

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

На правах рукописи

Виноградов Дмитрий Дмитриевич

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

Специальность: 1.5.15 – «экология» (Биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН
Тиунов Алексей Владимирович

Москва – 2026

Оглавление

| | |
|--|-----|
| Введение..... | 4 |
| Глава 1. Обзор литературы..... | 10 |
| 1.1. Общие положения и масштаб явления детритной субсидии..... | 10 |
| 1.2. Методы изучения детритной субсидии..... | 16 |
| 1.3. Вылет насекомых из почвы..... | 24 |
| 1.4. Питание наземных хищников дождевыми червями..... | 33 |
| 1.5. Питание наземных хищников почвенными членистоногими..... | 43 |
| 1.6. Влияние детритной субсидии на наземные сообщества и практическая значимость этого явления | 49 |
| Глава 2. Основные методы..... | 53 |
| 2.1. Точки проведения экспериментов и сбора материала..... | 53 |
| 2.2. Полевые методы и сбор материала | 59 |
| 2.3. Изотопный анализ..... | 61 |
| 2.4. Статистический анализ..... | 62 |
| Глава 3. Численность, биомасса и разнообразие двукрылых, вылетающих из почвы..... | 63 |
| 3.1. Материал и методы..... | 63 |
| 3.2. Результаты..... | 66 |
| 3.3. Обсуждение..... | 77 |
| Глава 4. Изотопный состав и трофическая позиция двукрылых, вылетающих из почвы.... | 90 |
| 4.1. Материал и методы..... | 91 |
| 4.2. Результаты..... | 92 |
| 4.3. Обсуждение..... | 92 |
| Глава 5. Оценка частоты нападений наземных хищников на дождевых червей..... | 100 |
| 5.1. Материал и методы..... | 100 |
| 5.2. Результаты..... | 105 |
| 5.3. Обсуждение..... | 110 |
| Глава 6. Интенсивность поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети на примере беспозвоночных хищников-генералистов..... | 112 |
| 6.1. Материал и методы..... | 112 |
| 6.2. Результаты..... | 116 |
| 6.3. Обсуждение..... | 120 |
| Заключение..... | 123 |
| Список литературы..... | 126 |

| | |
|--|-----|
| Приложения..... | 146 |
| Приложение 1. Численность и биомасса членистоногих, пойманных с помощью эмерджентных ловушек..... | 147 |
| Приложение 2. Экологические группы двукрылых..... | 171 |
| Приложение 3. Результаты изотопного анализа..... | 175 |

Введение

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. Пищевые сети почвы (в основном детритные) и наземно-воздушной среды (в основном пастбищные) традиционно изучаются по отдельности, хотя они соединены многочисленными трофическими 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., 2019), однако существует и противоположно направленный, восходящий поток вещества из почвенного яруса в наземный. В большинстве сухопутных экосистем детритные 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. Биомасса может переходить из почвенных пищевых сетей в наземные различными путями, например в виде насекомых с почвенными личинками или дождевых червей, поедаемых птицами.

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 растительного яруса, 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 (согласно Halaj, Wise, 2002). Явление детритной субсидии очень распространено и имеет высокую практическую значимость. Детритная субсидия обеспечивает весьма значительную долю потока вещества и энергии, осваиваемых наземными пищевыми сетями (Hairston, Hairston, 1993; Xu, Shang, 2016). Она способна повышать численность хищников-генералистов, которые влияют и на популяции фитофагов наземно-воздушной среды (Riggi, Vommarco, 2019; Yi et al., 2025).

Несмотря на очевидную функциональную важность, связи между почвенными и наземными пищевыми сетями изучены слабо. Количественные данные фрагментарны и не систематизированы; 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 два ключевых феномена. Во-первых, это смена среды обитания животными, например вылет крылатых взрослых насекомых, личиночное развитие которых протекает в почве. Эти животные выносят из почвы биомассу, сформированную преимущественно в детритных пищевых сетях, которая поступает в

наземные пищевые сети. Во-вторых, связующим звеном почвенных и наземных пищевых сетей служат наземные хищники широкого спектра питания (насекомые, пауки, рептилии, насекомоядные птицы и др.), потребляющие членов как пастбищных, так и детритных пищевых сетей.

Среди вылетающих из почвы насекомых обычно доминируют двукрылые. Интенсивность их вылета в наземно-воздушную среду достигает сотен или тысяч особей (обычно 500-4000) и десятых долей грамма (сухого веса) на 1 м² поверхности почвы в год (Frouz, 1999; Hövemeyer, 1999; Nielsen, Nielsen, 2007). Личинки двукрылых в почве являются одними из самых обильных и разнообразных представителей макрофауны, достигая плотности сотен или тысяч особей на 1 м² (Frouz, 1999). Встречаются и другие обильные таксоны насекомых, вылетающие из почвы, такие как цикады и термиты. Несмотря на повсеместную распространённость явления, разнообразие и обилие насекомых, вылетающих из почвы, подробно изучено лишь в отдельных экосистемах, в основном умеренного и субтропического климата; данные для России и Вьетнама, по видимому, отсутствуют.

Для исследования трофических отношений различных организмов широко применяется изотопный анализ – измерение соотношений изотопов ¹³C/¹²C и ¹⁵N/¹⁴N в тканях животных (Тиунов, 2007). Этот метод даёт возможность определить трофический уровень животных и осваиваемые ими ресурсы. Субсидия, которую вылетающие из почвы насекомые поставляют в наземные пищевые сети, может отличаться по изотопному составу от вещества наземного происхождения, что позволило бы в перспективе с помощью изотопного анализа детектировать детритный компонент в питании наземных животных. Другой возможный подход, связанный с изотопным анализом, состоит в использовании искусственной метки. Внесение в почву вещества с известным и отличающимся от естественного изотопным составом позволяет не только определить круг хищников, в рационе которых присутствуют детритофаги из почвы, но и оценить долю вещества детритного происхождения в их тканях.

Другой важный элемент, связывающий наземный и подземный ярус экосистем, – почвенные животные, в первую очередь дождевые черви, которые становятся жертвами наземных хищников, передавая им таким образом накопленную в детритных пищевых сетях энергию. Некоторые хищники способны самостоятельно извлекать червей из грунта, другие полагаются на выходящих на поверхность особей. Питание дождевыми червями играет важную роль в жизни самых разных животных, таких как дрозды, барсуки, лисы или саламандры. Судя по разнообразию хищников, потребляющих почвенных животных, такой путь переноса биомассы важен и широко распространён, однако количественные оценки его масштабов скудны. Для оценки способности наземных хищников осваивать почвенные ресурсы предлагается сравнить частоту нападений хищников на жертв на почве и на растениях (в наземном ярусе).

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

Цель работы. Выявить пути и оценить интенсивность поступления детритной субсидии 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 лесу умеренной зоны и тропическом лесу выше, чем на наземных фитофагов, что подчёркивает важность почвенных ресурсов для наземных хищников. Метод изотопной метки впервые применён для изучения путей распространения детритной субсидии в широколиственно-хвойном лесу умеренной зоны, оценён вклад углерода почвенного происхождения в питание наземных хищников – пауков.

Теоретическая и практическая значимость работы. Детритные (почвенные) и пастбищные (наземные) пищевые сети в большинстве классических моделей рассматриваются отдельно. В результате в большинстве моделей почвенных пищевых сетей отсутствуют живущие в

наземно-воздушной среде потребители крупных сапрофагов, накапливающих значительную биомассу (Potapov et al., 2021). Это искажает представления о механизмах регуляции детритных пищевых сетей. Аналогичным образом модели пастбищных пищевых сетей недооценивают поступление ресурсов из почвенного яруса. Исследование непосредственных трофических связей между наземным и почвенным ярусами экосистем позволяет приблизиться к лучшему пониманию распределения потоков вещества и энергии в сообществах.

Поступление вещества из детритных пищевой сетей в наземные, то есть детритная субсидия, имеет практическое значение для контроля численности сельскохозяйственных вредителей. Субсидия может повышать 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 противоречивы. Результаты диссертационного исследования расширяют представления о распространенности 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. Для оценки интенсивности вылета двукрылых насекомых из почвы были использованы эмерджентные ловушки. Методами масс-спектрометрии определён изотопный состав углерода и азота тканей имаго двукрылых, вылетающих из почвы. Для оценки интенсивности нападений наземных животных на дождевых червей в сравнении с гусеницами 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. Большинство исследований было проведено в четырёх экорегионах: в горной тундре (ПАБСИ им. Н.А. Аврорина, Мурманская обл.), северной тайге (ББС им. Н.А. Перцова МГУ, Карелия), смешанных широколиственно-хвойных лесах умеренной зоны (биостанции ИПЭЭ РАН «Малинки» и «Глубокое озеро» (Москва и Московская область), тропических лесах (национальные парки Бидуп – Нуйба и Катъен, Вьетнам). Статистический анализ выполнен в среде R и с помощью специализированного программного обеспечения.

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%.

Степень достоверности и 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 коллоквиум по почвенной зоологии (ЮАР, Кейптаун, 2024); X Всероссийской научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (Санкт-Петербург, 2025).

Благодарности. Выполнение этого исследования было бы невозможно без постоянной помощи и поддержки моих коллег и друзей. Приношу глубокую признательность 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 за три года. Также в работе принимали участие О.Л. Розанова и Б.Д. Ефейкин (ИПЭЭ РАН), к.б.н. А.Г. Зувев 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 и Nguyễn Trung Đức (Российско-Вьетнамский тропический центр), д.б.н. А.Б. Цетлину (МГУ).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-14-00363.

Глава 1. Обзор литературы

В данной главе обобщаются имеющиеся на текущий момент данные о трофических связях между почвенными и наземными животными. Очерчен круг обсуждаемых явлений, обозначена их значимость, описаны методы, позволяющие изучать перенос вещества и энергии из почвы в наземную среду. Особое внимание уделено вылету насекомых из почвы и потреблению почвенных животных наземными хищниками.

1.1. Общие положения и масштаб явления детритной субсидии

Основная часть первичной продукции сухопутных экосистем поступает в почву и разлагается почвенными организмами (рисунок 1.1). Мощность детритных пищевых сетей почвы (так называемого «бурого канала») превосходит мощность наземных пастбищных сетей («зелёного канала») как минимум в разы, а чаще – на порядки (Xu, Shang, 2016). Например, в лесах умеренного пояса фитофаги усваивают лишь около 1% чистой продукции растений, в степях и саваннах – несколько процентов (Hairston, Hairston, 1993). Хотя животные вносят относительно маленький вклад в общее дыхание почвенных гетеротрофов (2-5% по расчётам Petersen & Luxton, 1982), оценки показывают, что количество вещества и энергии, проходящих через почвенных животных, в разы превосходит соответствующие показатели наземных фитофагов (Hairston, Hairston, 1993; Yi et al., 2025).

Биомасса животных из разных сред соотносится похожим образом: так, глобальная биомасса всех почвенных многоклеточных животных оценивается как 300-400 МтС (мегатонн углерода), из которых около 200 МтС составляют кольчатые черви и 100-200 МтС (по разным оценкам) – членистоногие (другие группы вносят несравнимо меньший вклад), в то время как в наземной среде биомасса членистоногих оценивается как 25-100 МтС, а биомасса других групп, включая неодомашенных позвоночных, на несколько порядков меньше (Bar-On et al., 2018; Rosenberg et al., 2023). Похожие соотношения наблюдаются не только в глобальном масштабе, но и в отдельных экосистемах. Так, во влажном тропическом лесу на Суматре (Индонезия) суммарный поток энергии через наземных животных составил 22 ± 10 мВ м⁻² (милливатт на квадратный метр, среднее и стандартное отклонение), а средняя общая биомасса наземных животных – $0,8 \pm 0,6$ г ж. в. (живого веса) м⁻², тогда как для почвенных и подстилочных животных (кольчатых червей и членистоногих) эти показатели равнялись 296 ± 126 мВ м⁻² и $9,5 \pm 7,1$ г ж. в. м⁻² (Potapov et al., 2024).

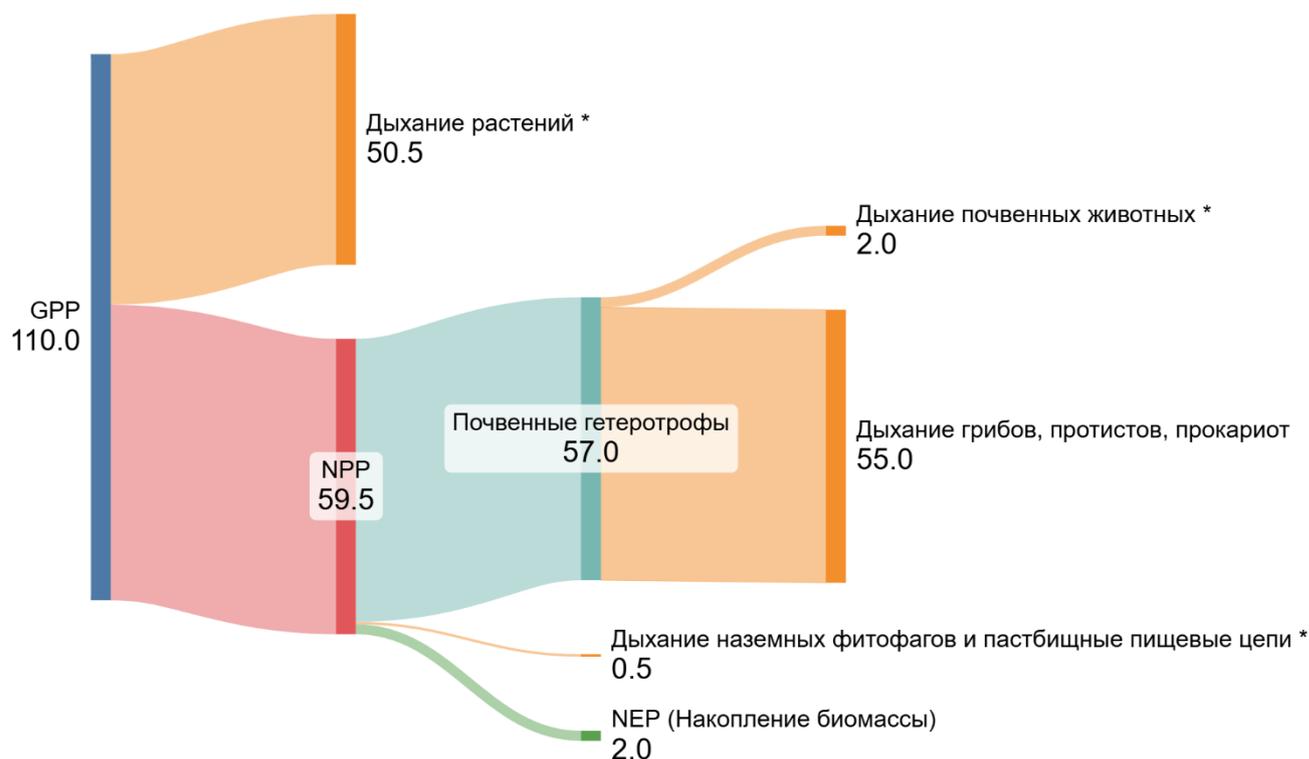


Рисунок 1.1. Продукция и дыхание в сухопутных экосистемах в масштабах Земли (гигатонны углерода в год). GPP – валовая первичная продукция, NPP – чистая первичная продукция. Источники: Hairston & Hairston (1993), Petersen & Luxton (1982), Xu et al. (2016).

* Величины, примерные оценки для которых получены нами на основании других показателей. Дыхание растений рассчитано как разность между GPP и NPP, дыхание почвенных животных – по его известной доле от дыхания всех почвенных гетеротрофов, дыхание наземных фитофагов и членов пастбищных пищевых – по известной доле от NPP.

Многие классические и даже недавние модели почвенных пищевых сетей были ограничены рассмотрением сообщества почвенных беспозвоночных (Geisen et al., 2019; Hunt et al., 1987) – в них не был учтён и явно обозначен исходящий поток вещества и энергии в виде живых организмов, покидающих почву. В результате этого в схеме трофических связей возникают тупиковые ветви, обычно завершающиеся крупными сапротрофными организмами, для которых в почве не находится соответствующей группы хищников. Примером может быть работа Rotarov et al. (2021), в которой оценены энергетические потоки, проходящие через разные размерные компартменты почвенных пищевых сетей (рисунок 1.2). На правом конце шкалы масс наблюдается очевидный разрыв между энергетическими потоками, проходящими через сапрофагов и хищников, особенно в широколиственном лесу. Таким образом, существует некоторый избыток энергии, аккумулированный в самых крупных почвенных сапрофагах (двупарноногих многоножках, мол-

люсках, но прежде всего дождевых червях). Однако многочисленные прямые наблюдения предполагают, что эта энергия по крайней мере частично покидает почву, встраиваясь в наземные пищевые сети (Potapov et al., 2022a; Potapov, 2022; Wolkovich et al., 2014).

