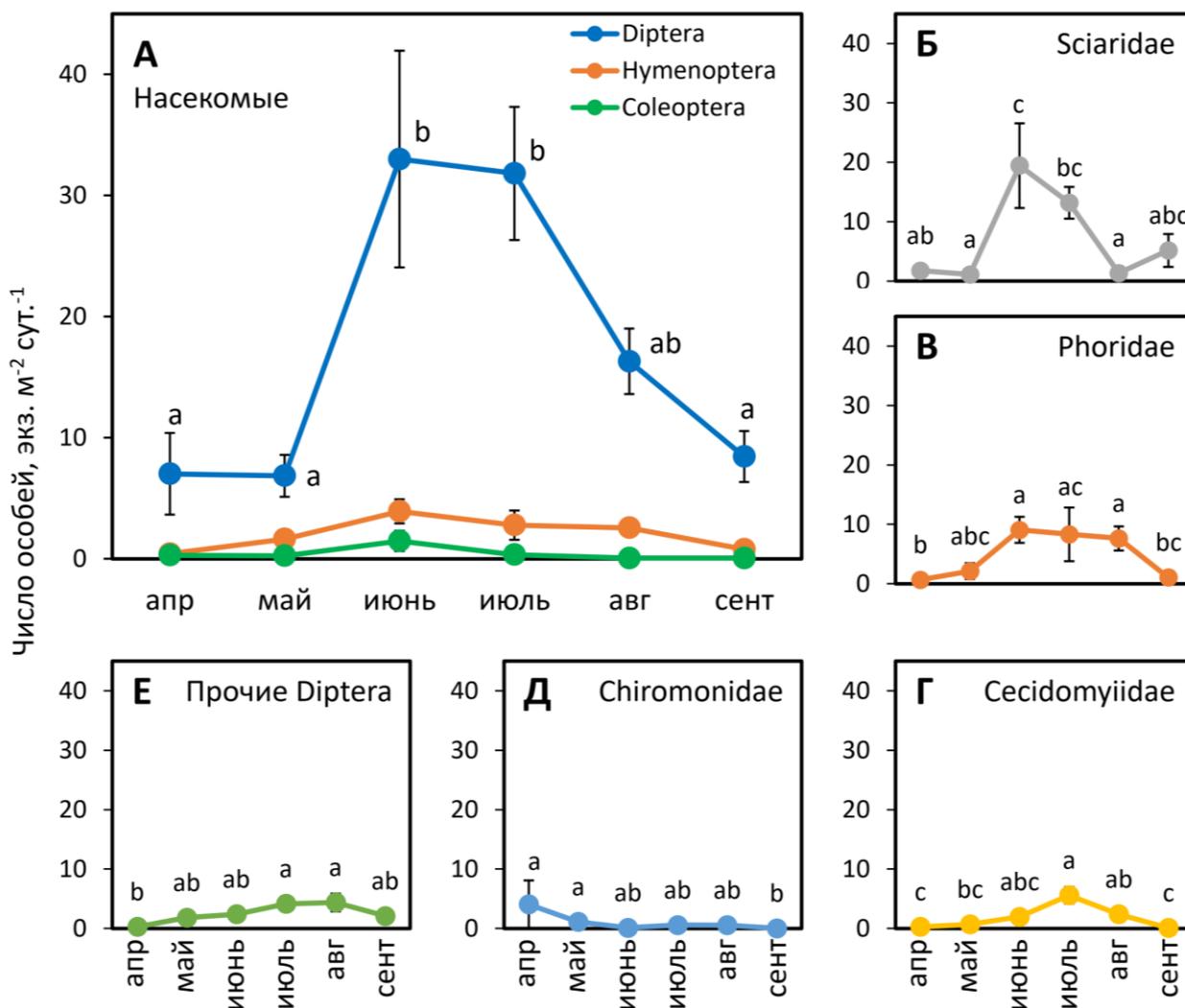


Рисунок 4. Число особей взрослых насекомых (двукрылых, жесткокрылых и перепончатокрылых без учёта Vespidae и бескрылых Formicidae) (А) и различных таксонов двукрылых (Б-Е), пойманных с помощью эмерджентных ловушек на площадке Ельник (Малинки, 2023 год). Средние и стандартные отклонения. Буквы показывают значимые различия между сборами (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

Глава 4. Изотопный состав и трофическая позиция двукрылых, вылетающих из почвы

Материал и методы. Было определено относительное содержание стабильных изотопов углерода (^{13}C и ^{12}C) и азота (^{15}N и ^{14}N) в тканях взрослых двукрылых, вылетающих из почвы в трёх типах леса в Малинках, и в образцах опада. Всего было проанализировано 312 образцов 65 видов двукрылых из 21 семейства и 18 образцов опада (рис. 5).

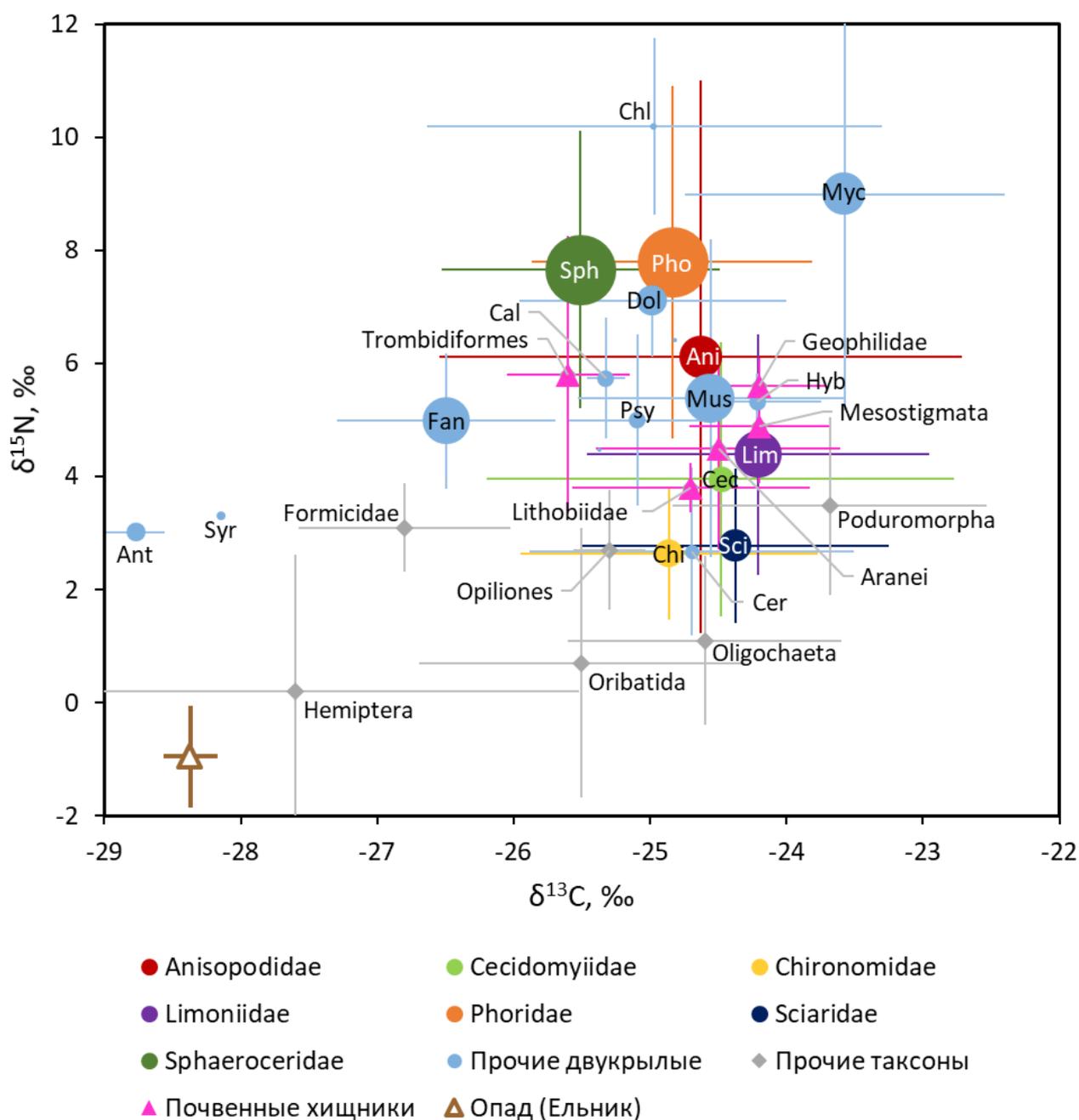


Рисунок 5. Значения $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (средние и стандартные отклонения по семействам) взрослых двукрылых, собранных с помощью эмерджентных ловушек в Малинках в 2022 году. Разными цветами показаны семейства, для которых было проанализировано 15 или более образцов. Размеры кругов пропорциональны суммарной биомассе имаго каждого семейства, пойманных в ходе сборов в Малинках в 2022 году. Изотопный состав других животных (серые и сиреневые маркеры) был определён ранее (Potarov et al., 2016; Rozanova et al., 2024). Обозначения семейств двукрылых: Ant – Anthomyiidae, Cal – Calliphoridae, Cer – Ceratopogonidae, Chl – Chloropidae, Dol – Dolichopodidae, Fan – Fanniidae, Hyb – Hybotidae, Mus – Muscidae, Myc – Mycetophilidae, Psy – Psychodidae, Syr – Syrphidae.

Результаты и обсуждение. Значения $\delta^{13}\text{C}$ вылетающих из почвы двукрылых были типичными для членов детритных пищевых сетей (Potapov et al., 2019b), а значения $\delta^{15}\text{N}$ были относительно высокими и отличались большими диапазонами. Различия в изотопном составе тканей двукрылых оказались велики как между семействами, так и внутри семейств и даже внутри видов, что отражает трофическое разнообразие и пластичность в выборе пищевых объектов их личинками. Наибольшие диапазоны $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были обнаружены у *Phora artifrons* (Phoridae, 2,1‰ и 17,6‰ соответственно), *Sylvicola fenestralis* (Anisopodidae, 6,0‰ и 14,8‰), *Mycetophila fungorum* (Mycetophilidae, 4,2‰ и 11,1‰). Примечательно, что 50% общей биомассы двукрылых приходилось на семейства, средние значения $\delta^{15}\text{N}$ которых превышали 6,5‰ (в первую очередь Sphaeroceridae и Phoridae), что выше, чем у типичных почвенных сапрофагов и беспозвоночных хищников, таких как пауки, гамазовые клещи и геофилы (см. рис. 5). Очень высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ были обнаружены у двукрылых, личинки которых являются хищниками и паразитами, но также и у сапрофагов. Это может быть связано с мицетофагией, копрофагией, питанием живыми или мёртвыми животными, а также с обогащением тканей ^{15}N в процессе метаморфоза (Doi et al., 2007; Tibbets et al., 2008).