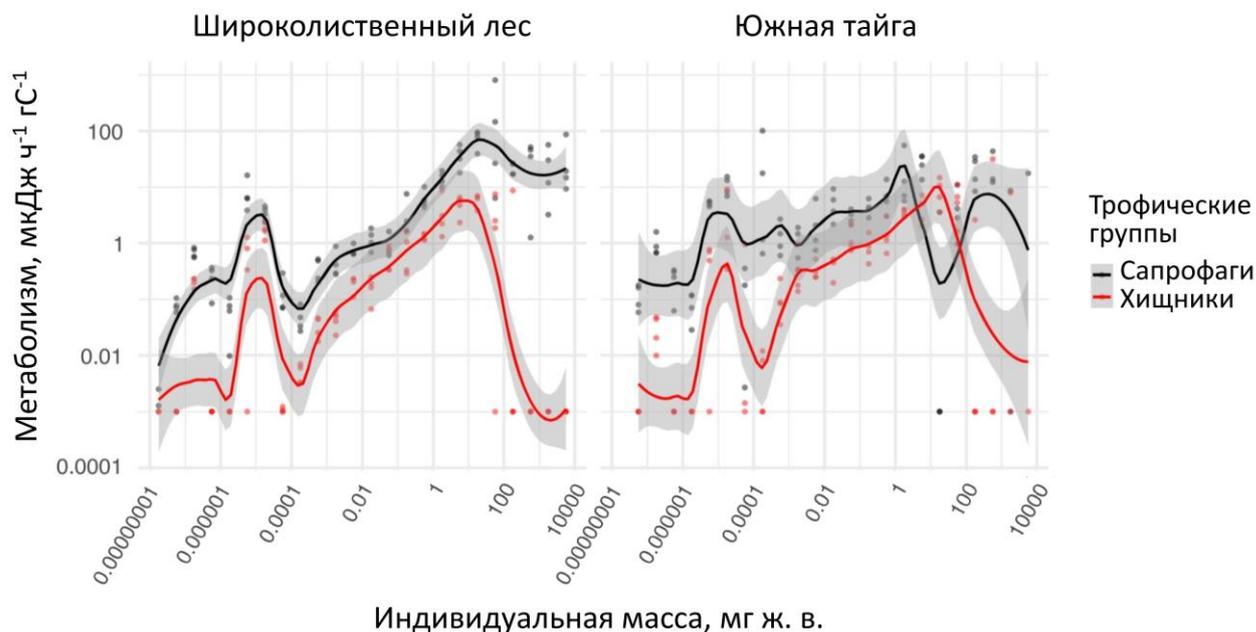


Рисунок 1.2. Спектры использования энергии почвенной фауной (Potapov et al., 2021).

Почвенный и наземный (наземно-воздушный) ярусы экосистем неразрывно связаны. Во-первых, ключевым связующим звеном служат растения, постоянно обитающие в двух средах. Вещество и энергия поглощаются и высвобождаются растением в двух различных подсистемах, перемещаются по растению и пересекают границу между почвой и наземной средой. Опосредованные растениями взаимодействия наземных и почвенных организмов активно изучались в последние десятилетия (Bardgett, 2025; Scheu, 2001; Wardle et al., 2004). Например, почвенные фитофаги (личинки жуков, нематоды) могут влиять на продуктивность растений в наземной среде, а наземные хищники (божьи коровки, муравьи) могут влиять на продуктивность почвенных частей растений (рисунок 1.3, А) (Sitvarin et al., 2016).

Во-вторых, организмы или их части могут перемещаться между ярусами экосистемы. К этой категории процессов можно отнести как поток сверху вниз (от листопада и «артроподного дождя» из падающих с крон членистоногих до разлагающихся трупов и экскрементов крупных млекопитающих), так и поток снизу вверх (почвенные насекомые, выходящие в наземную среду периодически, как уховёртки или жужелицы, или сменяющие среду один раз в ходе развития, как двукрылые с почвенными личинками, рисунок 1.3, Б). Эти организмы поглощают ресурсы и по крайней мере частично высвобождают их в обеих средах – например, испражняясь, умирая и разлагаясь, или становясь объектами охоты.

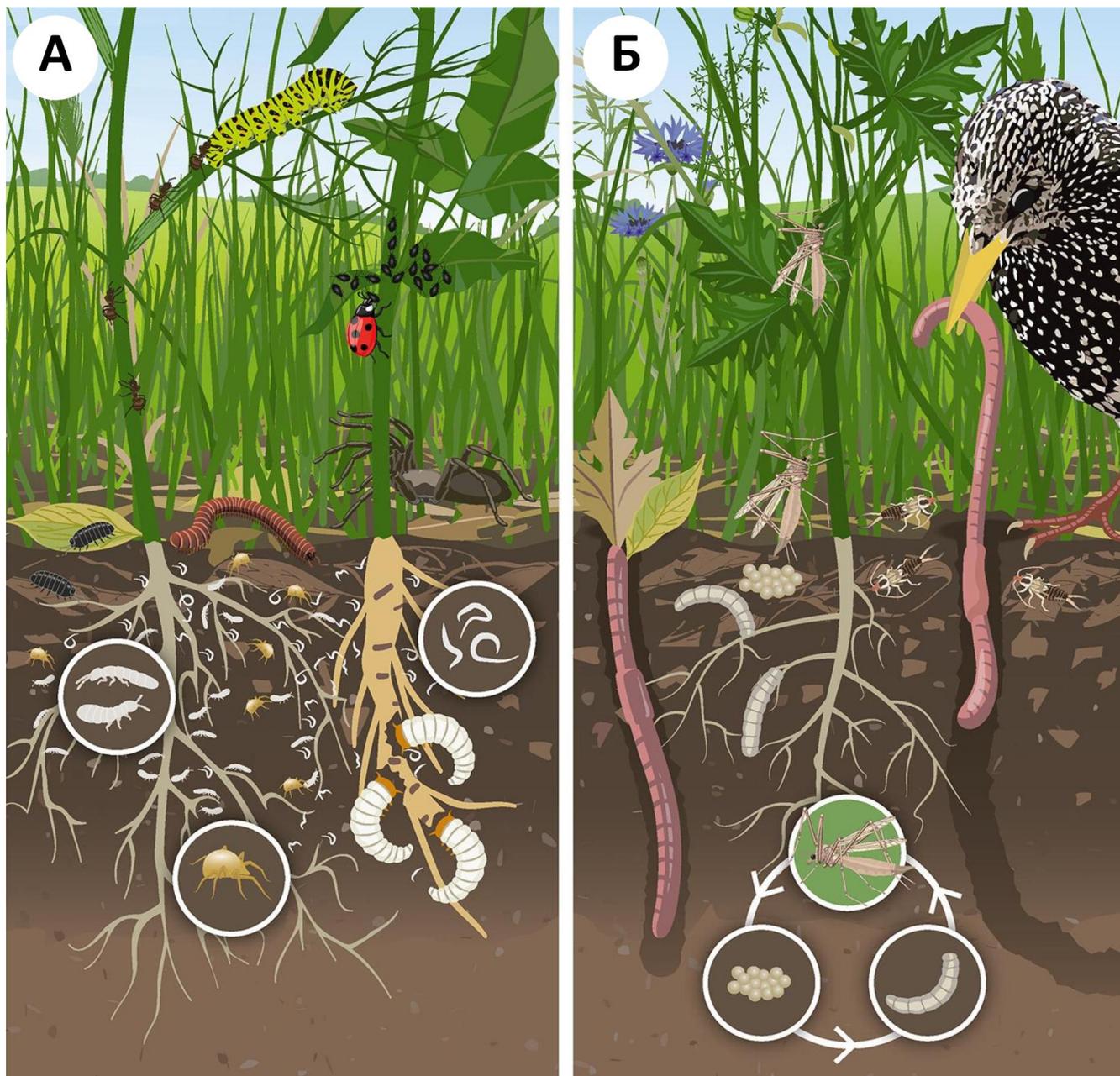


Рисунок 1.3. Различные аспекты взаимоотношений организмов почвенной и наземно-воздушной сред (по Jochum, Eisenhauer, 2022, с изменениями). А – функциональные связи, Б – феномены, связанные с переносом вещества и энергии из почвы в наземный ярус. Пояснения см. в тексте.

В-третьих, ярусы экосистемы связаны трофическими взаимодействиями на границе сред, когда организм, обитающих в основном в одной среде, поглощает ресурсы, происходящие из другой. Перенос вещества в таком случае может быть как восходящим (птица поедает дождевого червя), так и нисходящим (дождевой червь поедает листья). Важнейшую роль в этих процессах играют наземные хищники широкого спектра питания (генералисты), потребляющие животных

из обеих сред и таким образом интегрирующие потоки вещества. Такой тип питания очень широко распространён (Wolkovich et al., 2014). Все эти взаимодействия переносят вещество и энергию через границу раздела между почвенной и наземно-воздушной средой (рисунок 1.3, Б) (Jochum, Eisenhauer, 2022).

Почвенные ресурсы вносят заметный вклад в питание наземных животных, хотя конкретная картина может сильно варьировать в зависимости от экосистемы. Анализ трофической сети в умеренном лесу в Германии (Yi et al., 2025) показал, что более 97% всей первичной продукции потребляют локализованные в почве детритные пищевые сети. Животные в этой работе были разделены на три группы в зависимости от среды обитания: настоящие почвенные (живущие в толще грунта: клещи, коллемболы, дождевые черви и др.), обитатели поверхности почвы (активно бегающие по подстилке: многие жуки и муравьи) и настоящие надземные (живущие на растениях в кронах: например, пауки-тенетники). На долю почвенных животных приходится в среднем 61% всего энергетического потока животных, ещё 26% – на долю животных поверхности и лишь 4% – на долю животных крон (рисунок 1.4). Почвенные ресурсы оказались важны в питании хищников всех трёх сред: доля биомассы почвенного происхождения составила 96%, 62% и 31% питания почвенных, поверхностных и кроновых хищников соответственно (Yi et al., 2025). В хвойном лесу в США мелкие млекопитающие (один вид грызунов и два вида землероек) получали около 70% аминокислот из детритной пищевой сети (в первую очередь от грибов): по-видимому, как напрямую, через микофагию, так и через почвенных насекомых или дождевых червей (Manlick et al., 2023). Некоторые другие примеры, касающиеся отдельных таксонов хищников, описаны в следующих разделах.

Стоит отметить, что помимо детритофагов и поедающих их хищников в почве присутствуют и фитофаги, которые потребляют корни и формально относятся к пастбищной пищевой сети. Они, как и детритофаги, могут покидать почву и выносить биомассу на поверхность. В рамках данной работы мы анализировали различные варианты выхода биомассы из почвы в наземную среду, как через сапрофагов, так и через фитофагов, но основное внимание было уделено первому случаю, то есть детритной субсидии.

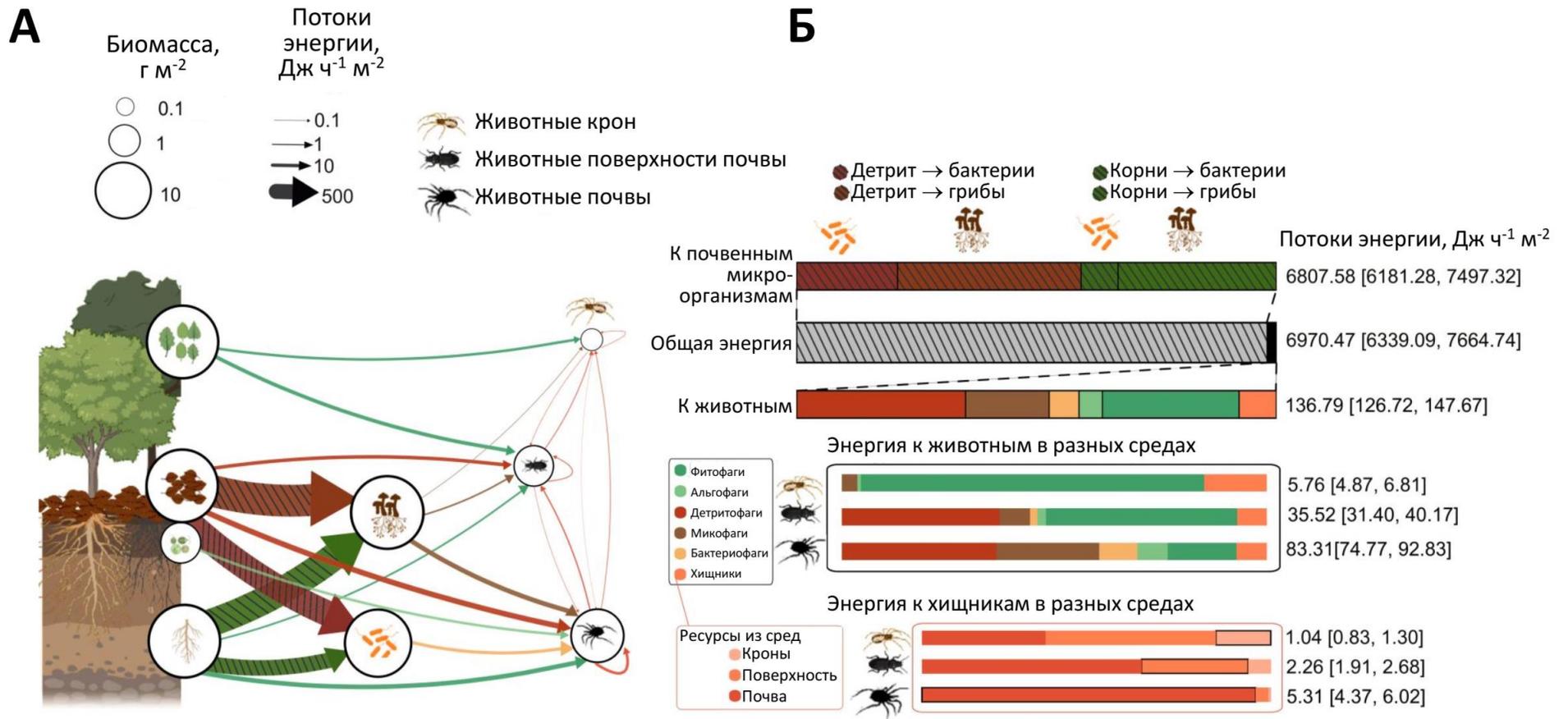


Рисунок 1.4. А: распределение потоков энергии в наземной и подземной пищевой сети в лесу умеренного пояса (Германия). Узлы пищевой сети: основные ресурсы (сверху вниз: листья, детрит, водоросли и корни), грибы и бактерии, животные (фауна крон, поверхности почвы и собственно почвы). Б. Доля каждого потока энергии в общей энергии. Диаграммы показывают оценочное среднее значение потоков энергии для всей пищевой сети (общая энергия), почвенных микроорганизмов и животных, при этом последние разделены на три группы по среде обитания, особо выделены хищники. Справа от столбцов показаны расчётные средние значения потоков энергии и 95% доверительные интервалы. Адаптировано из Yi et al. (2025).

1.2. Методы изучения детритной субсидии

Методы изучения насекомых, вылетающих из почвы. Чаще всего для оценки обилия и разнообразия крылатых взрослых насекомых, покидающих почву, используют эмерджентные ловушки, или эмергенц-ловушки (emergence traps), также известные как «наземные фотоэлектроды» (ground photo-electrodes) (Hövmeyer, 1984; Hövmeyer, 1999). Конструкция была изначально разработана для ловли насекомых, вылетающих из водоёмов (Mundie, 1956), но вскоре была адаптирована для почвы и остаётся популярной с середины XX века (Turnock, 1957). Обычно такие ловушки закрывают площадь от 0,1 до 1 м² и представляют собой конусы или пирамиды из ткани на каркасе с закреплённой на вершине ёмкостью с фиксирующей жидкостью (рисунки 1.5, 2.7). Иногда вместо лёгких конструкций из ткани или сетки используют цельные пластмассовые конструкции или деревянные рамки, вместо жидкого фиксатора – клейкую бумагу (Casanova, 2001).

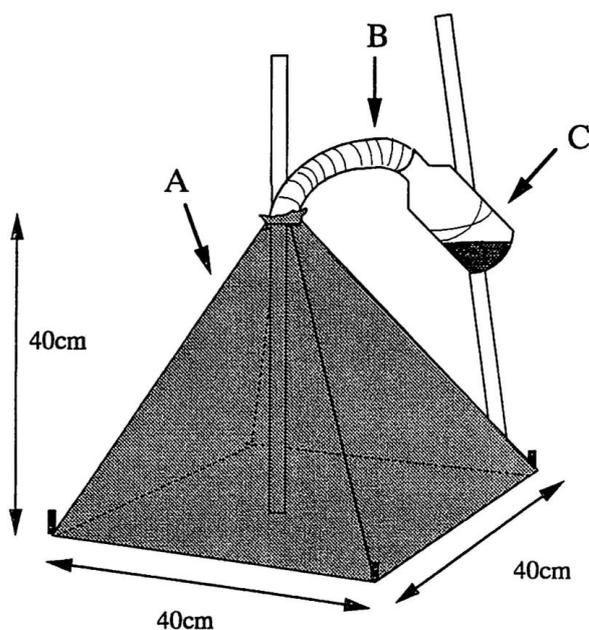


Рисунок 1.5. Почвенные эмерджентные ловушки. Слева: схема ловушки, А – сетчатая ткань, В – пластмассовая трубка, С – бутылка с фиксирующей жидкостью (Shimazaki, Miyashita, 2000). Справа: один из вариантов эмерджентных ловушек, где в качестве каркаса выступает шест, вертикально воткнутый снаружи от ловушки (Stevens et al., 2013).

Эмерджентные ловушки обычно используются для изучения разнообразия, численности и биомассы наиболее обильных насекомых, связанных с почвой, таких как двукрылые и перепончатокрылые (Core et al., 2019; Frouz, 1999), однако могут применяться и для более малочисленных групп, таких как цикады – в таком случае увеличивают число рабочих ловушек (Callaham et

al., 2000). Метод достаточно универсален: ловушки применяются в самых разных экосистемах от лесов и альпийских лугов до полей и зелёных крыш (Nielsen, Nielsen, 2007; Passaseo et al., 2020; Seeber et al., 2012). Стоит отметить, что в зависимости от дизайна ловушек в них могут попадать и нецелевые животные: либо активно перемещающиеся по почве, но не выходящие в наземный ярус (коллемболы, клещи, почвенные жуки), либо, наоборот, полностью наземные виды (Holland, Reynolds, 2003; Stevens et al., 2013). Кроме того, даже если ловушка хорошо изолирована, в неё могут ловиться животные, не питающиеся в почве, а лишь развивающиеся на стадии яйца или куколки, вплоть до пауков, которые выходят из яйцевых коконов, зимующих в почве (Feng et al., 2021; Holland, Reynolds, 2003). Для адекватного учёта именно тех насекомых, которые выносят биомассу из почвы в наземную среду, необходимо отталкиваться от данных по биологии отдельных таксонов.