В отличие от большинства других почвенных сапрофагов и хищников, взрослые особи многих видов двукрылых покидают почву и могут стать добычей различных наземных хищников. Мы показали, что исходящий из почвы поток двукрылых несёт специфический изотопный сигнал, нетипичный для большинства почвенных сапрофагов и хищников. Эта особенность открывает новые возможности для реконструкции трофических связей между подземными и наземными пищевыми сетями с помощью изотопного анализа.

Глава 5. Оценка частоты нападений наземных хищников на дождевых червей

Материал и методы. Для оценки частоты атак наземных хищников на дождевых червей и сравнения её с частотой атак на наземных фитофагов был использован метод пластилиновых моделей (Roslin et al., 2017). Модели размещали в исследуемых экосистемах на 5–16 дней, после чего анализировали повреждения, оставленные на моделях хищниками. Метод позволяет идентифицировать следы от мандибул, хелицер и колющих органов членистоногих, клювов птиц, зубов млекопитающих и других хищников. Модели (цилиндры длиной 35 мм и диаметром 5 мм) были разделены на две категории: «модели червей», расположенные на поверхности почвы, и «модели гусениц» на растениях (рис. 6). Мы использо-

вали модели двух цветов: зелёные и коричневые, причём и те, и другие были экспонированы как на почве, так и на растениях. Значимой разницы в числе повреждений между коричневыми и зелёными моделями обнаружено не было, поэтому модели обоих цветов были объединены в две группы: «модели дождевых червей» на почве и «модели гусениц» на растениях. Эксперимент проведён в Хибинах, Малинках и Катъене (в сухой и влажный сезоны). Всего было использовано 2208 моделей дождевых червей и 1668 моделей гусениц.



Рисунок 6. Пластилиновые модели. Слева: модель гусеницы (Катъен). Справа: модель дождевого червя со следами укусов млекопитающего (Хибины).

Результаты и обсуждение. Модели дождевых червей получали повреждения не реже, а в ряде случаев значительно чаще, чем модели гусениц, независимо от региона и времени года (рис. 7). В большинстве случаев укусы членистоногих были наиболее распространённым типом повреждения моделей, только среди повреждений моделей червей в Хибинах преобладали следы млекопитающих. Интенсивности атак членистоногих, птиц и млекопитающих на модели дождевых червей соотносились как 60:1:1 в Катъене во влажный сезон, 200:1:15 в Катъене в сухой сезон, 20:1:10 в Малинках и 1:2:10 в Хибинах.

В тропическом лесу уровень атак во влажный сезон был выше, чем в сухой. Частота атак снижалась от тропического леса к умеренным широтам, что согласуется с известными закономерностями (Roslin et al., 2017; Schemske et al., 2009).

Таким образом, мы показали, что наземные хищники активно нападают на крупных почвенных сапрофагов, оказавшихся на поверхности почвы, во всех исследованных экосистемах: наиболее активно в тропическом лесу во влажный

сезон, наименее активно – в лесу умеренного пояса. Интенсивность атак на модели дождевых червей оказалась близка к интенсивности атак на модели гусениц на растениях, а в тропическом лесу значительно превысила её. Результаты подчеркивают значимость подземных ресурсов для наземных хищников, что может быть особенно важным в тропиках.