Для конкретных задач эмерджентный метод может быть модифицирован. Так, известны специализированные варианты ловушек для москитов (Phlebotominae), галлиц (Cecidomyiidae) и муравьёв (Formicidae), которые отличаются от стандартных конструкций более длительной экспозицией, возможностью собирать живых насекомых или избирательностью по отношению к крылатым особям (Akar, Osgood, 1987; Casanova, 2001; Morrill, Whitcomb, 1972). Для учёта крылатых термитов, чьё распределение в пространстве неравномерно, вместо стандартных ловушек иногда используют своеобразные тенты площадью более 10 м² с помещёнными внутрь них световыми ловушками (Nutting, Haverty, 1976). В тех случаях, когда установка ловушек на длительный срок нежелательна, например из-за опасности их повреждения людьми в парках, возможно использование модификации метода, при которой собранная почва доставляется в лабораторию, где вылетающих из пробы насекомых ловят и фиксируют (Krivosheina, 2012). В некоторых случаях ловушки устанавливают конкретно на исследуемые субстраты, что позволяет изучать насекомых, развивающихся в стволах деревьев или разлагающихся трупах (Cruise et al., 2018; Tsunoda et al., 2019; Wikars et al., 2005).

Для насекомых, плотность населения которых слишком мала для использования эмерджентных ловушек, могут использоваться другие методы. Так, численность вылетающих из почвы цикад можно оценивать по числу остающихся на поверхности экзвивиев личинок или отверстий, оставляемых в почве личинками перед метаморфозом: в таком случае охваченная площадь многократно превосходит площадь, закрываемую ловушками (Aoki et al., 2011; Dybas, Davis, 1962; Tomita, Niura, 2020).

Исследование взрослых насекомых часто сопровождается изучением их личинок, извлечённых из почвы, в том числе и определением их численности и биомассы. Для этого в зависимости от задач и таксономической группы могут применяться термоэлекторы, флотация, сифтование

или ручной разбор почвенных проб (Frouz, 1999; Krivosheina, 2012). Численность бескрылых термитов нередко вычисляют исходя из плотности распределения термитников и оценки числа особей в отдельных гнездах (Howard et al., 1982; Беляева, Тиунов, 2010).

Методы изучения питания наземных хищников почвенными животными. Для изучения потребления наземными хищниками почвенных животных используют как стандартные методы трофической экологии, так и специализированные подходы, связанные с особенностями целевых таксонов. Из общих методов используют прямое наблюдение, полевые ограждения, анализ фекалий, анализ содержимого кишечника, внесение различных меток, анализ стабильных изотопов.

Прямое наблюдение подразумевает, что исследователь непосредственно наблюдает хищника в естественной среде и фиксирует акты поедания (в том числе на видео), что возможно для некоторых групп хищников, таких как птицы и крупные млекопитающие, которые охотятся открыто и хорошо определяются с большого расстояния (Macdonald, 1983; Phillips et al., 2023). В случае пауков можно с помощью визуального наблюдения отмечать виды и число жертв, попавших в сеть. Метод даёт однозначное свидетельство питания конкретными жертвами или типом жертв и позволяет одновременно узнать поведенческие детали, однако отличается трудоёмкостью, ограниченной применимостью для мелких, ночных или активно бегающих видов. Кроме того, наблюдатель может влиять на поведение хищника (Sunderland, 1988).

Метод полевых ограждений подразумевает создание экспериментальных участков с хищниками или без них и последующее сравнение динамики численности жертв с контролем. Размер площадок может сильно варьировать (от порядка 0,1 м² до нескольких м²) в зависимости от исследуемых видов. Такой подход позволяет оценить влияние конкретных хищников на смертность в популяции жертв (Bengtson et al., 1976; Judas, 1989). Ограждение может менять поведение хищников, нарушать их плотность и взаимодействия, требует аккуратного дизайна и учёта особенностей конкретных видов животных (Sunderland, 1988).

Анализ фекалий хищников подразумевает идентификацию в них остатков жертвы: как морфологических (чешуйки, частицы экзоскелета, щетинки), так и молекулярных (ДНК, белки), что можно сочетать с масс-спектрометрией или молекулярными методами. Такой подход предоставляет данные о рационе животного, в том числе в динамике, и в некоторых случаях при калибровке позволяет оценивать количество съеденных жертв (Reynolds, Aebischer, 1991). Метод применим лишь для видов, у которых есть отчётливые экскременты (например, не подходит для пауков) и не позволяет идентифицировать многие группы мягкотелых жертв; количественный анализ часто затруднён. Кроме того, при таком подходе не получается отделить потребление живой добычи

от поедания падали (Sunderland, 1988). Анализ содержимого кишечника на предмет морфологических или молекулярных остатков жертвы во многом аналогичен анализу фекалий, однако возможен только для мёртвых животных.

Разработаны специализированные методы изучения питания различных животных дождевыми червями. Такие подходы основаны на особенностях строения и биологии олигохет. Так, существуют методы оценки биомассы или «совокупной длины» съеденных дождевых червей на основании числа щетинок, обнаруженных в желудках, фекалиях хищников или птичьих погадках (Reynolds, Aebischer, 1991; Wroot, 1985), а также на основании содержания в погадках песка, который попадает в пищеварительную систему птиц в основном из кишечника съеденных червей (Orłowski et al., 2016). Несмотря на ограничения, эти методы позволяют получать количественную информацию о потреблении мягкотелых животных.

Для определения белков жертв в пищеварительной системе хищника могут применяться серологические методы (моноклональные антитела; Сергеева, 1983), а также электрофорез и/или изоэлектрическое фокусирование (Sunderland, 1988). В первом случае о наличии в образце остатков того или иного вида судят по реакции с участием специфичных антител, в последних двух случаях исследователь узнаёт вид жертвы по характерному для её белков расположению полос в геле (Traugott, 2003). Эти подходы позволяют выявлять разные виды жертв, в том числе те, которые не удаётся определять по морфологическим признакам. Методы активно использовались до распространения молекулярно-генетических методов, они сравнительно просты и требуют относительно простого лабораторного оборудования, однако подходят только для определённых систем «хищник – жертва», требуют подготовки (например, получения антител к белкам конкретного вида) и менее точны, чем секвенирование.

Анализ профиля жирных кислот может показать картину питания животного в среднесрочной перспективе. Он позволяет проводить сравнительные исследования, анализирующие стратегии питания хищников в разных местах обитания, в разных условиях окружающей среды, дифференциацию трофических ниш между сосуществующими видами, но не предоставляет количественных данных о питании хищников (Birkhofer et al., 2017).

Для изучения питания используют разнообразные молекулярно-генетические методы. Метабаркодинг ДНК, содержащейся в кишечнике или экскрементах хищников, позволяет выявить спектр жертв и достаточно точно определить их таксономическое положение, на основании чего можно судить в том числе и о среде, из которой происходит каждый вид добычи. Однако такой метод мало говорит об относительном вкладе каждого источника пищи в общее потребление (Cuff et al., 2022; Shin et al., 2020; Toju, Baba, 2018). Применяется также ПЦР-анализ кишечной ДНК, который позволяет зафиксировать факт питания конкретным целевым видом или группой, для которой разработаны соответствующие праймеры (Jelaska, Symondson, 2016).

Существует несколько методов, связанных с использованием меток, которые вводят в тела потенциальных жертв, а после эксперимента детектируют в телах хищников. В качестве метки может выступать флуоресцентный краситель, стабильные изотопы или радиоизотопы. Такой метод позволяет отследить поедание конкретных особей с высокой точностью, зафиксировать питание теми видами, которые не удаётся определить по остаткам, и в некоторых вариациях даёт возможность оценить интенсивность потребления. С другой стороны, распространение и выведение метки усложняет интерпретацию, а радиоактивная метка связана с регуляторными ограничениями. Метод ценен в лабораторных экспериментах, но ограниченно применим в природе (Sunderland, 1988).

В изучении трофических связей животных используются также методы, связанные с анализом стабильных изотопов и с моделями жертв. Эти подходы подробно описаны ниже.

Изотопный анализ. Анализ стабильных изотопов является широко распространённым методом изучения трофических связей организмов. В основу метода положено представление о консервативности изотопного состава вещества наряду со способностью многих биохимических и биогеохимических процессов влиять на соотношение обилия стабильных изотопов. Чаще всего используют изотопы углерода (соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота (соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Анализ изотопного состава (изотопной подписи) тканей животных и источников их питания (других организмов и детрита) позволяет проследить пути вещества и энергии в экосистемах. В отличие от большинства перечисленных методов изучения трофических связей, изотопный анализ не показывает результат единичного акта питания, а даёт интегральную оценку источников питания животного за длительное время (Тиунов, 2007).

Изотопный состав азота и углерода обычно выражают в тысячных долях отклонения от международного стандарта, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (‰), см. раздел 2.3. Изменение изотопного состава вещества в трофических сетях следует некоторым достаточно хорошо исследованным закономерностям. Так, изотопы азота легко фракционируются: тяжёлый азот (^{15}N) имеет свойство накапливаться в пищевых цепях (обычно на 3-4‰ при переходе на следующий уровень), что связано с его менее вероятным выделением в продуктах азотного обмена по сравнению с изотопом ^{14}N . Обычно животные более высоких трофических уровней содержат более высокие концентрации изотопа ^{15}N , что позволяет определять трофический уровень организма по изотопной подписи. Другая важная закономерность связана с тем, что тяжёлый углерод (^{13}C) значительно хуже накапливается по пищевым цепям (в среднем <1‰ разницы между трофическими уровнями), а потому его содержание позволяет определить, из какого источника происходит углерод в теле того или иного животного. Растения с разными типами метаболизма, водоросли, грибы, детрит различного

происхождения, бактерии с разными типами метаболизма – все эти пищевые ресурсы часто содержат тяжёлый углерод в различных концентрациях, соответственно, разным оказывается и содержание ^{13}C в тканях питающихся ими животных. На изотопный состав наземных организмов влияют различия между растениями с C_3 - и C_4 -фотосинтезом: первые обычно имеют $\delta^{13}\text{C}$ в диапазоне от -35% до -20% , вторые – от -14% до -9% . Это различие позволяет отслеживать долю этих групп в рационе животных. Дополнительно величина $\delta^{13}\text{C}$ листьев изменяется с высотой в кронах и в зависимости от освещённости – более высокие значения наблюдаются на освещённых участках и на больших высотах. Интерпретация данных изотопного анализа требует учёта и других факторов: стадии развития животного, различий в изотопном составе между тканями, физиологических особенностей конкретных организмов (Potapov et al., 2019b).

Анализ стабильных изотопов применяется и для исследования трофических связей между почвой и наземной средой (Haraguchi et al., 2012; Hyodo et al., 2010b). В почве наблюдается закономерное обогащение мёртвого вещества изотопом ^{13}C (нарастающее с увеличением глубины) – так называемый детритный сдвиг: органическое вещество почвы имеет значения $\delta^{13}\text{C}$ на 1-3‰ выше по сравнению с живыми надземными частями растений. Среди причин этого явления – более высокое содержание ^{13}C в корнях по сравнению с листьями и метаболические особенности микробов и грибов, разлагающих наибольшую часть попадающей в почву органики. В результате животные, связанные с детритными пищевыми цепями, имеют значения $\delta^{13}\text{C}$ на несколько промилле выше, чем питающиеся зелёными частями растений (Hyodo et al., 2010b).

Значения $\delta^{15}\text{N}$ растений и почвенных организмов зависят от климата, источников азота, глубины корней, наличия микоризы. В почвенной среде вариации $\delta^{15}\text{N}$ особенно велики. Детритофаги демонстрируют широкий диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$, что отражает сложность трофических связей. Значения $\delta^{15}\text{N}$ термитов, дождевых червей и коллембол возрастают соответственно на 10‰, 4‰ и 7‰ в градиенте от видов, питающихся свежим растительным материалом, к видам, перерабатывающим сильнее метаболизированный детрит или сильно гумифицированное вещество почвы (Hishi et al., 2007; Schmidt et al., 1997; Tayasu et al., 1997). Такое повышение значений $\delta^{15}\text{N}$, по-видимому, объясняется фракционированием в микробных пищевых цепях при разложении органического вещества (Steffan et al., 2017). В итоге хищные беспозвоночные и детритофаги могут иметь схожие величины $\delta^{15}\text{N}$, что усложняет определение трофических уровней.

Таким образом, с помощью изотопного анализа можно определить основные источники пищи животных. Для вычисления доли тех или иных ресурсов в рационе животного на основании изотопного состава применяют так называемые модели смешивания (Perkins et al., 2018). Нередко хищники-генералисты оказываются обогащены изотопом ^{13}C , что указывает на питание почвенными детритофагами (Hyodo et al., 2010a). Среди направлений, расширяющих возможности изо-

топного анализа, называют анализ величин $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ отдельных аминокислот и измерение содержания радиоуглерода ^{14}C . Закономерности изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ в пищевых цепях отличаются в зависимости от конкретной аминокислоты (Steffan et al., 2017), а профиль величин $\delta^{13}\text{C}$ аминокислот различается в белках, синтезированных растениями, бактериями и грибами (Pollierer et al., 2019). Благодаря «бомбовому пику» 1960-х годов можно датировать углерод, поступивший в организм, и оценивать возраст органического вещества в рационе. Исследования показывают, что подземные консументы питаются более «старым» углеродом (5-15 лет), чем наземные, и это можно использовать для количественной оценки связей между системами (Haraguchi et al., 2012; Nyodo et al., 2015).

Помимо исследования естественного изотопного состава возможно внесение различных форм изотопной метки, отслеживание которой помогает точнее проследить трофические связи, в том числе на границе раздела почвенной и наземной сред (Oelbermann et al., 2008). В качестве метки выступает вещество с изотопным составом, сильно отличающимся от состава ресурсов и животных в исследуемой экосистеме. В роли ^{13}C -метки может выступать материал кукурузы (C_4 -растение), если в исследуемой экосистеме продуцентами являются C_3 -растения. Например, используя кукурузную мульчу в качестве детритной субсидии, можно оценить долю углерода, происходящего из внесённого детрита, в телах наземных животных (Von Berg et al., 2010). Коллемболы, получавшие в пищу ^{15}N -обогащённое вещество, изотопный состав которых отличался от природного, использовались как ^{15}N -меченая модель «артроподного дождя» (потока членистоногих, падающих из крон в почву) для определения путей встраивания этого ресурса в почвенные пищевые сети (Rozanova et al., 2024). Дождевые черви, получившие ^{13}C - и ^{15}N -метки, были использованы для изучения экологических связей между растениями, микоризными грибами, почвенными животными и тлями, живущими в наземной среде (Grabmaier et al., 2014). В другом эксперименте помеченных с помощью внесения ^{15}N -мочевины нимф клеща *Ixodes ricinus* помещали в микрокосмы, содержащие почвенных и подстилочных животных. Последующий анализ изотопного состава животных показал, что некоторые пауки (*Pachygnatha listeri*, *Ozyptila* sp.), гамазовые клещи (*Pergamasus* spp.) и жуки-стафилиниды (*Geostiba circellaris*) использовали нимф клещей в пищу (Vinogradov et al., 2024).

Метод пластилиновых моделей и других приманок. Использование моделей потенциальных жертв хищников в последние годы стало стандартным инструментом в наземной трофической экологии (Birkhofer et al., 2017; Howe et al., 2009; Roslin et al., 2017; Rößler et al., 2018). В данной работе мы также использовали этот подход (глава 5). Метод заключается в размещении в естественной среде различных приманок для хищников и последующем учёте повреждений, оставленных на приманках. В качестве таких приманок могут выступать настоящие животные

(чаще всего личинки жука *Tenebrio*), а также их модели из пластичных материалов (обычно из пластилина, иногда из глины, теста или парафина). Круг моделей широк: в разных работах использовались более или менее реалистичные модели змей, лягушек, различных насекомых, птичьих яиц и других животных (Dagan, Izhaki, 2020; Gofmann et al., 2023; Madsen, 1987; Rojas et al., 2014). Популярным видом моделей являются модели гусениц, обычно представляющие собой пластилиновые цилиндры, закрепляемые на растениях (рисунок 1.6).



Рисунок 1.6. Пластилиновые модели в различных экологических исследованиях. Верхний ряд, слева: модель жука-усача с предупреждающей окраской, сделанная из пластилина, проволоки и распечатанного изображения надкрыльев (Gofmann et al., 2023); справа: искусственное гнездо с моделями яиц (Dagan, Izhaki, 2020). Нижний ряд, слева: модель лягушки-древолаза *Dendrobates* с апосематической окраской (Rojas et al., 2014); справа: модель гусеницы пяденицы (Geometridae) со следами повреждений птичьими клювами (Getman-Pickering et al., 2023).

Такой подход позволяет идентифицировать хищников до крупных таксономических групп (обычно до класса) (Low et al., 2014), что выгодно отличает метод от других похожих подходов,

например от использования в качестве приманок живых или мёртвых личинок жуков, повреждения на которых не позволяют определить хищника (Hertzog et al., 2017). Метод был протестирован в различных условиях, и принято считать, что частота повреждения пластилиновых моделей отражает естественное давление хищников, хотя и может отличаться от частоты атак живых приманок (Bateman et al., 2017; Sam et al., 2015). Хищники нападают на пластилиновые цилиндры, моделирующие животных, чаще, чем на сделанные из того же материала кубы или другие фигуры, не похожие на животных (Nimalrathna et al., 2023), хотя результаты других работ показывают, что модели различной формы, в том числе неестественной, подвергаются атакам с близкой частотой (Huang, Chen, 2025). Данные об интенсивности повреждения пластилиновых моделей могут быть использованы для сравнения активности разных групп хищников в различных географических точках или экосистемах, в зависимости от времени суток и сезона (Hertzog et al., 2017; Molleman et al., 2016; Roslin et al., 2017; Zvereva et al., 2019). Варьирование форм, цветов и вариантов размещения моделей позволяет изучать влияние окраски, размера, пространственного положения, движения и других черт потенциальных жертв на их привлекательность для хищников (Ferrante et al., 2017; Goßmann et al., 2023; Lövei, Ferrante, 2017; Paluh et al., 2014).