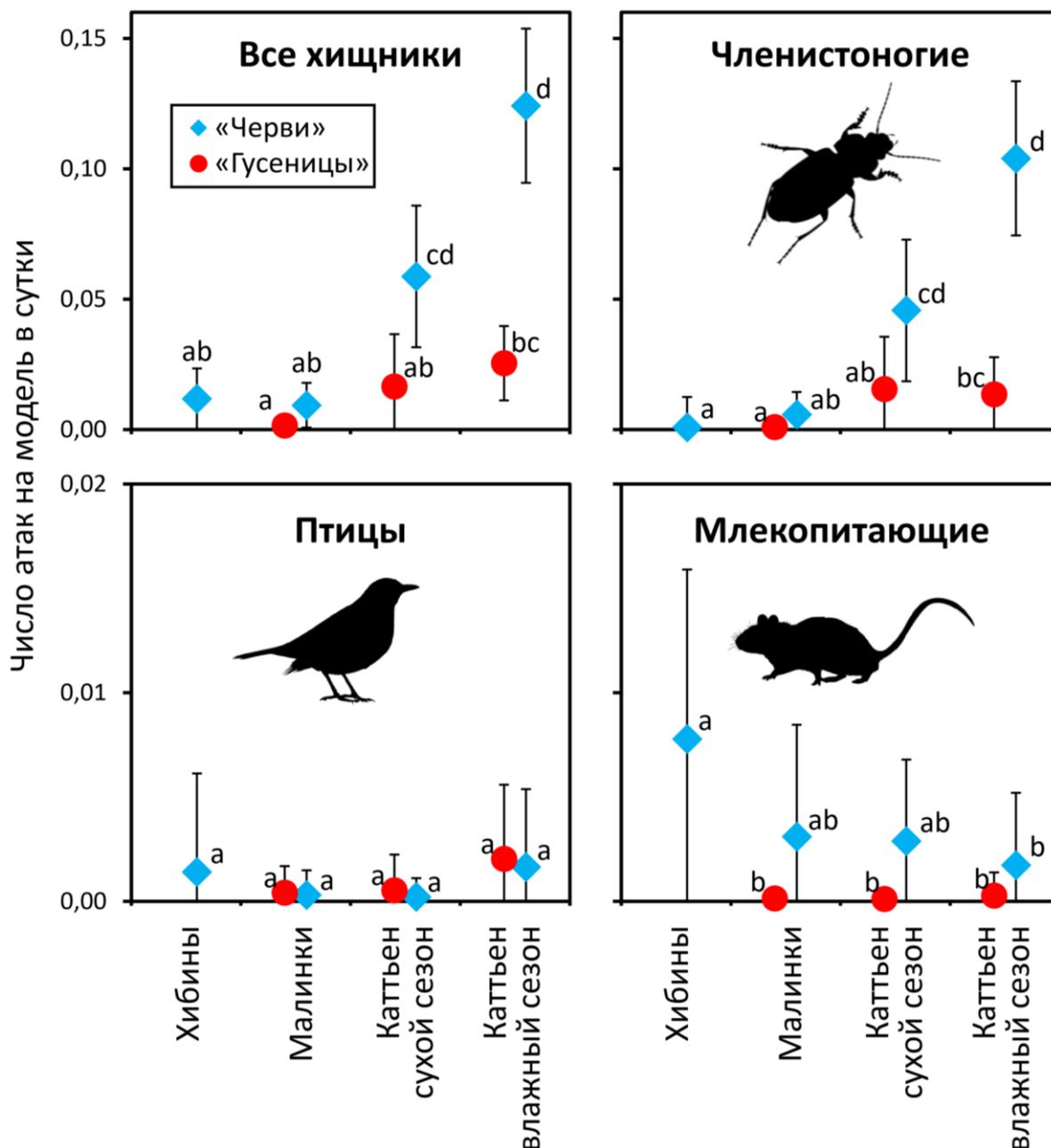


Рисунок 7. Частота атак (средние и стандартные отклонения) на пластилиновые модели, размещённые на поверхности почвы («черви») и на растительности («гусеницы») во всех локациях. Разные буквы указывают на значимые различия (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

Метод пластилиновых моделей обладает некоторыми очевидными ограничениями. Известно, что птицы, млекопитающие и членистоногие нападают на модели из пластилина несколько реже, чем на настоящих гусениц и личинок жуков (Sam et al., 2015; Hertzog et al., 2017), но экспериментальных данных, сравнивающих реакцию хищников на модели и на настоящих дождевых червей, нет. Мы интерпретировали пластилиновые цилиндры на почве как модели дождевых червей, хотя они напоминали и других беспозвоночных, которые часто появляются на поверхности, таких как двупарноногие многоножки.

Глава 6. Интенсивность поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети на примере беспозвоночных хищников-генералистов

Материал и методы. Для оценки вклада детритной субсидии в питание хищников наземного яруса был проведен полевой эксперимент на биостанции ИПЭЭ РАН Глубокое озеро. В почву на изолированных площадках в ноябре 2022 года внесли изотопную метку – стебли и листья кукурузы (растения с C₄-типом фотосинтеза, ткани которого обогащены ¹³C по сравнению с растениями лесной зоны, $\delta^{13}\text{C} = -13,9\text{‰}$) в количестве 3 кг сухого веса на м². Для изоляции экспериментальных площадок в мае 2023 года на них были сооружены конструкции, представлявшие собой кубы размером 2×2×2 м с деревянными рёбрами и сетчатыми гранями (рис. 8). В сентябре, через 127 дней после установки конструкций, животные (двукрылые и хищники) в экспериментальных конструкциях и на контрольных площадках были собраны и зафиксированы в спирте. Животных подстилки и поверхности почвы собирали с помощью ловушек Барбера, просеивания опада и термоэлектродов; пауков, живущих на растениях, собирали вручную; двукрылых ловили с помощью портативного эксгаустера.

Проведён изотопный анализ 133 образцов хищных животных. Измерение изотопного состава животных позволило оценить частоту и интенсивность поступления обогащенного изотопом ¹³C «кукурузного» углерода в тела хищников. Основное внимание было уделено паукам-тенетникам, живущим на растениях, то есть в наземном ярусе.

В ходе анализа отловленные на экспериментальных и контрольных площадках хищные беспозвоночные были разделены на четыре систематические группы: Aranei, Opiliones, Staphylinidae (Coleoptera), Lithobiidae (Lithobiomorpha) – и две экологические группы по типичным средам обитания: наземных («тамнобионты», обитающие на растениях) и почвенных («педобионты и герпетобионты», включая подстилочных и перемещающихся между ярусами). Для

определения хищников, получивших изотопную метку на экспериментальных площадках, мы использовали пороговые значения $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{порог}}$), которые вычисляли для каждой из категорий хищников по формуле

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{порог}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{max контроль}} + 2\text{‰},$$

где $\delta^{13}\text{C}_{\text{max контроль}}$ – максимальное значение $\delta^{13}\text{C}$ для хищников из соответствующей категории на контрольных площадках.