Метод пластилиновых моделей ранее уже использовали для оценки частоты нападений хищников на животных на поверхности почвы (Ferrante et al., 2017; Hertzog et al., 2017), но его не применяли в контексте изучения трофических отношений между почвенными животными и наземными хищниками.

1.3. Вылет насекомых из почвы

Связь насекомых с почвой: общие замечания. Насекомые по отношению к почве могут быть разделены на четыре типа, как показано на рисунке 1.7 (Blume et al., 2016; Wallwork, 1970).

1) Транзитный тип (в оригинале “transient”) объединяет насекомых, у которых с почвой связаны только покоящиеся стадии. Авторы приводят в качестве примера божью коровку *Hippodamia* sp., у которой в почве развиваются яйца. Также к этой категории можно отнести тех насекомых, у которых в почве находится куколка (многие бабочки) или ложнокуколка (трипсы), при этом и имаго, и личинка живут и питаются в наземной среде.

2) Временный тип (в оригинале “temporary”) объединяет насекомых, которые проходят личиночное развитие в почве и питаются на этой стадии почвенными ресурсами, а на стадии имаго покидают почву и выходят в наземную среду. В качестве примера можно привести многочисленных почвенных двукрылых, таких как Tipulidae или Sciaridae, а также цикад и наездников, паразитирующих на почвенных насекомых.

3) Периодический тип (в оригинале “periodic”) объединяет насекомых, которые проводят в почве личиночную стадию и там же превращаются во взрослых, но имаго может покидать почву на время (например, для поиска партнёра) и возвращаться обратно. Авторы приводят в качестве примера уховёрток, можно также отнести к этому типу подстилочных прямокрылых и тараканов.

4) Постоянный тип (в оригинале “permanent”) объединяет насекомых, постоянно живущих в почве на всех стадиях, как, например, многие жуки семейства Staphylinidae.

Агентами выноса вещества из почвенной среды в наземную могут служить насекомые, относящиеся ко временному и отчасти периодическому типу, поэтому ниже в этом разделе мы рассматриваем в первую очередь их. Тем не менее не все связанные с почвой насекомые попадают в какой-либо из этих типов. Так, многие термиты и муравьи питаются хотя бы отчасти в лесной подстилке, однако строят гнёзда, где развиваются личинки, выше, в наземном ярусе, иногда на деревьях (Bignell et al., 2011). Некоторые виды, наоборот, строят подземные гнёзда, куда приносят пищевые ресурсы из наземного яруса (Hölldobler, Wilson, 1990). Определение характера связи с почвой многих эусоциальных видов оказывается затруднительно, ниже этот вопрос обсуждается более подробно.

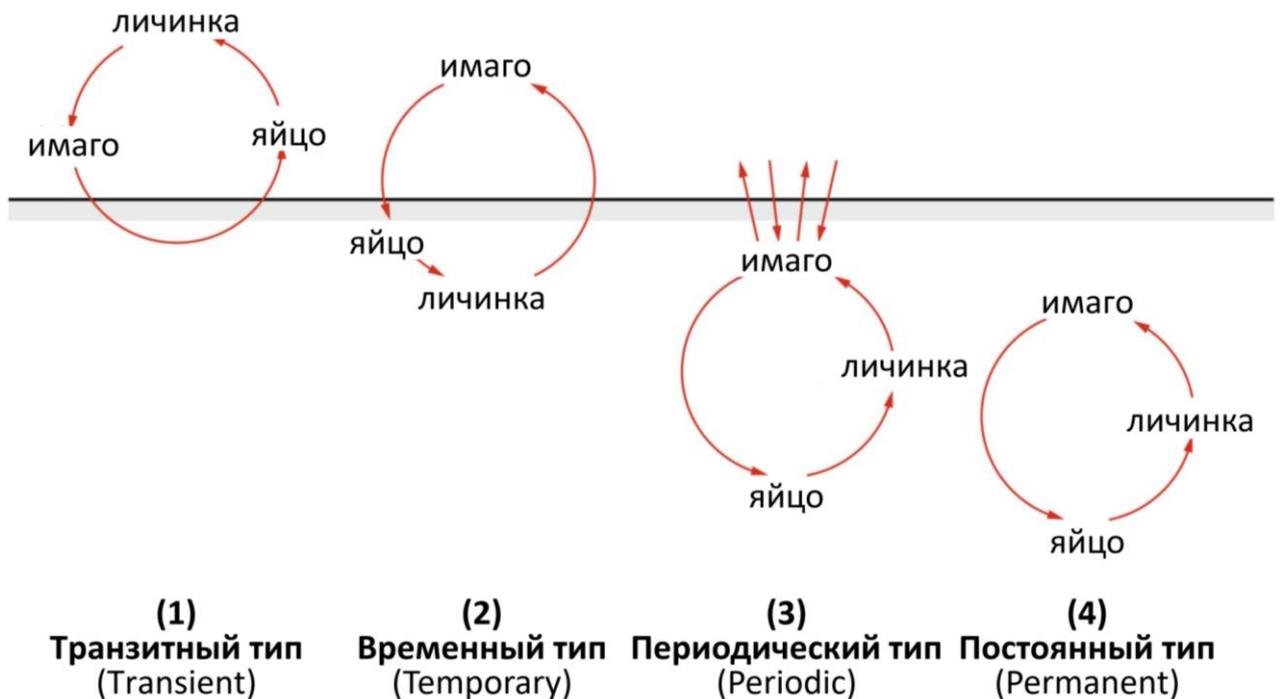


Рисунок 1.7. Разнообразие жизненных циклов насекомых по отношению к почвенной среде. Адаптировано из Blume et al. (2016), перерисовано из Wallwork (1970).

Цикады (Hemiptera: Cicadidae). Среди насекомых, выносящих биомассу из почвы в наземно-воздушную среду, весьма подробно исследована биология цикад (Cicadidae), особенно

периодических (*Magicicada*) (Hou et al., 2015; Simon et al., 2022; Williams, Simon, 1995). Личинки этих насекомых живут в почве, где питаются ксилемным соком, высасывая его из корней растений, поэтому формально они являются частью пастбищной, а не детритной пищевой сети, хоть и обитают в подземном ярусе (временный тип по Wallwork, 1970). Взрослые особи периодических цикад одной популяции (или так называемого «выводка», brood) вылетают синхронно один раз каждые 13 или 17 лет, а всё остальное время проводят в виде личинок в почве. Другие виды цикад могут вылетать каждый год и развиваются быстрее, в течение одного сезона (Callaham et al., 2000).

Индивидуальная масса личинок старшего возраста и взрослых периодических цикад достигает до 0,3 г с. в. (сухого веса), или 1 г ж. в. (живого веса) (Dybas, Davis, 1962), что вкупе с большой плотностью (от 30 тыс. до 2 млн экз. га⁻¹) делает их одними из доминирующих по биомассе животных в своих экосистемах (Williams, Simon, 1995). Эта биомасса, большую часть времени скрытая в почве, один раз в 13 или 17 лет выходит в наземную среду в виде имаго (рисунок 1.8). В лесах в Иллинойсе (США) средняя численность покидающих почву особей *Magicicada* за год может составлять 33-375 экз. м⁻², что соответствует 33-280 г ж. в. м⁻², или примерно 10-80 г с. в. м⁻²; эти цифры превосходят биомассу муравьёв, дождевых червей и улиток и сопоставимы с биомассой сельскохозяйственных животных на пастбищах (Dybas, Davis, 1962). В прибрежном лесу в Канзасе (США) численность и биомасса вылетающих из почвы периодических цикад *Magicicada cassini* в среднем составляли 27-152 экз. м⁻² и 6-35 г с. в. м⁻² (Whiles et al., 2001).

Непериодические цикады также бывают велики (до 1 г с. в.) и очень обильны. Например, взрослые гигантские цикады *Quesada gigas* на антропогенной территории (в университетском кампусе) в саванной зоне в Бразилии вылупляются в числе 0,42 экз. м⁻², что соответствует 0,43 г с. в. м⁻² (0,05 г белков, 0,04 г липидов, 0,02 г азота) в год (Aoki et al., 2011). В хвойных лесах в Японии число экзувиев цикад доходит до 1,5 штук на 1 м², что можно воспринимать как минимальную оценку численности вылетающих за сезон взрослых цикад. Обилие этих животных позволяет питаться почвенными личинками цикад даже таким крупным животным, как бурые медведи, в рационе которых в лиственных лесах на острове Хоккайдо (Япония) цикады составляют до 14% (Tomita, Niura, 2020). В прибрежном лесу в Канзасе суммарная биомасса вылетающих непериодических цикад разных видов составляет 0,6 г м⁻² в год, в прерии – 3,3-3,7 г м⁻² в год (беззольная сухая биомасса, AFDB) (Callaham et al., 2000). Важное отличие непериодических цикад от периодических состоит в том, что вылет первых не только происходит каждый год, но и часто растянут на весь сезон (Hou et al., 2015), тогда как вторые вылупляются массово в течение нескольких дней, после чего живут в наземной среде в течение нескольких недель.



Рисунок 1.8. Массовый вылет периодических цикад в США. Слева: линочные шкурки и вылупляющиеся имаго (фото: Karen Kasmauski, National Geographic). Справа: взрослые цикады (фото: Gene Kritsky, Mount St. Joseph University)

Цикады оказывают серьёзное влияние на других членов сообщества. Личинки выступают в роли экосистемных инженеров, роя норы и строя башенки перед выходом имаго (Dybas, Davis, 1962). Показано, что личинки *Magicicada* при сооружении башенок могут перемещать из более глубоких слоёв на поверхность от 0,6 до 2,3 кг м⁻² почвы, что влияет и на распределение некоторых химических элементов (Luken, Kalisz, 1989). Вылет взрослых периодических цикад, который происходит очень интенсивно (так называемый всплеск биомассы, ресурсный импульс, biomass pulse), может влиять на численность некоторых видов грызунов (Marcello et al., 2008). Всплеск обилия нового ресурса может косвенно влиять и на другие трофические связи, порождая каскадный эффект (Yang, 2004). Так, в штате Мэриленд (США) в год выхода 17-летних цикад (*Magicicada septendecim*, *M. cassini* и *M. septendecula*) по крайней мере 82 вида птиц (15% местных видов) хотя бы частично переключились на питание цикадами, причём 52% всех зафиксированных актов питания птиц включали цикад. В годы без цикад поедание гусениц птицами запускает нисходящий трофический каскад, который оказывает сильное положительное воздействие на деревья, и предполагалось, что потребление птицами большого количества цикад снижает потребление птицами гусениц, ослабляя положительное косвенное воздействие птиц на растения (рисунок 1.9). Действительно, вылет цикад ослабил давление хищников на растительоядных гусениц, что было подтверждено с использованием метода пластилиновых моделей (подробнее о методе см. разделы 1.2 и 5.1). Это привело к существенному увеличению как плотности популяции гусениц, так и интенсивности повреждения дубов (Getman-Pickering et al., 2023).

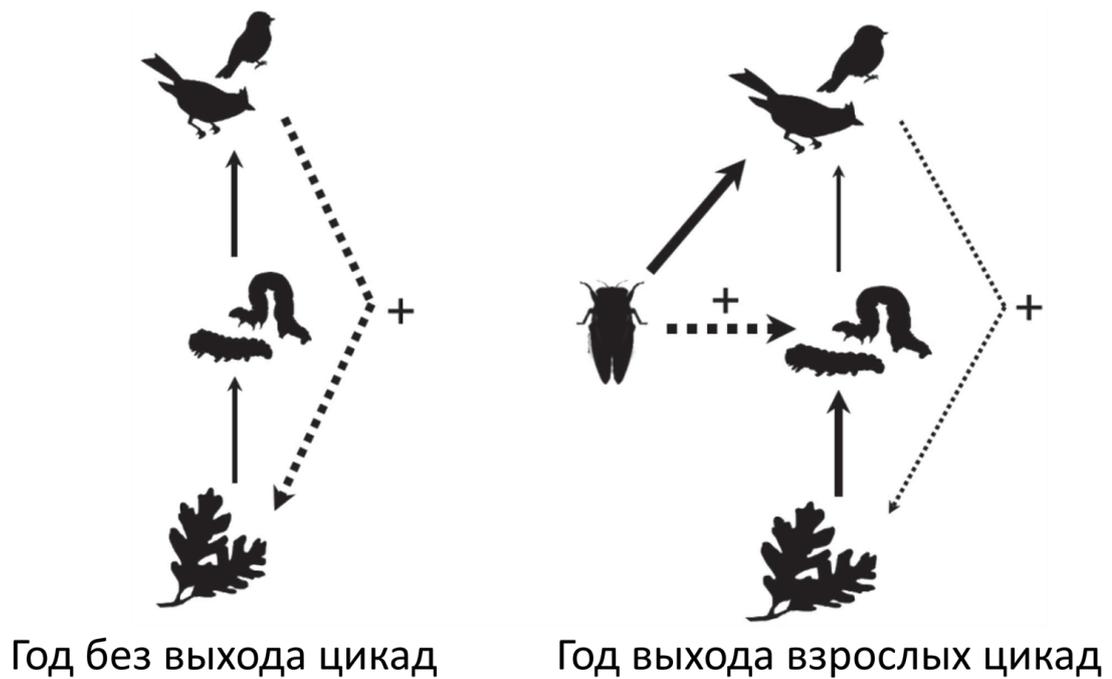


Рисунок 1.9. Влияние массового вылета взрослых цикад на трофическую динамику в лесу: гипотеза, подтвердившаяся в ходе исследования. Сплошные стрелки указывают направление потока энергии через прямые трофические связи, пунктирные стрелки указывают на положительные косвенные эффекты, а толщина линии указывает на относительную величину эффекта (Getman-Pickering et al., 2023).

Одновременный массовый вылет периодических цикад приводит к «насыщению» потребителей, в результате чего большая часть взрослых цикад оказывается не съеденной хищниками, умирает и поступает в детритные пищевые сети. В почвенных сообществах могут наблюдаться трофические каскады, связанные с массовым отмиранием периодических цикад. Обилие мёртвых цикад увеличивает микробную биомассу и доступность азота в лесных почвах, оказывая косвенное положительное влияние на рост и размножение лесных растений (Yang, 2004). Попадание мёртвых цикад в водоёмы также способно влиять на местные пищевые сети и динамику водных сообществ (Nowlin et al., 2007). Перенос азота и фосфора цикадами с суши в водоёмы по объёмам сопоставим с другими процессами массового горизонтального переноса биогенных элементов, такими как поедание лососей медведями (Landry, Parrott, 2016).

Перепончатокрылые (Hymenoptera). Среди перепончатокрылых с почвой связано несколько разных групп животных: многие муравьи, некоторые осы и пчёлы, гнездящиеся в норах, а также наездники – паразиты почвенных животных.

Муравьи (Formicidae) являются одними из самых обильных по биомассе насекомых, связанных с почвой, а во многих экосистемах – самыми обильными (Petersen, Luxton, 1982;

Rosenberg et al., 2023). Крылатые особи муравьёв могут быть агентами выноса вещества из почвы в наземный ярус, однако определение этого потока связано со сложностями. Хотя именно в подстилке и почве, по-видимому, началась эволюция муравьёв, и многие муравьи до сих пор тесно связаны с этой средой (Wilson, Hölldobler, 2005), другие представители могут жить и проявлять активность и в наземном ярусе, а также активно двигаются между средами, что затрудняет определение того, какие именно перемещения относятся к потоку вещества из почвы в наземный ярус (Захаров, 2012). Кроме того, у муравьёв сильно варьируют источники питания (Potapov et al., 2022a). Так, некоторые группы (*Atta*, *Messor*) полностью или почти полностью перешли на питание надземными частями растений (листьями, семенами), другие (многие *Murmicinae* и *Formicinae*) используют выделения полужесткокрылых, таких как тли, которые в свою очередь также питаются на зелёных частях растений (Hölldobler, Wilson, 1990). Однако в то же время муравьи являются ключевыми хищниками как в наземном, так и в почвенном ярусе, оказывая заметное влияние на численность почвенных и подстилочных животных (Cerdá, Dejean, 2011; Рыбалов, 2022).

В переносе вещества из почвенного яруса в наземный могут участвовать крылатые особи тех видов муравьёв, которые в трофическом плане связаны с почвой или подстилкой (периодический тип жизненного цикла по Wallwork, 1970), например специализированные охотники на дождевых червей (*Psalidomyrmex procerus* и *Dorylus* spp., см. раздел 1.4), многоножек (*Amblyopone* spp., *Plectroctena* spp.), мокриц (некоторые виды рода *Leptogenys*), почвенных насекомых и коллембол (многие *Murmicinae*), а также всеядные виды и хищники-генералисты, питающиеся в разных средах, в том числе в почве (Cerdá, Dejean, 2011; Hölldobler, Wilson, 1990). Последние изучены лучше, чем специализированные почвенные виды. Так, всеядные красные огненные муравьи (*Solenopsis invicta*) на юге США производят за год в среднем 19 экз. м⁻² крылатых особей, причём из одного гнезда может вылететь до семи тысяч крылатых муравьёв (Morrill, 1974; Taber, 2000). Кроме того, муравьи участвуют в потоке вещества из почвы другим путём, так как становятся пищей разнообразных наземных животных (см. раздел 1.5).