На основании $\delta^{13}\text{C}_{\text{порог}}$ была вычислена доля хищников, получивших изотопную метку, от общего числа хищников в каждой категории (см. рис. 8).

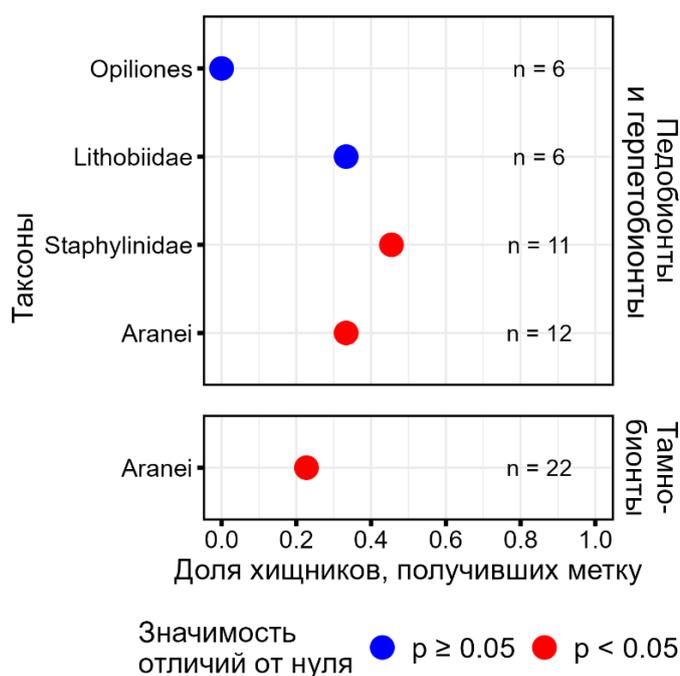
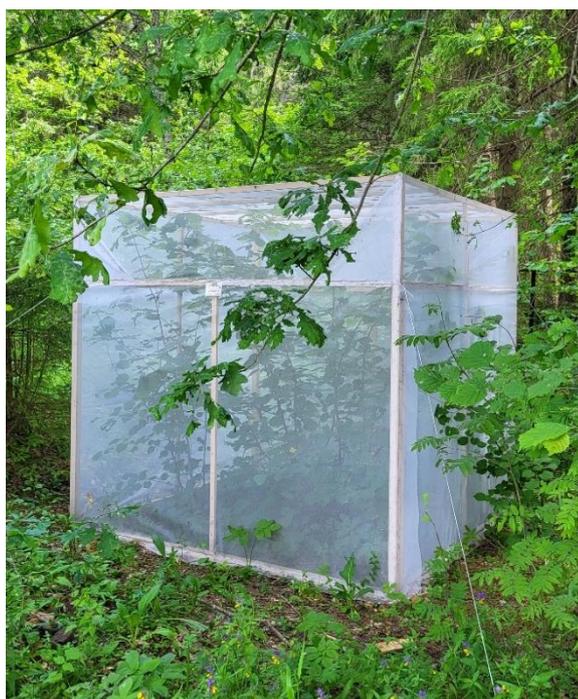


Рисунок 8. Эксперимент с внесением изотопной метки на Глубоком озере. Слева: одна из экспериментальных конструкций в лесу. Справа: доля хищников, получивших метку, от числа всех собранных хищников на экспериментальных площадках. Значимость отличия доли от нулевой (точный критерий Фишера) указана цветом маркеров.

Для хищников с экспериментальных площадок было вычислено ориентировочное соотношение количества углерода, происходящего из добавленной в почву кукурузы и из местных растений. Для этого была использована модель смешивания:

$$\alpha = (\delta^{13}\text{C}_{\text{хищн}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг2}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг1}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг2}}),$$

где α – доля углерода «кукурузного происхождения» от общего количества углерода в теле хищника, $\delta^{13}\text{C}_{\text{хищн}}$ – измеренное значение $\delta^{13}\text{C}$ хищника, $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг1}}$ – предполагаемое значение $\delta^{13}\text{C}$ сапрофага, питавшегося внесённой кукурузой, $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг2}}$ – предполагаемое значение $\delta^{13}\text{C}$ животного, питавшегося естествен-

ным местным растительным материалом. Значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг1}}$ было принято равным -11‰ , значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг2}}$ – равным -27‰ на основании экспериментальных данных (Potapov et al., 2013).

Результаты и обсуждение. Внесённая в почву метка была обнаружена в сравнимом количестве как у хищников, обитающих в почве и на её поверхности, так и у пауков-тенетников, обитающих в травяном и кустарниковом ярусе. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ на экспериментальных и контрольных площадках статистически значительно различались у всех групп хищников, кроме сенокосцев (рис. 9).

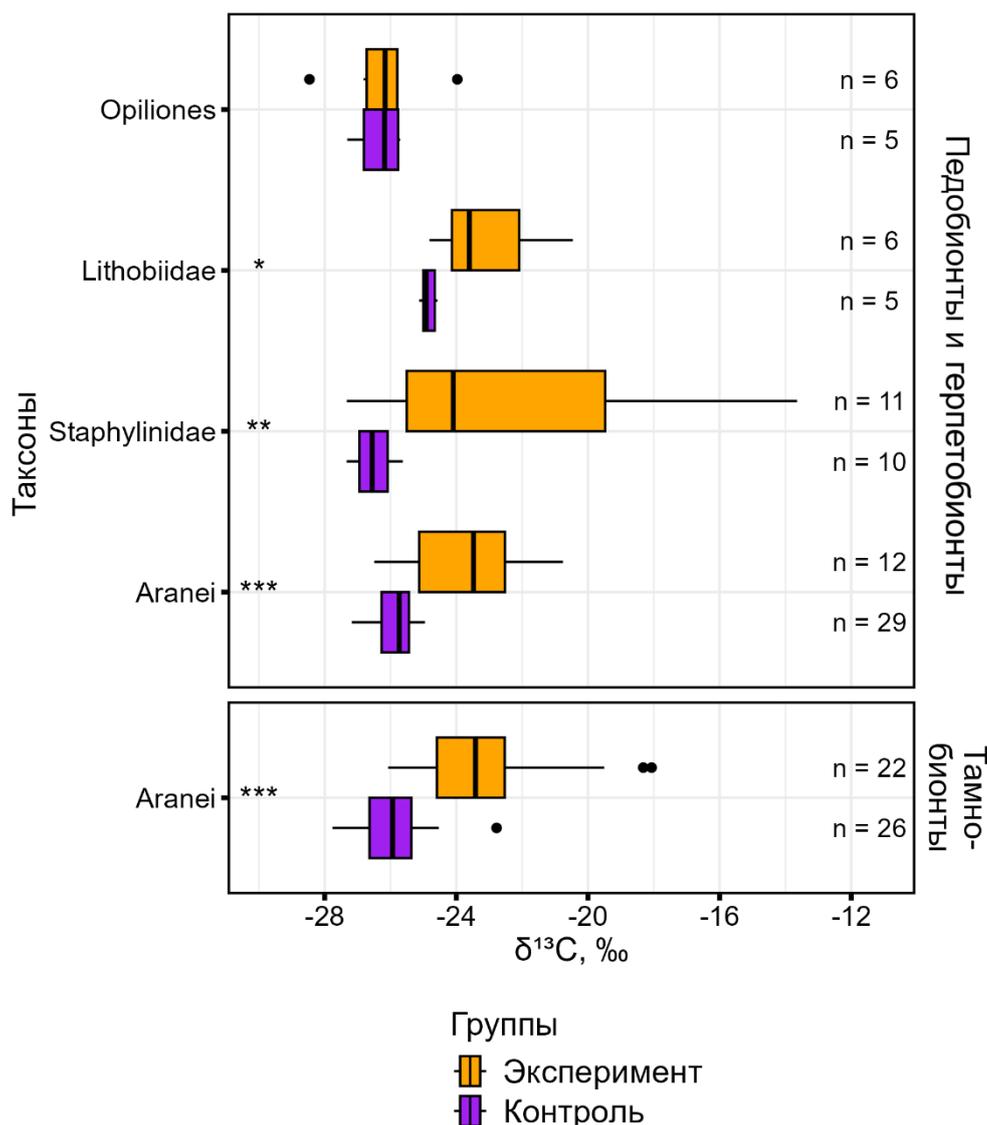


Рисунок 9. Значения $\delta^{13}\text{C}$ хищников, собранных на экспериментальных (с внесением изотопной метки – кукурузы) и контрольных (без метки) участках. Показаны медианы, квартили 1 и 3, диапазон без выбросов и выбросы. Хищники разделены на таксоны и группы по среде обитания. Значимость различий контрольных и экспериментальных групп, U-критерий Манна – Уитни: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Доля пауков (как почвенных, так и наземных) и стафилинид, получивших метку, варьировала от 20% до 50% и значимо отличалась от нулевой (см. рис. 8). Согласно оценке, медианное значение доли кукурузного углерода в телах наземных пауков-тенетников составляло примерно 20%, а в отдельных случаях превышало 50% (рис. 10). Углерод кукурузы, внесенный на экспериментальные площадки, составлял небольшую часть (не более трети) всего углерода почвы, включая растительный опад на её поверхности, поэтому наши оценки доли «детритного» вещества в телах пауков существенно занижены. Прямое масштабирование невозможно, но, учитывая, что доля кукурузного углерода в телах многих хищников превышала четверть, есть все основания полагать, что связанные с почвой ресурсы составляют не менее 50% добычи наземных пауков в исследованной экосистеме.