Эмерджентные ловушки используют для изучения гнездящихся в почве ос и пчёл (Core et al., 2019; Portman et al., 2022; Sardiñas, Kremen, 2014), однако они не являются агентами выноса вещества из почвы в наземный ярус, так как не питаются в почве и находящихся в почве личинок также кормят наземными ресурсами (их жизненный цикл можно отнести к временному типу по Wallwork (1970) с точки зрения среды обитания, но по источникам пищи – только к тразитному типу). В некоторых случаях с помощью эмерджентных ловушек исследуют и паразитических перепончатокрылых – наездников (“Parasitica”), которые могут развиваться в том числе в телах почвенных насекомых (временный или периодический тип жизненных циклов по Wallwork, 1970). Например, в одном исследовании в Австралии за два сезона работы ловушек было выявлено 155

видов наездников из 22 семейств (как наземных, так и почвенных) (Stevens et al., 2013). В буковом лесу в Германии число вылетающих из почвы наездников составило 125 экз. м⁻² (18 мг с. в. м⁻²) в год (Schaefer, 1990).

Термиты (Blattodea: Isoptera). Термиты, несмотря на почти исключительно тропическое и субтропическое распространение, по-видимому, превосходят по суммарной биомассе любой другой отряд насекомых (Rosenberg et al., 2023). Эти эусоциальные насекомые питаются изредка живыми частями растений, но чаще – растительными остатками на разных стадиях разложения от свежеспавших сухих листьев до почвенного гумуса, что делает их ключевыми членами детритных пищевых сетей во многих экосистемах (Potapov et al., 2022a). Термиты перерабатывают растительный материал с помощью микрофлоры кишечника или используют его для формирования грибных садов, а сами питаются материалом гриба (Bignell et al., 2011). Крылатые особи термитов, вылетающие из гнёзд, часто массово, являются агентами выноса вещества в наземный ярус. Сложности с определением интенсивности этого потока связаны с тем, что массовый вылет крылатых особей происходит локально и в течение короткого периода времени (рисунок 1.10), то есть очень неравномерно в пространстве и во времени, что усложняет задачу определения численности и биомассы крылатых термитов на единицу площади.



Рисунок 1.10. Краткосрочный массовый вылет термитов. Слева: скопление крылатых термитов (фото: advantagepestcontrol.com). Справа: лёт рода *Macrotermes* (Вьетнам, Национальный парк Каттъян (Донгнай), май 2024 года, фото автора).

Тем не менее, существуют некоторые оценки. Так, в полупустыне в Аризоне (США) зафиксировано появление в среднем 4,7 экз. м⁻² (10-20 мг с. в. м⁻²) крылатых особей пяти видов подземных термитов в год, причём для двух видов зафиксировано, что крылатые особи составляют менее 1% всех особей колонии (Nutting, Haverty, 1976). Гнёзда термитов рода *Reticulitermes* в лесу в Миссисипи (США) распределены со средней плотностью 4,42 шт. га⁻¹, средний термитник содержит 244 тысячи особей, из которых 8% – крылатые. Расчёт показывает, что вылет крылатых термитов только одного вида может составлять 8,6 экз. м⁻² в год (Howard et al., 1982). В некоторых случаях биомасса крылатых особей может достигать 35% и даже 50% всей биомассы колонии (Thorne, 1983). Плотность распределения крупных (высотой более 1 м) термитников рода *Macrotermes* в Уганде варьирует от 1 до 4 шт. га⁻¹, в других случаях – до 50 шт. га⁻¹ (Pomeroy, 1977). Для этого рода в Нигерии показано, что годовая продукция крылатых термитов составляет около 3,5% всех особей семьи, что соответствует 3,16 экз. м⁻² крылатых термитов в год, или 240 мг ж. в. м⁻² в год (Collins, 1981). В сухом тропическом листопадном лесу в Бразилии (регион Каатинга) численность и биомасса крылатых термитов, падающих на поверхность почвы в течение года, составили соответственно 164 экз. м⁻² и 0,6 г с. в. м⁻² (0,28 г м⁻² углерода и 0,04 г м⁻² азота), что соответствует 2,3 кг га⁻¹ белка, 2,7 кг га⁻¹ жира и 39 365 ккал га⁻¹ энергии (Silva et al., 2021).

Двукрылые (Diptera). Вылет двукрылых задокументирован гораздо хуже, чем цикад, хотя двукрылые, по немногочисленным имеющимся сведениям, составляют наибольшую долю в потоке вылетающих из почвы насекомых в различных экосистемах (от менее чем половины до 98% всех особей насекомых) (Seeber et al., 2012; Shimazaki, Miyashita, 2000; Stevens et al., 2013). Данные, накопленные к концу XX века, были обобщены в работах Frouz (1999) и Hövemeyer (1999), и с тех пор прибавилось лишь несколько публикаций. Численность вылетающих из почвы двукрылых обычно оценивают с помощью эмерджентных ловушек (см. выше). Она варьирует в пределах от 500 до 4000 экз. м⁻² в год, однако в некоторых случаях диапазон значений расширяется от 100 до 10000 экз. м⁻² в год (Frouz, 1999; Hövemeyer, 1999). Так, в Дании на поле годовой вылет составил 1197-1981 экз. м⁻² (247-301 мг с. в. м⁻²), в березняке – 474-532 экз. м⁻² (96-124 мг с. в. м⁻²) (Nielsen, Nielsen, 2007). Вылет двукрылых происходит в течение всего сезона, причём пик может наблюдаться в различное время, обычно весной или в середине лета (Frouz, Syrovátka, 1995; Hövemeyer, 1984; Seeber et al., 2012). Так, на полях в Дании наибольшие показатели численности вылетающих имаго Sciaridae и Cecidomyiidae разных видов зафиксированы с мая по сентябрь, причём динамика может отличаться год от года (Nielsen, Nielsen, 2004; Nielsen, Nielsen, 2002).

Большинство двукрылых, попадающих в эмерджентные ловушки, действительно связаны с почвой в своём питании и развитии (относятся к временному типу жизненного цикла по

Wallwork, 1970). Среди их личинок есть сапрофаги и некрофаги, копрофаги, микофаги, хищники, паразиты и корневые фитофаги, причём зачастую даже в пределах одного семейства встречаются разные типы питания (Ferrar, 1987; Кривошеина, 2012; Кривошеина, Кривошеина, 2015). Подробно вопрос питания почвенных двукрылых обсуждается в разделе 3.3 и главе 4. Наиболее обильными по численности семействами обычно являются Sciaridae (сапрофаги, микофаги), Cecidomyiidae (сапрофаги, фитофаги, хищники), Chironomidae (сапрофаги) и Phoridae (сапрофаги, некрофаги, паразиты, хищники). Личинки последних в почвенных пробах фиксируются в малых количествах или не обнаруживаются вовсе; по-видимому, это связано с тем, что они отличаются разнообразием экологических стратегий и склонны жить в специфических микроместообитаниях, таких как тела живых или мёртвых беспозвоночных, яйца, грибы, норы животных, откуда плохо извлекаются традиционными почвенно-зоологическими методами, например с помощью термоэлектродов (Ferrar, 1987; Frouz, 1999).

Сбор имаго двукрылых с помощью эмерджентных ловушек используется не только для оценки потока вылетающих из почвы насекомых, но и для уточнения данных о составе почвенных сообществ (Frouz, 1999). Это связано, во-первых, с тем, что ряд таксонов плохо выделяется из почвы на стадии личинки, а во-вторых, с тем, что взрослые двукрылые лучше подходят для таксономического определения, чем преимагинальные стадии (Krivoshchina, 2012). Кроме того, ловушки позволяют получить относительно большой объём материала, подходящего для изотопного и иных видов инструментальных анализов, в то время как сбор достаточного числа личинок двукрылых непосредственно из почвы затруднителен (Hyodo et al., 2024).

Другие группы. Среди жесткокрылых (Coleoptera) немало таксонов, личинки которых развиваются в почве. Нередко имаго после превращения остаются в почве или в подстилке (как, например, многие Staphylinidae – постоянный тип по Wallwork, 1970), однако есть и такие представители, имаго которых живут преимущественно в наземном ярусе или перемещаются между ярусами (временный и периодический типы по Wallwork, 1970: например, многие Carabidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Cantharididae, Elateridae, Tenebrionidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae) (Гиляров, 1964). В некоторых случаях эмерджентные ловушки используют для оценки численности жуков, однако обычно в таких работах численность не пересчитывается на единицу площади и времени, а жуки не разделяются по средам обитания личинок и имаго (Holland, Reynolds, 2003; Tsunoda et al., 2019; Wikars et al., 2005). В буковом лесу в Германии число вылетающих из почвы жуков-долгоносиков (Curculionidae) составило 22 экз. м⁻² (64 мг с. в. м⁻²) в год, из которых 25% были корневыми фитофагами, а 75% – листовыми видами (Schaefer, 1990).

Исходя из биологии насекомых, которые относятся ко временному и периодическому типам жизненных циклов по Wallwork (1970), можно предположить, что и другие таксоны способны вносить вклад в вертикальный поток биомассы из почвы. Это могут быть сетчатокрылые (Neuroptera, такие как муравьиные львы, *Myrmeleontidae*), скорпионницы (Mecoptera), а также некоторые верблюдки (Raphidioptera), бабочки (Lepidoptera) и ручейники (Trichoptera) (Гиляров, 1964; Legal, 2022). Количественных данных по этим группам мало. В буковом лесу в Германии число чешуекрылых, вылетающих из почвы, составило 15 экз. м⁻² в год (Schaefer, 1990).

1.4. Питание наземных хищников дождевыми червями

Наземные хищники дождевых червей: общие замечания. Дождевые черви (*Lumbricina*) представляют собой одну из самых обильных групп беспозвоночных в наземных экосистемах. Их биомасса может достигать 100 и даже 1000 кг га⁻¹, а ночью на поверхности почвы одновременно может оказаться более 20 экз. м⁻². В их тканях высоко содержание белка (около 70% сухого вещества), а энергетическая ценность – около 20 кДж г⁻¹ с. в. (впрочем, надо учитывать и то, что содержание воды в их тканях достигает 80%, а значительная часть массы приходится на содержащуюся в кишечнике почву) (Macdonald, 1983; Sun et al., 1997). Это делает дождевых червей важным пищевым ресурсом для множества беспозвоночных и позвоночных животных, от пауков до барсуков.

Собственно-почвенные дождевые черви могут массово выходить на поверхность во время дождей, норные – для добычи пищи (растительного опада) или поиска партнёра для размножения, подстилочные виды проводят большую часть времени в поверхностных горизонтах (Darwin, 1881; Nuutinen, Butt, 1997). Дождевые черви, даже почвенные виды, регулярно выползают не только на поверхность почвы, но и на стволы деревьев или стены зданий (рисунок 1.11) (Edwards, Aranson, 2022). При этом черви становятся доступны для наземных хищников, которые таким образом получают детритную субсидию. Кроме того, многие наземные животные способны активно добывать червей, выкапывая или доставая их из почвы. Питание дождевыми червями в широком смысле известно для огромного множества наземных животных, разнообразие которых описано ниже. В обзоре Granval & Muys (1996) упоминаются 194 вида сухопутных позвоночных (преимущественно европейских), использующих дождевых червей в пищу, среди которых 134 вида птиц, 27 видов млекопитающих (включая некоторые почвенные виды) и 33 вида рептилий и амфибий. В той же работе для обозначения животных, использующих в пищу дождевых червей, был предложен термин «геодрилофаги» (*geodrilophagous species*), однако он не прижился в научной литературе.



Рисунок 1.11. Дождевые черви в наземно-воздушной среде в тропическом лесу. Слева: крупный дождевой червь, ползущий ночью по стволу дерева на высоте около 1,5 м над почвой (Вьетнам, национальный парк Бидуп – Нуйба, фото автора). По середине: сенокосец, поедающий дождевого червя на стволе дерева (Вьетнам, национальный парк Каттъян (Донгнай), фото: А.В. Тиунов). Справа: муравьи рода *Leptogenys* атакуют крупного дождевого червя на поверхности почвы (Вьетнам, национальный парк Каттъян (Донгнай), фото: И.И. Семенюк).

Дождевые черви, как и муравьи, термиты и другие почвенные животные, могут составлять заметную и даже основную часть рациона почвенных животных: слепозмеек (Typhlopidae), червяг (Caeciliidae), губоногих многоножек (Chilopoda) (Jones et al., 2006; Judas, 1989; Torres et al., 2000). Обыкновенный крот (*Talpa europaea*) может съесть 18-36 кг пищи в год, из которых более 50% (обычно 80-100%) приходится на червей (Macdonald, 1983). Многие сухопутные планарии (*Bipalium* spp., *Arthurdendyus triangulatus* и другие Geoplanidae) питаются в том числе или преимущественно дождевыми червями (Ducey et al., 2007; Ogren, 1995; Ogren, Sheldon, 1991; Sugiura, 2009). Все эти хищники сами являются преимущественно почвенными или подстилочными животными и лишь иногда выходят на поверхность, поэтому не могут выступать в роли эффективных агентов выноса вещества из почвы в наземные пищевые сети и ниже в этом разделе подробно не рассматриваются.

Наземные насекомые как потребители дождевых червей. Дождевых червей поедают многие жуки как на личиночной, так и на взрослой стадии. Так, подробно, с применением микроскопии, изотопного анализа, специфичных антител и анализа кишечной ДНК изучалось пита-

ние жужелицы *Pterostichus melanarius*: показано, что одним из доминирующих компонентов рациона этого вида являются различные виды червей, причём не только подстилочные, но и почвенные (King et al., 2010; Moulton, 2011; Symondson et al., 2000). Исследование различных видов жужелиц в Хорватии и Великобритании показало, что в кишечниках 53% особей содержались фрагменты ДНК дождевых червей, что говорит о недавнем питании ими (Jelaska, Symondson, 2016). В питании жужелицы *Abax ater* дождевые черви преобладают, по-видимому, и на личиночной, и на взрослой стадии – на них приходится около 35% всех жертв, при этом по массе черви крупнее большинства других жертв (Logeau, 1983). В лабораторных условиях на диете, состоящей только из люмбрицид, личинка этого вида за всё время развития до куколки потребляет в среднем 2350 мг ж. в. дождевых червей (Chaabane et al., 1993). С учётом данных о плотности популяции и составе рациона подсчитано, что популяция *A. ater* потребляет в среднем 2,9 г ж. в. м⁻² дождевых червей в год (Chaabane et al., 1996). Также потребление дождевых червей известно для других жужелиц (*Agonum impressum*), личинок и имаго стафилинид, таких как *Quedius mesomelinus*, и личинок жуков-мягкотелок рода *Cantharis* (McLeod, 1954; Traugott, 2003; Zhao et al., 2013).

Среди муравьёв известны специализированные охотники на дождевых червей, такие как *Psalidomyrmex procerus* и *Dorylus* spp. (Cerdá, Dejean, 2011; Dejean et al., 1999). Они обитают в основном в почве и подстилке, гнездятся в лежащих на земле стволах деревьев (по крайней мере *Psalidomyrmex*), практически не выходя из почвенной среды, однако их крылатые особи во время лёта всё же могут служить агентами выноса вещества, полученного из дождевых червей, в наземную среду (см. предыдущий раздел).

Дождевыми червями питаются некоторые двукрылые на личиночной стадии. Одних представителей обычно определяют как паразитов или паразитоидов (например, личинки *Pollenia* spp. из семейства Calliphoridae живут внутри червя, убивая его перед окукливанием) (Thomson, 1972). Питание других занимает промежуточное состояние между хищничеством и паразитизмом (а иногда и некрофагией): так, личинки *Coenosia tigrina* (Muscidae) в ходе развития сменяют несколько жертв (червей одного вида), что свойственно хищникам, но размеры жертв превосходят размеры личинок, так что «хищник» может прикрепляться к телу жертвы-хозяина и даже заползать внутрь, что ближе к паразитизму, и при этом такие двукрылые способны питаться как живыми, так и мёртвыми червями, что говорит о факультативной некрофагии (Morris, Cloutier, 1987). В то же время родственные виды – другие представители рода *Coenosia* и близких родов – являются очевидными хищниками, нападающими на других личинок насекомых (Skidmore, 1985). Так или иначе, такие двукрылые, как *Pollenia* или *C. tigrina*, питаются почвенными дождевыми червями, претерпевают превращение и развиваются в крылатых взрослых особей, которые вылетают в наземно-воздушную среду, тем самым вынося некоторое количество вещества из

почвы. Также питание живыми дождевыми червями отмечено для некоторых *Onesia* (Calliphoridae), *Sarcophaga* (Sarcophagidae) и других видов (Reynolds, 2021).

Другие наземные беспозвоночные как потребители дождевых червей. Потребление дождевых червей известно для паукообразных, в частности для пауков из по крайней мере 14 семейств (в первую очередь Theraphosidae и Stenidae), хотя некоторые свидетельства могут быть ненадёжны. Нападения на олигохет известны и среди тенетников (например, Agelenidae), и среди охотников (таких как Lycosidae), как для мелких скакунчиков (*Platycriptus undatus*), так и для очень крупных птицеядов (*Theraphosa blondi*); последние охотятся даже на гигантских дождевых червей длиной до 1 м (по-видимому, Megascolecidae) (Nyffeler et al., 2001; Nyffeler et al., 2017; Ross, 2008). В большинстве случаев факты нападения пауков на дождевых червей фиксируются путём прямого наблюдения в тропических регионах, однако появились также данные из лесов умеренных широт, полученные в результате анализа кишечной ДНК пауков (Zuev et al., 2020).

Сенокосцы активно поедают дождевых червей, в некоторых случаях олигохеты являются самым частым типом их пищи, однако не вполне ясно, способны ли они охотиться на живых червей или питаются только мёртвыми особями; немногие имеющиеся работы показывают, что сенокосцы в основном полагаются на мёртвых олигохет, а живых склонны игнорировать (Halaj, Cady, 2000; Hvam, Toft, 2008; Pinto-da-Rocha et al., 2007). Впрочем, даже потребление мёртвых червей обитателями наземно-воздушной среды способствует переносу вещества из почвенных пищевых сетей в наземные.

На дождевых червей охотятся некоторые виды сухопутных пиявок. Так, гигантские черви *Pheretima darnleiensis* (Megascolecidae) служат пищей сухопутным пиявкам *Mimobdella buettikoferi* на острове Борнео (Blakemore et al., 2007). Другие пиявки, такие как *Trocheta subviridis* и большая ложноконская (*Haemopis sanguisuga*) в Великобритании, преимущественно обитают в пресных водоёмах и охотятся на червей во влажной почве, но не выходят в наземно-воздушную среду (Hartley, 1962; Mann, 1955).

Ряд сухопутных моллюсков потребляет дождевых червей, однако не всегда ясно, в какой среде, почвенной или наземно-воздушной, преимущественно обитает тот или иной вид брюхоногих. Некоторые специализированные охотники на дождевых червей, например слизни рода *Testacella*, являются почвенными (Hausdorf, 2023). Среди моллюсков, обитающих преимущественно в наземно-воздушной среде, черви могут входить в рацион многих Rhytididae, а также *Deroceras sturanyi*, *Tandonia sowerbyi*, *Mesodon thyroidus*, *Prosopeas elberti* и других видов (Barker, Efford, 2004).

Наземные амфибии и рептилии как потребители дождевых червей. Рацион многих амфибий и некоторых рептилий включает дождевых червей. В большинстве случаев они ловят только тех особей, которые выходят на поверхность ночью, а не выкапывают их. Обычно черви играют второстепенную роль в рационе бесхвостых амфибий (например, у жаб *Bufo bufo* их доля составляла лишь 0,5% содержимого желудков, Macdonald, 1983), однако встречаются и исключения: так, показано, что дождевые черви составляют 36% объёма пищи лягушки *Rana limnocharis* в Японии, а также играют важную роль в питании некоторых узкоротов (*Xenobatrachus*, *Xenorhina*) (Hirai, Matsui, 2001; Macdonald, 1983). В отличие от бесхвостых, хвостатые амфибии (например, *Triturus* spp., *Salamandra salamandra*, *Plethodon cinereus*) активно поедают олигохет (Macdonald, 1983; Scott et al., 2023). Показано, что саламандры, уничтожая червей, могут по крайней мере на 20% снижать скорость деструкции опада (Laking et al., 2021). Некоторые саламандры также используют норы крупных дождевых червей в качестве укрытий, что делает взаимоотношения этих животных более сложными (Ransom, 2010).

На червей охотятся подвязочные змеи (*Thamnophis* spp.): некоторые сочетают их в рационе с земноводными и мелкими млекопитающими, другие питаются преимущественно червями (Crone et al., 2022; Virgin, King, 2019). Питание олигохетами известно также для ужеобразных (*Natrix* spp., *Storeria dekayi*, *Carphophis vermis*) и некоторых гадюковых (*Causus rhombeatus*) (Macdonald, 1983; Virgin, King, 2019). Среди ящериц дождевыми червями питаются некоторые анолисы (*Anolis* spp.) и веретеница (*Anguis fragilis*): анализ ДНК, содержащейся в фекалиях последней, показал, что 86% особей потребляли червей в недавнее время (Brown et al., 2012; Iturriaga, De Armas, 2019).

Птицы как потребители дождевых червей. Дождевые черви играют значительную роль в питании многих птиц (рисунок 1.12), в том числе тех, которые в основном питаются позвоночными. Так, неясыти (*Strix aluco*) ловят олигохет ночью на поверхности почвы со средней скоростью 0,4 особи в минуту, вероятно, ориентируясь на звуки, издаваемые червями при передвижении (Macdonald, 1983). Дождевые черви составляют около 58% жертв домового сыча (*Athene noctua*) (Granval, Muys, 1996). Рацион пустельги (*Falco tinnunculus*) может состоять из червей на 5-7% по массе, причём эта доля повышается весной (Shrubb, 1980; Yalden, Warburton, 1979). Крупные птицы тоже могут использовать дождевых червей в пищу. Так, у белого аиста (*Ciconia ciconia*) они составляют 18% массы пищи, однако оценка их доли в рационе по погадкам осложняется тем, что аисты также поедают кротов, питающихся червями, и отличить олигохет, напрямую съеденных аистом, от тех, которые были съедены вместе с кротом, проблематично (Orłowski et al., 2016). Также олигохеты являются важной частью рациона канадского журавля (*Grus canadensis*) (Davis, Vohs, 1993).

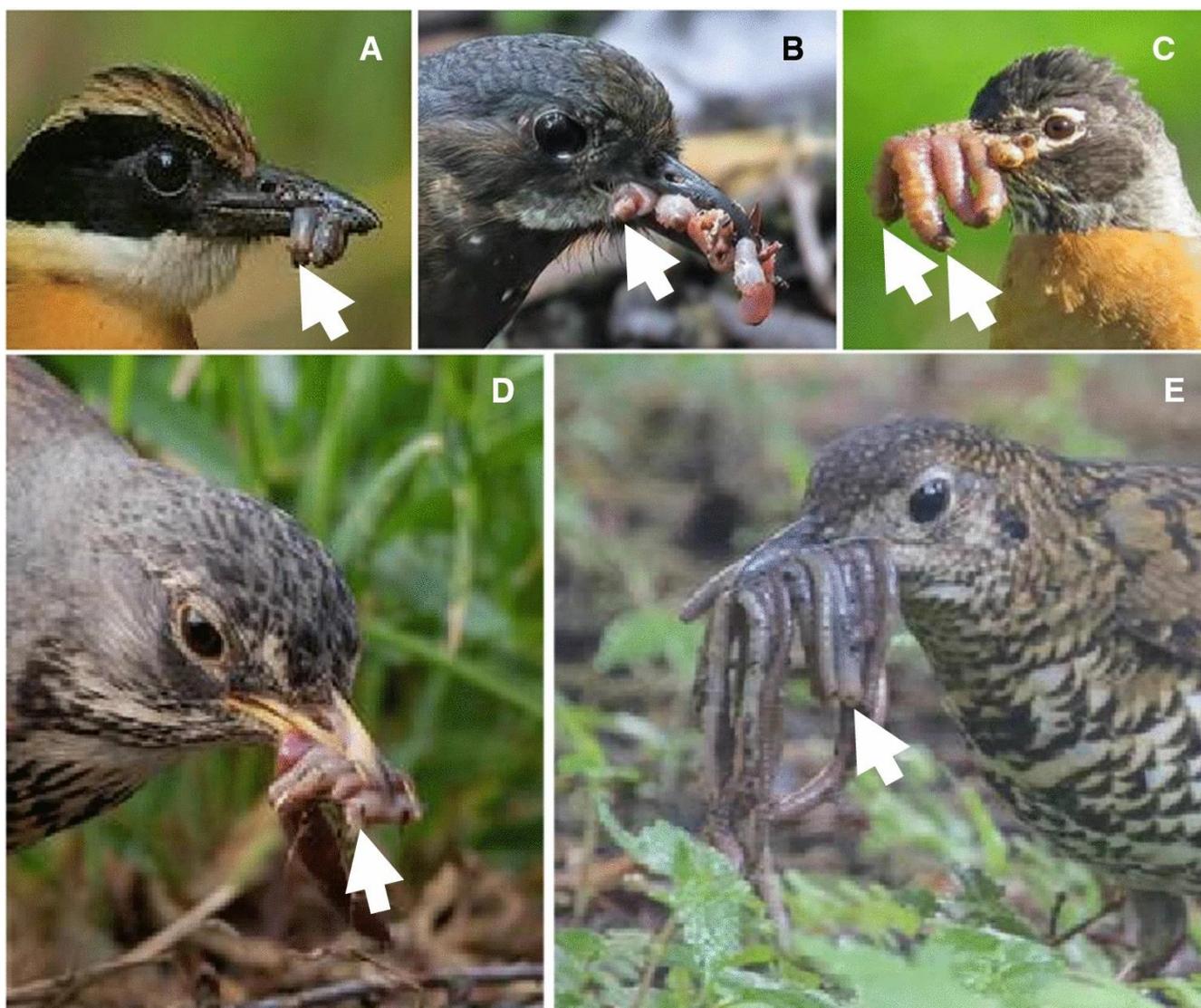


Рисунок 1.12. Примеры охоты птиц на дождевых червей. А – молуккская питта (*Pitta moluccensis*); В – усатая питтовидная муравьеловка (*Grallaria alleni*); С – странствующий дрозд (*Turdus migratorius*); D – дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*); Е – пёстрый дрозд (*Zoothera dauma*). Стрелками отмечены места, в которых птицы разорвали червей, прежде чем скормить их птенцам. Изображение из статьи Park et al. (2021).

Более типичные потребители червей – воробьинообразные: дроздовые, скворцовые, врановые и другие (рисунок 1.12). Сойки (*Garrulus glandarius*), чёрные вороны (*Corvus corone*), грачи (*Corvus frugilegus*), питты (*Pitta nympha*) охотятся на червей и часто приносят их птенцам (Park et al., 2021). Черви могут считаться основным пищевым ресурсом для чёрных дроздов (*Turdus merula*) и регулярным – для других дроздов (Judas, 1989). Скворцы (*Sternus*) и дрозды (*Turdus*) в разные сезоны используют в пищу червей и другие ресурсы в различных пропорциях – обычно доля червей выше весной и убывает к концу сезона (Gruar et al., 2003). Исследования Черенкова и др. (1995) на биостанции «Малинки» (Московская область) показали, что в мае дождевые черви

составляли 66-75% корма птенцов дроздов по численности и 80-95% – по биомассе. В июне их доля (по численности) упала до 18% у певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и 14% у чёрного (*T. merula*), по массе снизилась до 40%, а к середине июля – до 8%. По-видимому, это связано с изменением доступности разных видов добычи в течение сезона: численность червей испытывает слабые сезонные колебания, поэтому они остаются доступны весной, тогда как насекомые становятся обильны позже, к началу лета. Наблюдения показывают, что странствующий дрозд (*Turdus migratorius*) ловит в среднем одного червя в минуту (Macdonald, 1983). В Великобритании была обнаружена связь между обилием дождевых червей и численностью потребляющих их птиц: в первую очередь дроздов, а также зарянок (*Erithacus rubecula*), и это наблюдение предлагается использовать для мониторинга численности олигохет (Martay, Pearce-Higgins, 2020). Обыкновенный лирохвост (*Menura novaehollandiae*), раскапывая почву в поисках червей, перемешивает подстилку с поверхностным слоем, тем самым ускоряя разложение и повышая эрозию на склонах (Macdonald, 1983).

Некоторые ржанкообразные птицы, например чайки (*Larus* spp.) и кулики (*Vanellus vanellus*, *Haematopus ostralegus*), активно ловят червей на пашнях и лугах, преимущественно на рассвете, когда черви поднимаются к поверхности. Взвешивание серебристых чаек (*Larus argentatus*) до и после такой охоты показало, что они добывают до 33 г добычи (по-видимому, червей) в час (Macdonald, 1983). В некоторых случаях на долю дождевых червей может приходиться до 92% сухой биомассы пищи озёрной чайки (*Chroicocephalus ridibundus*) (Granval, Muys, 1996). В зимний период черви составляют наибольшую часть рациона буллеровой чайки (*Chroicocephalus bulleri*) в Новой Зеландии, хотя другие виды чаек, обитающие в тех же экосистемах, больше полагаются на насекомых (Moeed, 1976). Турухтан (*Philomachus pugnax*), ориентируясь как на зрение, так и на слух, предпочитает искать червей днём, а не ночью, когда большее число их выходит на поверхность, и ловит в среднем по два червя в минуту (Onrust et al., 2017). В эксперименте на лугу в Исландии показано, что золотистые ржанки (*Pluvialis apricaria*) съедают в среднем 4,5 экз. м⁻² сут.⁻¹ дождевых червей (Bengtson et al., 1976). Почвенных животных, в том числе олигохет, активно потребляют бекасовые. Вальдшнепы (*Scolopax* spp.), дупели (*Gallinago media*) и в некоторых случаях кроншнепы (*Numenius arquata*) питаются преимущественно дождевыми червями, используя длинные клювы для извлечения их из почвы (Berg, 1993; Rabe et al., 1983). Показано, что выбор места обитания вальдшнепами положительно коррелирует с биомассой дождевых червей в конкретной локации (Macdonald, 1983). Анализ желудков американских вальдшнепов (*Scolopax minor*) показал, что они выбирают определённые виды червей (в основном *Dendrobaena octaedra* и *Aporrectodea tuberculata*), обитающих на подходящей для клюва птицы глубине (Reynolds, 1977). По некоторым данным, европейский вальдшнеп (*Scolopax rusticola*) в зимний период получает из дождевых червей 88% энергии (Granval, Muys, 1996).

В качестве дополнительного пищевого ресурса дождевых червей используют курообразные, в том числе одомашненные, такие как куры (*Gallus gallus*) и индейки (*Meleagris gallopavo*) (Lund et al., 1966). Среди бескилевых птиц почвенными беспозвоночными питаются киви (*Apteryx spp.*). В их рационе дождевые черви встречаются в 80-94% случаев и являются наиболее частой добычей (Colbourne, Powlesland, 1988; Reid et al., 1982).

На интенсивность поедания червей птицами влияет количество разлагающегося органического вещества в почве. Экспериментально показано, что при дефиците доступной органики черви больше времени проводят на поверхности почвы, что повышает риск нападения со стороны птиц (Onrust, Piersma, 2017). В отдельных случаях отмечено накопление пестицидов птицами через поедание дождевых червей: у дроздов и вальдшнепов концентрации ДДТ в тканях достигали опасных уровней, что демонстрирует не только интенсивность потребления червей, но и их важную роль в передаче загрязнителей по пищевым цепям (Macdonald, 1983).

Наземные млекопитающие как потребители дождевых червей. Среди млекопитающих потребление дождевых червей наиболее характерно для насекомоядных, особенно землеройковых. Многочисленные виды землероек (*Sorex*, *Neomys*, *Blarina*) регулярно включают червей в рацион, но в очень разных количествах: черви составляют от 3-4% их пищи до большей её части. *Sorex mirabilis* потребляет в среднем 29 г беспозвоночных в сутки, из них более 80% (24 г) приходится на дождевых червей (Macdonald, 1983). В экспериментах в Великобритании подсчитано, что суточное потребление одной особи *Sorex araneus* составляет 4-15 г ж. в. при средней доле Lumbricidae 30%. С учётом плотности популяции землеройки потребление составляет 6-90 г ж. в. га⁻¹ сут.⁻¹ червей, или 0,03-0,5 г с. в. м⁻² год⁻¹, что соответствует 0,3-5% биомассы дождевых червей (которая в среднем в исследуемой экосистеме равняется 10 г м⁻²) (Judas, 1989; Pernetta, 1976). Доля червей в питании землероек может варьировать по сезонам от 0% до 60%, достигая максимума осенью и зимой (Judas, 1989). Ёж (*Erinaceus europaeus*) ловит червей ночью, вытягивая их из нор раскачивающимися движениями. Водяная землеройка (*Neomys fodiens*) также специализируется на них (Macdonald, 1983).

Среди грызунов случаи поедания червей фиксируются относительно редко (например, у *Apodemus sylvaticus* или *Clethrionomys glareolus*). Исследования в Африке показали, что лишь немногие виды, например *Lophuromys sikapusi*, регулярно включают дождевых червей в рацион (Macdonald, 1983). Однако известны грызуны, специализирующиеся на питании мягкотелыми беспозвоночными – так называемые землеройковые крысы (представители родов *Paucidentomys*, *Rhynchomys*, *Melasmothrix*, *Tateomys*), рацион некоторых из которых, например *Paucidentomys vermidax*, судя по имеющимся данным, целиком состоит из червей (Esselstyn et al., 2012; Martinez et al., 2018; Samuels, 2009).

Среди представителей хищных выделяются барсук (*Meles meles*) и лиса (*Vulpes vulpes*), которые демонстрируют поведенческую специализацию на ловле крупных норных червей *Lumbricus terrestris*. Лиса способна поймать до 10 особей в минуту, а барсук – 130-200 особей за ночь; лиса может получать до 10% калорий из крупных олигохет, а в рационе барсука на червей приходится 15-27% объёма потребляемой пищи (Cleary et al., 2011; Curry, 2004; Macdonald, 1980; Virgós et al., 2011). Поведение этих хищников и распределение их популяций тесно связаны с доступностью червей (Macdonald, 1983). Хотя в ряде случаев черви служат для барсуков основной пищей, в других экосистемах (засушливые средиземноморские побережья в Италии, нарушенные местообитания в Беларуси с низкой плотностью червей) их роль в питании гораздо ниже (Kruuk, Parish, 1985; Pigozzi, 1991; Sidorovich et al., 2011). Зондский вонючий барсук (*Mydaus javanensis*) также использует в пищу червей семейства Megascolecidae (Blakemore et al., 2007). Лесная куница (*Martes martes*) включает червей в свой рацион в зимний период (Putman, 2000). В Йеллоустоне за выкапыванием и поеданием крупных олигохет (предположительно, Lumbricidae) были замечены бурые медведи, хотя это происходило только весной и в их питании черви, по-видимому, играют незначительную роль (Gunther et al., 2014; Mattson et al., 2002). На острове Борнео малайские медведи (*Helarctos malayanus*) также включают в рацион крупных дождевых червей (Blakemore et al., 2007).