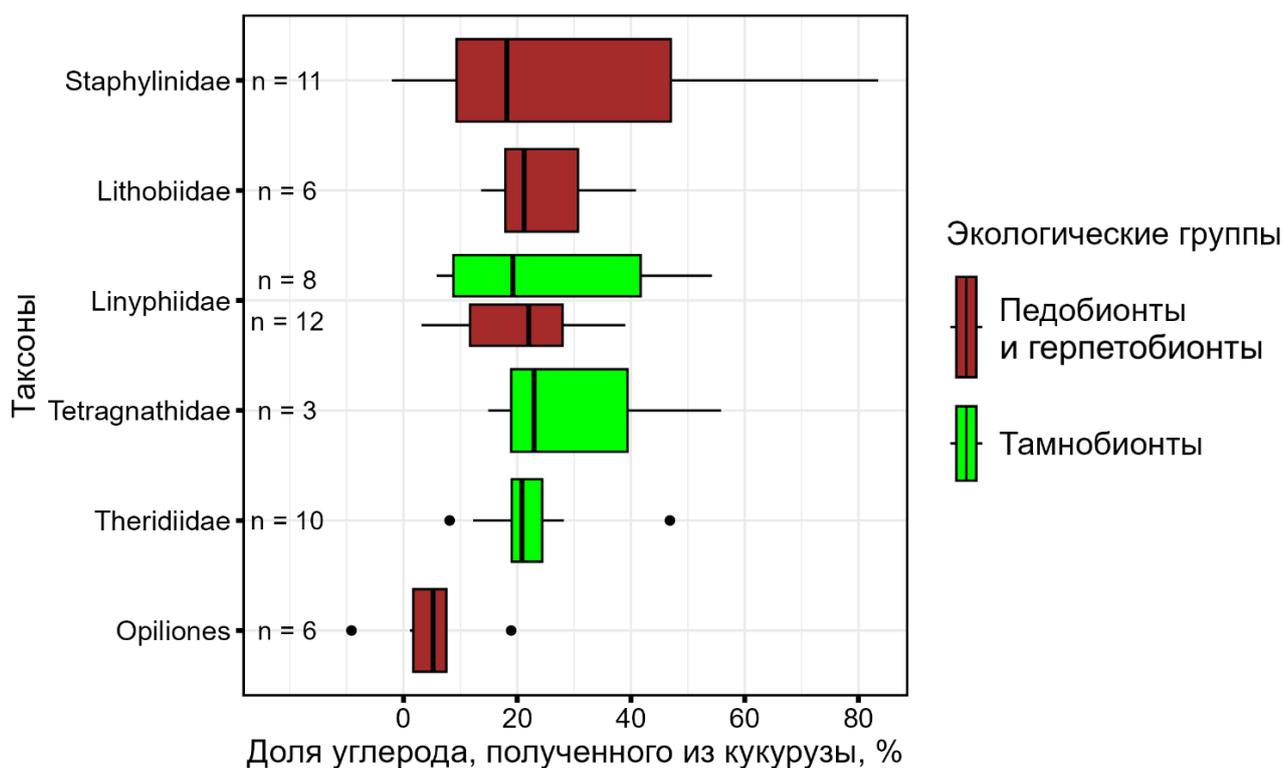


Рисунок 10. Доля «кукурузного» углерода в телах хищников с экспериментальных площадок. Показаны медианы, 1 и 3 квартили, диапазон без выбросов и выбросы. Хищники разделены по семействам (кроме сенокосцев), цветом показаны экологические группы по преимущественным средам обитания.

Заключение

Необходимость учёта потока вещества и энергии в виде животных, перемещающихся из почвенной среды в наземную, лишь относительно недавно стала активно обсуждаться. Попытки интегрировать модели пищевых сетей двух ярусов имеются, но носят в основном теоретический характер (Jochum, Eisenhauer, 2022; Potapov, 2022). Наша работа даёт количественные оценки интенсивности некоторых процессов, связывающих почвенный и наземный ярусы, и приближает понимание функциональной роли детритной субсидии в разных экосистемах. В частности, мы обнаружили феномен обогащения вылетающих из почвы двукрылых тяжёлым азотом (^{15}N), который можно использовать для оценки доли почвенных ресурсов в питании наземных насекомоядных хищников.

Выводы

1. Во всех исследованных экосистемах среди вылетающих из почвы насекомых доминируют двукрылые. В горной тундре, тайге, широколиственно-хвойном лесу умеренной зоны и горном тропическом редколесье наиболее обильными по числу особей семействами были Cecidomyiidae, Phoridae и Sciaridae, в горном тропическом лесу доминировали Ceratorogonidae и Chironomidae, в муссонном тропическом лесу – Cecidomyiidae и Sciaridae.

2. Применение эмерджентных ловушек повышает эффективность выявления разнообразия развивающихся в почве насекомых. Обнаружено три новых для Европейской России вида двукрылых из семейств Cecidomyiidae и Chironomidae.

3. Максимальная зафиксированная интенсивность вылета двукрылых из почвы варьирует от 6 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ (горная тундра) до 52 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ (горный тропический лес). В лесу умеренной зоны пик вылета приходится на июнь-июль, оценочный суммарный вылет составляет 1000–3600 экз. м^{-2} в год и 130–430 мг с. в. м^{-2} в год.

4. Вылетающие из почвы двукрылые имеют характерный изотопный состав азота: половина их биомассы приходится на семейства со средними значениями $\delta^{15}\text{N}$ более 6,5‰, т.е. на 2–3‰ выше, чем у типичных почвенных хищников. Специфический изотопный состав вылетающих из почвы двукрылых может быть использован для реконструкции путей переноса вещества между ярусами экосистем.

5. Наземные хищники, в первую очередь членистоногие, активно повреждают модели детритофагов (дождевых червей) на поверхности почвы. Интенсивность атак на модели дождевых червей сопоставима с интенсивностью атак на модели гусениц (наземных фитофагов) и в ряде случаев превышает её. Это

говорит о способности наземных хищников осваивать пищевые ресурсы почвенного происхождения наравне с ресурсами растительного яруса.