Кабаны (*Sus scrofa*) регулярно, в течение всех сезонов потребляют дождевых червей: их доля в рационе варьирует от менее чем 1% до 28% по сухому весу, а по частоте олигохеты являются одним из доминирующих источников животной пищи (Baubet et al., 2003; Shin et al., 2020). Потребление олигохет может влиять на рост и смертность поросят (возможно, через передачу паразитов – см. ниже), а также на достижение ими половой зрелости (Lee, Lee, 2019). Также червями семейства Megascolecidae питаются бородатые свиньи (*Sus barbatus*) (Blakemore et al., 2007).

Рацион некоторых яйцекладущих, в частности проехидны Брюйна (*Zaglossus bruijnii*), состоит из червей на значительную долю (Edwards, Arancon, 2022). Питаются крупными червями и панголины (*Manis javanica*) (Blakemore et al., 2007).

Регулярно встречаются сообщения об употреблении в пищу дождевых червей человеком, однако задокументированные случаи редки. В частности, индейцы Амазонии употребляют в пищу дождевых червей – по крайней мере два вида рода *Andiorrhinus* (Glossoscolecidae) (Paoletti, Dufour, 2005).

Влияние хищников на популяции дождевых червей. Несмотря на распространённость использования дождевых червей в качестве пищевого ресурса, количественные оценки интенсивности потребления олигохет немногочисленны и зачастую несопоставимы друг с другом из-за различных методов и параметров оценки. Влияние хищников – как почвенных, так и наземных

– на популяции дождевых червей также изучено мало (Edwards, Arancon, 2022), в основном из-за очень ограниченного набора инструментов, доступных для проведения таких исследований (Bengtson et al., 1976; Judas, 1989).

Золотистые ржанки (*Pluvialis apricaria*), потребляющие в среднем 4,5 экз. м⁻² сут.⁻¹ червей, способны снижать их численность примерно на 50%: в эксперименте с изоляцией участков от птиц плотность дождевых червей на открытых участках к концу экспозиции (через 22 дня) составила 107 экз. м⁻², а на изолированных – 238 экз. м⁻² (Bengtson et al., 1976). Когда прямые измерения невозможны, объемы потребления червей хищниками в масштабах популяций иногда могут быть рассчитаны из других имеющихся данных, как в описанном выше примере с жужелицей *A. ater*, популяций которой потребляет за год 2,9 г ж. в. м⁻² дождевых червей (Chaabane et al., 1996). Барсуки, несмотря на значительную долю червей в рационе, потребляют лишь менее 5% доступной биомассы дождевых червей (Curry, 2004).

В работе Judas et al. (1989) по оценке воздействия хищников на численность дождевых червей экспериментальная площадка была изолирована от различных хищников (птиц, землероек, грызунов и жужелиц) на 7,5 месяцев, с октября по май. Период проведения эксперимента включал зимний сезон, когда из-за снежного покрова черви недоступны для многих наземных хищников. С другой стороны, известно, что землеройки склонны повышать долю червей в рационе осенью и зимой, а птицы – ранней весной. К концу эксперимента между огороженным и контрольным участками не было обнаружено значимых различий в численности и распределении дождевых червей. При этом подсчитано, что в исследуемом биотопе землеройки потребляют в год 0,03-0,5 г с. в. м⁻², или 0,3-5% всей биомассы дождевых червей (Pernetta, 1976), а жужелицы, по грубой оценке, могут съесть в месяц 0,4-1,3% биомассы всех дождевых червей (или 12-36% биомассы только подстилочных видов, т. к. жуки чаще всего нападают именно на эпигейных животных). Однако годовая продукция червей может составлять 33-56% их биомассы, что, по-видимому, покрывает изъятие хищниками. Автор отмечает, что в этом эксперименте черви были изолированы только от относительно крупных наземных хищников, но не от более мелких почвенных губоногих многоножек, которые часто охотятся на молодых дождевых червей. В другой серии экспериментов, проведённых в микрокосмах с участием губоногих, показано, что они значительно повышают смертность среди ювенильных Lumbricidae. Возможно, в данном случае именно почвенные хищники вносили основной вклад в ограничение численности олигохет, что могло бы объяснить результаты эксперимента (Judas et al. 1989).

Заметное влияние на численность дождевых червей могут оказывать и другие почвенные хищники – планарии. В неделю они могут потреблять от 0,7 до 1,4 экз. (0,3-0,5 мг ж. в.) *Eisenia fetida* и других Lumbricidae (Blackshaw, 1991; Christensen, Mather, 2001; Lillico et al., 1996). В ме-

стах инвазивного распространения, например в Ирландии, достигая плотности 6,5 экз. м⁻², планарии являются серьёзной угрозой для популяций местных дождевых червей, хотя в их родной Новой Зеландии, по-видимому, не оказывают существенного влияния на численность олигохет (Blackshaw, 1990).

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что хищничество, в том числе со стороны наземных животных, обычно не оказывает существенного влияния на численность и структуру популяций дождевых червей. Исключением может являться кратковременное сокращение численности после периодов интенсивного кормления птицами, а также распространение инвазивных видов хищников (Curry, 2004; Edwards, Arancon, 2022).

Дождевые черви как хозяева паразитов наземных животных. Почвенные животные не только выступают в роли жертв наземных хищников, но и могут быть промежуточными или транспортными хозяевами их паразитов. Лучше всего в этом отношении изучены дождевые черви. Так, *Lumbricus terrestris*, *Allolobophora caliginosa* и *Eisenia fetida* передают поедающим их курам и индейкам паразитических нематод *Heterakis gallinarum* (Ascaridida) и простейших *Histomonas* (Parabasalia) (Lund et al., 1966). Также дождевые черви выступают в роли промежуточных хозяев нематод, поражающих свиней и хищных млекопитающих. Кабаны заражаются лёгочными нематодами (*Metastrongylus* spp.) через поедание дождевых червей родов *Lumbricus*, *Aporrectodea*, *Allolobophora* (Humbert, Henry, 1989). В дождевых червях обнаруживаются цистицерки по крайней мере четырёх видов ленточных червей (Cestoda), которые при поедании червей могут заражать кур, других птиц и грызунов (Edwards, Arancon, 2022). Передача паразитов от почвенных животных наземным может быть ещё одним механизмом интеграции детритных и пастбищных пищевых сетей.

1.5. Питание наземных хищников почвенными членистоногими

Наземные животные как потребители муравьёв и термитов. Как описано в разделе 1.3, муравьёв и термитов не всегда можно однозначно отнести к почвенным животным, однако многие из них (ряд муравьёв и подавляющее большинство термитов) действительно питаются за счёт почвенных или подстилочных ресурсов детритных пищевых сетей, поэтому потребление их наземными хищниками является частью процесса переноса вещества из почвы в наземный ярус и служит примером детритной субсидии.

Мирмекофагия, то есть питание муравьями и/или термитами, широко распространена в различных таксонах и хорошо изучена для млекопитающих (таблица 1.1).

Таблица 1.1

Млекопитающие, в чьём рационе муравьи и термиты составляют большую часть (из обзора Reiss, 2000, с актуализированной классификацией). Доля муравьёв (М), термитов (Т) или обеих групп вместе (МТ) в рационе показана цифрами: 1 – <10%, 2 – 11-50%, 3 – 51-90%, 4 – >90%.

| Отряд | Семейство | Вид | Рацион |
|-----------------|-----------------|--|----------|
| Monotremata | Tachyglossidae | Австралийская ехидна (<i>Tachyglossus aculeatus</i>) | 4МТ |
| Dasyuromorphia | Myrmecobiidae | Намбат (<i>Myrmecobius fasciatus</i>) | 2М, 3Т |
| Didelphimorphia | Didelphidae | Бурый четырёхглазый опоссум (<i>Metachirus nudicaudatus</i>) | 3Т |
| Peramelemorphia | Thylacomidae | Кроличий бандикут (<i>Macrotis lagotis</i>) | 3МТ |
| Pholidota | Manidae | Панголины (<i>Manis</i> spp.) | 4МТ |
| Pilosa | Myrmecophagidae | Карликовый муравьед (<i>Cyclopes didactylus</i>) | 4М, 2Т |
| | | Четырёхпалые муравьеды (<i>Tamandua</i> spp.) | 4МТ |
| | | Гигантский муравьед (<i>Myrmecophaga tridactyla</i>) | 4МТ |
| Cingulata | Dasypodidae | Девятипоясные броненосцы (<i>Dasypus</i> spp.) | 2-3МТ |
| | Chlamyphoridae | Голохвостые броненосцы (<i>Cabassous</i> spp.) | 4МТ |
| | | Трёхпоясный броненосец (<i>Tolypeutes tricinctus</i>) | 4МТ |
| | | Гигантский броненосец (<i>Priodontes maximus</i>) | 4МТ |
| Insectivora | Talpidae | Волосатохвостый крот (<i>Parascalops breweri</i>) | 3М |
| Chiroptera | Emballonuridae | Мешкокрыл <i>Emballonura nigrescens</i> | 3М, 1Т |
| Primates | Lorisidae | Потто (<i>Perodictus potto</i>) | 3М |
| | Cercopithecidae | Мартышки (<i>Cercopithecus</i> spp.), см. также рисунок 1.13 | 3-4М, 1Т |
| Carnivora | Canidae | Большеухая лисица (<i>Otocyon megalotis</i>) | 2М, 3Т |
| | Herpestidae | Пушистохвостый мангуст (<i>Bdeogale crassicauda</i>), см. также рисунок 1.13 | 3МТ |
| | | Жёлтый мангуст (<i>Cynictis penicillate</i>) | 2М, 3Т |
| | | Полосатый мангуст (<i>Mungos mungo</i>) | 3М, 2Т |
| | | Умби (<i>Rhynchogale melleri</i>) | 4Т |
| | Protelidae | Земляной волк (<i>Protelus cristatus</i>) | 2М, 4Т |
| Tubulidentata | Orycteropodidae | Трубказуб (<i>Orycteropus afer</i>) | 4МТ |
| Rodentia | Sciuridae | Полосатые белки (<i>Funisciurus</i> spp.) | 3-4МТ |
| | Cricetidae | Древесная мышь (<i>Prionomys batesi</i>) | 4М |
| | | Рыжий копающий хомячок (<i>Oxymycterus rufus</i>) | 4М |
| | Muridae | Крыса <i>Praomys erythroleucus</i> | 1-4МТ |

Среди млекопитающих специализированные мирмекофаги, чьё питание состоит из муравьёв и термитов более чем на 90%, встречаются в семи отрядах, а многие другие, менее специализированные виды, дополняют муравьями и термитами более разнообразный рацион. Большинство млекопитающих, питающихся термитами, питаются и муравьями, и наоборот, за исключением умеренных широт, где термиты отсутствуют (Redford, 1987). В таблице 1.1 приведены обобщённые данные по видам, для которых известна доля муравьёв и термитов в питании и эта доля составляет большую часть рациона (Reiss, 2000). Кроме того, муравьёв и термитов потребляют десятки других млекопитающих (всего отмечено по крайней мере 216 видов), данные по ним собраны в обзоре Redford (1987). Так, бурые медведи (*Ursus arctos*) разрывают и разоряют муравейники рыжих лесных муравьёв (*Formica rufa*), оказывая таким образом влияние на различные группы почвенных животных (Рыбалов, 2022).

Чаще всего животные питаются бескрылыми рабочими и солдатами, добывая их из муравейников и термитников или собирая во время фуражировок. Некоторые специализированные мирмекофаги, такие как гигантский муравьед, способны разрушать прочные гнёзда, чтобы добраться до насекомых внутри. Шимпанзе (*Pan troglodytes*) используют для ловли термитов рода *Macrotermes*, в основном солдат, палочки или травинки – простейшие орудия (рисунок 1.13). Примат опускает палочку в ход гнезда, дожидается, пока солдаты схватятся за неё мандибулами, а затем аккуратно извлекает орудие вместе с насекомыми, которые слизывает (Phillips et al., 2023; Гудолл, 1992). Среди других хищников на солдат и рабочих термитов нападают совы, сцинки, игуаны, квакши, скорпионы, клопы и осы, однако наиболее активными потребителями, по-видимому, являются муравьи – как специализированные термитофаги, так и виды с широкой кормовой базой (Culliney, Grace, 2000; Mill, 1983; Tuma et al., 2020).

Термиты являются второй после прямокрылых группой насекомых по частоте употребления в пищу людьми. В 29 странах Африки, Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки используют в пищу по крайней мере 38 видов термитов, пять видов – для подкормки домашних животных. Чаще всего люди используют крупных термитов рода *Macrotermes* (De Figueirêdo et al., 2015).

Потребление крылатых термитов и муравьёв имеет особую специфику по сравнению с поеданием бескрылых особей. В отличие от других каст, крылатые имаго не защищены ни стенками гнезда, ни солдатами, летают открыто, при этом обычно появляются массово и имеют более высокую пищевую ценность по сравнению с бескрылыми особями. Однако такой пищевой ресурс появляется лишь на непродолжительное время (Redford, 1987). В потреблении крылатых муравьёв и термитов участвуют многочисленные охотники на летающих насекомых из числа птиц, рептилий, амфибий, млекопитающих, насекомых, пауков. Во время лёта термитов *Pseudocanthotermes militaris* шимпанзе собирают крылатых особей с гнёзд и с деревьев (Гудолл, 1992).

Крылатыми термитами *Macrotermes* в Танзании кормятся вараны, ястребинообразные птицы, турако и птицы-носороги, полорогие парнокопытные, виверровые и мангусты, летучие мыши, грызуны, различные приматы (рисунок 1.13) (Phillips et al., 2023). В Кении среди потребителей крылатых *Macrotermes subhyalinus* отмечены вараны, агамы и сцинки, летучие мыши, а также многочисленные птицы: молотоглавы (ловят в среднем 9 экз. мин⁻¹), аистовые (до 16 экз. мин⁻¹), куриные, голуби (до 4 экз. мин⁻¹), тураковые, кукушки, совы (3 экз. мин⁻¹), стрижи, птицы-мыши, ласточки, дронго, бюльбюли, мухоловковые, монарховые, сорокопуты, скворцовые, нектарницы, ткачиковые и вдовушковые (Dial, Vaughan, 1987). В Бразилии питание термитами известно для 51 семейства птиц, чаще всего они потребляют крылатых особей (De Vasconcelos et al., 2015). Таким образом, массовый вылет крылатых термитов создаёт мощный всплеск ресурса, отсутствующего в другое время, и этот ресурс осваивают как специализированные насекомоядные животные (такие как стрижи и летучие мыши) и хищники-генералисты (вараны, аисты), так и животные, в другое время питающиеся в основном растениями (нектарницы, полорогие).



Рисунок 1.13. Различные животные, собирающие термитов рода *Macrotermes* с гнёзд в Танзании. А – краснохвостая мартышка (*Cercopithecus ascanius*) и пушистохвостый мангуст (*Bdeogale crassicauda*), В – шимпанзе (*Pan troglodytes*) ловит крылатых термитов с помощью специализированного орудия, С – белогорлый варан (*Varanus albigularis*), D – африканская циветта (*Civettictis civetta*). Из Phillips et al., 2023.

Наземные потребители других почвенных насекомых. За исключением муравьёв и термитов данные о питании хищников почвенными членистоногими фрагментарны. Крупные млекопитающие способны выкапывать из почвы насекомых: например, кабаны в лесах Франции добывают навозников-землероев (*Geotrupidae*), медведи в лиственных лесах в Японии – личинок цикад (см. раздел 1.3), шимпанзе в Танзании – личинок жуков (Гудолл, 1992; Humbert, Henry, 1989; Tomita, Niura, 2020).

Вылетающие из почвы насекомые (в первую очередь двукрылые, см. раздел 1.3) становятся жертвами многочисленных наземных хищников-генералистов. По-видимому, такие животные обычно потребляют насекомых как наземного, так и почвенного происхождения, не специализируясь на одном из потоков, а интегрируя их (Scheu, 2001). Разнообразие насекомоядных членистоногих и позвоночных очень велико, и подробное его обсуждение представляется избыточным для данного обзора, поэтому мы остановимся на хорошо изученной модельной группе – пауках – и рассмотрим существующие оценки масштабов их хищничества.

Наиболее обильными по биомассе наземными хищниками в большинстве сухопутных экосистем являются пауки (муравьи превосходят их по массе, но далеко не все являются хищными), и вклад почвенных насекомых в их рацион существенен (Haraguchi et al., 2012). Подсчитано, что пауки по всему миру потребляют 400-800 млн т ж. в. жертв в год (Nyffeler, Birkhofer, 2017), причём наибольшая часть этой массы приходится на насекомых. Эта цифра соответствует примерно 0,2% чистой первичной продукции всей суши (Cramer et al., 1999; Vitousek et al., 1986). Живущие в наземном ярусе пауки активно потребляют многих развивающихся в почве двукрылых (*Sciaridae*, *Cecidomyiidae*, *Phoridae*), а также коллембол (Cuff et al., 2022; Wise et al., 2006).

В некоторых случаях удаётся оценить долю животных почвенного происхождения в питании пауков. Так, рацион двух видов пауков в кедровом лесу в Японии состоял из детритофагов на 49% и 57%, а на участках, изолированных от почвы, численность пауков падала (Miyashita et al., 2003). В исследовании Perkins et al. (2018) на лугах в Германии и Великобритании была определена доля в питании пауков (тенётников и охотников) различных жертв: фитофагов («зелёный» компонент), детритофагов («бурый» компонент), а также других пауков (внутригрупповой компонент). Для определения рациона использовали анализ стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$), учитывали биомассу потенциальной добычи пауков. Все группы пауков использовали и «зелёный», и «бурый» каналы. Доля фитофагов в рационе варьировала от 31% до 63% и увеличивалась при росте их численности, особенно у охотников, в то время как доля детритофагов в рационе почти не менялась с их численностью и во всех исследованных сообществах составляла около 30% (рисунок 1.14). Питание пауков животными как наземного, так и почвенного происхождения было неоднократно подтверждено и с помощью анализа кишечной ДНК (Toju, Baba, 2018; Zuev et al., 2020).