6. Наибольшая интенсивность атак хищников наблюдалась в тропическом лесу во влажный сезон (в среднем 0,12 повреждений на модель дождевого червя в сутки), наименьшая – в умеренном лесу (0,01 повреждения в сутки).

7. С помощью изотопной метки экспериментально показано, что по меньшей мере 20% хищников наземного яруса (пауков-тенетников) в лесу умеренного пояса регулярно получают детритную субсидию, причём доля углерода детритного происхождения в их питании составляет по крайней мере 40–56%.

Благодарности

Приношу глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. А.В. Тиуну за всестороннюю помощь в подготовке и осуществлении работы и к.б.н. С.М. Цурикову (ИПЭЭ РАН) за разработку эмерджентных ловушек и экспериментальных конструкций на озере Глубоком, а также проведение изотопного анализа и замечания, высказанные в ходе подготовки работы. Благодарю И.В. Сотникова (ИПЭЭ РАН), который участвовал в полевых работах и с которым мы провели все экспедиции во Вьетнаме и в Хибинах. Большую помощь оказали О.Л. Розанова и Б.Д. Ефейкин (ИПЭЭ РАН), к.б.н. А.Г. Зуев и А.И. Зуева (Senckenberg Museum of Natural History), В.А. Мохнаткин (МГУ). Выражаю благодарность д.б.н. К.Б. Гонгальскому, к.б.н. А.В. Уварову, к.б.н. О.Б. Макаровой, д.б.н. А.Б. Савинецкому (ИПЭЭ РАН) и другим коллегам, которые высказывали свои замечания при подготовке этой работы. Определение двукрылых и пауков стало возможно благодаря любезной помощи д.б.н. М.Г. Кривошеиной и к.б.н. А.В. Танасевича (ИПЭЭ РАН), а также к.б.н. Н.Е. Вихрева, Д.И. Гаврюшина, к.б.н. А.Л. Озерова и д.б.н. А.И. Шаталкина (Зоологический музей МГУ), д.б.н. И.Я. Гричанова (ВИЗР), д.б.н. Н.П. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН), к.б.н. А.В. Полевого (ИЛ КарНЦ РАН), к.б.н. И.В. Шамшева (ЗИН РАН). Изотопный анализ и подготовка образцов к нему проведены в ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН. Я благодарен коллегам, помогавшим нам в экспедициях в России и Вьетнаме: Е.И. Копеиной (ПАБСИ КНЦ РАН), к.б.н. И.В. Палько, Nguyễn Trung Đức (Российско-Вьетнамский тропический центр), д.б.н. А.Б. Цетлину (МГУ). Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-14-00363.

Список опубликованных работ по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК

1. Krivosheina M.G., **Vinogradov D.D.**, Tsurikov S.M., Zuev A.G., Sotnikov I.V. New registrations of some rare species of the genus *Gymnometriocnemus* Edwards, 1932 (Diptera: Chironomidae) // Russian Entomological Journal. 2023. V. 32. № 2. P. 239-242.
2. **Vinogradov D.D.**, Sotnikov I.V., Tiunov A.V. Plasticine models confirm high predator pressure on surfaced earthworms in different ecosystems // Applied Soil Ecology. 2024. V. 202. Art. 105594.
3. Sotnikov I.V., **Vinogradov D.D.**, Mazakina V.V., Tsurikov S.M., Krivosheina M.G. New report of a rare species of the gall midge from the genus *Camptomyia* Kieffer, 1894 (Diptera: Cecidomyiidae) // Russian Entomological Journal. 2024. V. 33. № 3. P. 397-400.
4. **Vinogradov D.D.**, Krivosheina M.G., Sotnikov I.V., Tsurikov S.M., Zuev A.G., Rozanova O.L., Tiunov A.V. Diversity, abundance and stable isotope composition of winged Diptera (Insecta) emerging from temperate forest soil // Pedobiologia – Journal of Soil Ecology. 2026. V. 114. Art. 151123.

Публикации в других изданиях

1. Тиунов, А.В., **Виноградов Д.Д.** Насекомые как связующее звено между подземными и наземными пищевыми сетями / XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22-26 августа 2022 г. Тезисы докладов. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2022. С. 5.
2. **Vinogradov, D.D.**, I.V. Sotnikov, A.V. Tiunov. Plasticine model experiment indicates high predator pressure on surfaced earthworms / XIX International Colloquium on Soil Zoology (ICSZ) and the XVI International Colloquium of Apterygota (ICA). Cape Town, South Africa, 26-30 August 2024. 2024. P. 131.
3. Tiunov, A.V., **Vinogradov, D.D.**, Rozanova, O.L. Up the down staircase: Trophic links between belowground and aboveground food webs / XIX International Colloquium on Soil Zoology (ICSZ) and the XVI International Colloquium of Apterygota (ICA). Cape Town, South Africa, 26-30 August 2024. 2024. P. 128.
4. **Виноградов Д.Д.**, Сотников, И.В. Определение путей поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети с помощью изотопной метки / Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы X Всероссийской научно-технической конференции 21-23 мая 2025 г. / Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2025. С. 428-430.