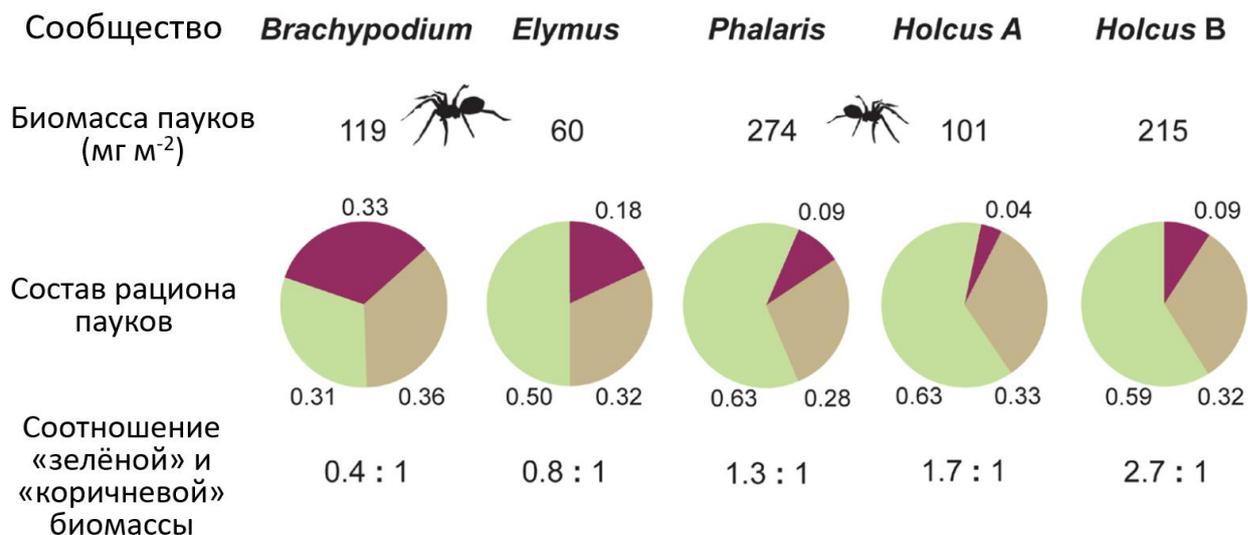


Рисунок 1.14. Доля различных источников пищи в питании пауков пяти луговых сообществ. Светло-зелёный – фитофаги, бежевый – детритофаги, вишнёвый – другие пауки. Изображение из работы Perkins et al. (2018).

Как и дождевые черви, почвенные насекомые могут переносить паразитов наземных животных. Почвенные жуки (*Geotrupidae*: *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopris vernalis*) являются промежуточными хозяевами нематод, паразитирующих в желудках кабанов (Humbert, Henry, 1989). В среднем по миру 43% некровососущих двукрылых (в том числе развивающихся в почве и питающихся мёртвым веществом) несут паразитов, которых могут передавать наземным животным разными путями (Liu et al., 2023).

Влияние наземных хищников на сообщества почвенных членистоногих. Наземные хищники могут играть важную роль в регуляции сообществ беспозвоночных в почве и лесной подстилке (Sitvarin et al., 2016; Tomita et al., 2025). Модельными животными для изучения этого явления стали хвостатые земноводные и землеройки.

В США в эксперименте продолжительностью 4,5 месяца на огороженных природных участках присутствие краснопинных саламандр (*Plethodon cinereus*) снизило численность почвенных беспозвоночных (пауков, двупарноногих многоножек, личинок жуков и двукрылых, а также моллюсков) и замедлило разложение опада на 11-17% по сравнению с контрольными участками (Wuman, 1998). В другом эксперименте на открытых участках грунта тот же вид саламандр снизил численность мезофауны (клещей, некоторых коллембол), но не макрофауны (многоножек, пауков, личинок жуков и двукрылых), причём воздействие саламандр наиболее сильно проявлялось весной, когда влажность способствовала успешному поиску пищи саламандрами и когда

хищники могли влиять на ранние стадии роста популяций жертв (Walton, 2005). В эксперименте, проведённом в микрокосмах, присутствие краснопинных саламандр привело к снижению численности панцирных клещей, ложноскорпионов, мокриц и многоножек по сравнению с контролем, в котором саламандры отсутствовали. Саламандры могли оказывать косвенный положительный эффект на численность некоторых коллембол. По-видимому, это объясняется тем, что саламандры поедали беспозвоночных хищников и конкурентов коллембол (ложноскорпионов, мокриц и многоножек) (Walton et al., 2006).

Согласно оценкам, в различных лесах России землеройки (*Sorex spp.*) ежегодно потребляют массу почвенных беспозвоночных, эквивалентную 30-240% биомассы почвенной мезофауны (Shvarts et al., 1997). В эксперименте в умеренном лесу в Японии показано, что присутствие землеройки *Sorex unguiculatus* снижает численность дождевых червей, изопод и пауков, при этом повышая численность коллембол (возможно, за счёт уменьшения числа хищников – пауков). Скорость разложения опада в эксперименте не изменилась (Namba, Ohdachi, 2016). Похожий результат был получен в тропическом лесу в Кот-д'Ивуаре, где исключение наземных насекомоядных птиц и млекопитающих привело к увеличению плотности крупных почвенных беспозвоночных (>5 мм), особенно пауков и дождевых червей, и к уменьшению плотности мелких членистоногих, включая коллембол, клещей и личинок Sciaridae. Было показано наличие нисходящего трофического каскада, влияющего не только на численность животных, но и на содержание в почве фосфора (Dunham, 2008). В различных экспериментах с разнообразными хищниками почвенных животных наблюдалось и усиление, и ослабление процесса разложения, и отсутствие эффекта (Sitvarin et al., 2016).

Важное отличие наземных хищников от подземных в их воздействии на почвенные сообщества состоит в том, что первые значительно более мобильны и перемещаются на большие расстояния. Теория предполагает, что пищевые сети могут быть стабилизированы подвижными потребителями, которые добывают больше ресурсов в местах их обилия и снижают потребление в местах с менее богатыми ресурсами (Tomita et al., 2025).

1.6. Влияние детритной субсидии на наземные сообщества и практическая значимость этого явления

Вопрос влияния детритной субсидии на наземные сообщества важен как с теоретической, так и с практической точки зрения. Предполагается, что усиление детритного блока сообщества должно предоставлять дополнительное питание наземным хищникам-генералистам, которые, увеличивая свою численность и биомассу, будут активно потреблять также и наземных фито-

фагов, контролируя их численность по механизму «сверху вниз». Этот каскадный эффект предлагается использовать для борьбы с сельскохозяйственными вредителями, однако результаты экспериментов противоречивы.

Во многих экспериментах как в природных, так и в агроэкосистемах при внесении детритной субсидии росла численность хищников, но не наблюдалось каскадного эффекта. Так, добавление в почву луга в Германии изотопно-меченого растительного (кукурузы) и животного (личинки дрозофил) детрита привело к росту численности детритофагов (коллембол) и хищников (пауков Lycosidae). Другие пауки (Linyphiidae, Gnaphosidae) получили метку, что говорит об освоении детритной субсидии, но не увеличивали численность. Плотность растительных цикадовых и тлей с добавлением детрита не менялась (Oelbermann et al., 2008). В других случаях при внесении субсидии фитофаги даже получают преимущество. В эксперименте на поле озимой пшеницы в Германии детритная субсидия повысила численность как почвенных детритофагов (коллембол), так и наземных фитофагов (тлей) (Birkhofer et al., 2008). Возможное объяснение этого эффекта может состоять в том, что хищники переключились с тлей на альтернативную, более доступную добычу – детритофагов. Кроме того, на результат может влиять внутригрупповое хищничество (intraguild predation), то есть поедание одних хищников другими.

В других случаях с помощью добавления детрита удавалось добиться как роста численности хищников, так и снижения численности фитофагов. Однако это не всегда влияло на урожай, как в эксперименте на овощных полях в Кентукки (США) (Halaj, Wise, 2002). В эксперименте на пшеничных полях в Германии внесение детрита (кукурузной мульчи) увеличило численность некоторых видов хищников, на некоторых участках наблюдалось снижение численности тлей, однако эффект сильно менялся в зависимости от конкретного поля и особенностей его пищевой сети (Von Berg et al., 2010). В эксперименте на ячменном поле в Швеции использовали три вида добавок: минеральное удобрение, медленно разлагающееся органическое удобрение (сено) и быстро разлагающееся органическое удобрение (навоз). Контроль численности тлей со стороны хищников оказался значительно сильнее при внесении органической добавки (особенно навоза), чем при использовании минерального удобрения. При внесении минеральной добавки ожидаемо возросла биомасса растений, стимулируя поток энергии через пастбищную пищевую сеть и увеличивая численность тлей. Навоз как более доступный для микроорганизмов субстрат оказывал больший эффект на трофические каскады, чем более инертное сено: при добавлении навоза сильнее наращивали биомассу члены детритной пищевой сети, становились обильнее хищники-генералисты (пауки *Pardosa* и хищные жуки), которые снижали численность тлей (рисунок 1.15). Таким образом, влияние субсидии на фитофагов может зависеть от вида вносимого вещества и скорости его разложения. Пищевые сети агроэкосистем чувствительны к тому, какой канал («зелёный» или «бурый») получает субсидию (Riggi, Vommarco, 2019).

Из приведённых экспериментов следует, что детритную субсидию, стимулирующую хищников, можно использовать для контроля численности вредителей «сверху вниз», однако прогнозирование эффекта на данный момент не всегда возможно. Для более точных предположений, по-видимому, стоит принимать во внимание особенности хищников, обитающих в конкретном агроценозе, и топологию пищевой сети.

Вне зависимости от возможности и эффективности практического применения феномена детритной субсидии в агроценозах, приведённая в данном обзоре информация свидетельствует о важной роли потока вещества и энергии, поступающего из почвенных детритных пищевых сетей в наземно-воздушные. Можно утверждать, что детритная субсидия в значительной степени определяет облик наземных сообществ в большинстве регионов Земли. На это указывает целый ряд хорошо установленных феноменов, например зависимость множества видов птиц от почвенных животных в критический период весеннего размножения и высокая доля развивающихся в почве насекомых в питании пауков-тенетников. Тем не менее сведения о мощности потока детритной субсидии и путях её освоения наземными сообществами остаются фрагментарными. Для большинства экосистем отсутствуют оценки биомассы насекомых, покидающих почву. Сведения о доле дождевых червей в питании наземных хищников носят несистематический характер.

Глава 2. Основные методы

В данной главе приведены сведения о локациях, в которых был собран материал и проведены эксперименты, описаны общие подходы к изотопному и статистическому анализам, использованным в работе, и основных методах полевых исследований. Детали применения отдельных методов приведены в разделах «Материал и методы» соответствующих глав (3-6).

2.1. Точки проведения экспериментов и сбора материала

Работа проведена в шести локациях (точках), в пределах которых выделено от одной до трёх рабочих площадок. Каждой экспериментальной точке присвоено название, которое используется далее по тексту.

Хибины. Россия, Мурманская область, г. Кировск, территория Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН. Хибины, г. Вудъяврчорр. Горная тундра (рисунок 2.1). Почвы представлены горными подбурами. Осадки: 590 мм в год, среднегодовая температура: $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (WorldClim, 2025). Выражены сезоны, среднемесячная температура на высоте 200 м н. у. м. варьирует от $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$ в январе до $+15\text{ }^{\circ}\text{C}$ в июле. Природные условия, почвы и растительность описаны в работах: Боровичёв и др. (2021), Королёва и др. (2022), Леонов, Рахлеева (2011), Переверзев (2010).

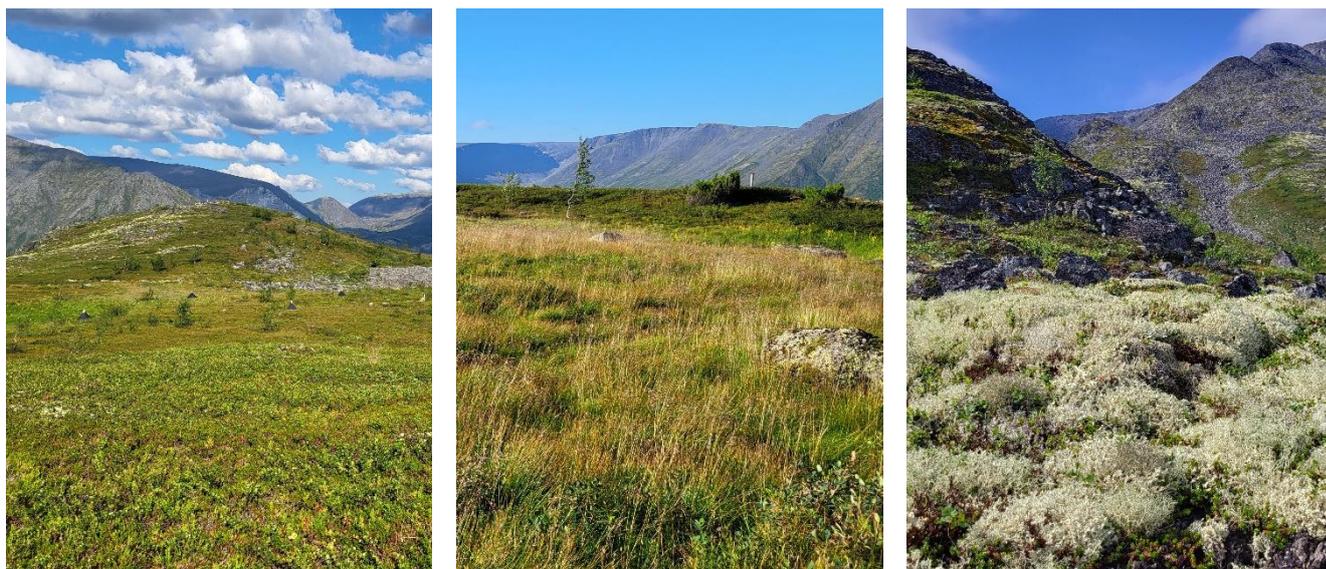


Рисунок 2.1. Рабочие площадки в Хибинах, слева направо: Кустарничковая, Олуговелая, Лишайниковая. Август 2023 года.

Площадки в Хибинах.

1. Площадка Кустарничковая (67,642° с. ш., 33,653° в. д., около 550 м н. у. м.). Кустарничковая тундра с преобладанием водяники (*Empetrum hermaphroditum*) и карликовой берёзы (*Betula nana*), с участием черники (*Vaccinium myrtillus*) и голубики (*Vaccinium uliginosum*) в кустарничковом ярусе. Мохово-лишайниковый ярус составлен мохообразными (*Dicranum* spp., *Pleurozium schreberi* и *Ptilidium ciliare*) и лишайниками (*Cladonia* spp., *Cetraria islandica*).

2. Площадка Олуговелая (67,642° с. ш., 33,654° в. д., около 550 м н. у. м.). Олуговелая тундра с преобладанием злаков и осок (*Avenella flexuosa*, *Juncus trifidus*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*, *Carex bigelowii*).

3. Площадка Лишайниковая (67,643° с. ш., 33,659° в. д., около 550 м н. у. м.). Лишайниковая тундра с преобладанием *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca* и *Cladonia* spp. Почва очень слабо развита.

Белое море. Россия, Республика Карелия, Лоухский район, окрестности Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова. Северная тайга на подзолистых почвах (рисунок 2.2). Осадки: 570 мм в год, среднегодовая температура: +1 °С (WorldClim, 2025). Выражены сезоны, среднемесячная температура варьирует от –12 °С в январе до +15 °С в июле. Природные условия, почвы и растительность описаны в работах: Виталь (1999), Раменская (1983).



Рисунок 2.2. Рабочие площадки на Белом море, слева направо: Черничная (общий вид леса с двумя эмерджентными ловушками), Моховая (видно сравнительно слабое развитие кустарничкового яруса), Антропогенная (с эмерджентной ловушкой). Июнь 2022 года.

Площадки на Белом море.

1. Площадка Моховая (66.550° с. ш., 33.111° в. д., около 10 м н. у. м.). Лес с преобладанием в первом ярусе сосны (*Pinus*) и примесью берёзы (*Betula*), рябины (*Sorbus*) и ели (*Picea*). Участки со среднеразвитым кустарничковым ярусом (проективное покрытие менее 0,5, преобладают *Vaccinium* spp.) и хорошо развитым мохово-лишайниковым ярусом.

2. Площадка Черничная (66.549° с. ш., 33.113° в. д., около 10 м н. у. м.). Лес с преобладанием в первом ярусе сосны (*Pinus*) и примесью берёзы (*Betula*), рябины (*Sorbus*) и ели (*Picea*). Участки с хорошо развитым кустарничковым ярусом (проективное покрытие от 0,5 до 1, преобладают *Vaccinium* spp.).

3. Площадка Антропогенная (66.552° с. ш., 33.105° в. д., около 10 м н. у. м.). Биотоп на территории биостанции. В первом разреженном ярусе представлены сосны (*Pinus*) и ели (*Picea*), в нижнем ярусе преобладает травянистая растительность.

Малинки. Россия, Москва, Троицкий округ, Краснопахорский район, окрестности биогеоценологической станции ИПЭЭ «Малинки». Смешанный широколиственно-хвойный лес на дерново-подзолистых почвах (рисунок 2.3). Осадки: 630 мм в год, среднегодовая температура: +4 °С (WorldClim, 2025). Выражены сезоны, среднемесячная температура варьирует от –7 °С в январе до +20 °С в июле. Природные условия, почвы и растительность описаны в работах: Дылис (1971), Хонинова, Карпухина (2015).

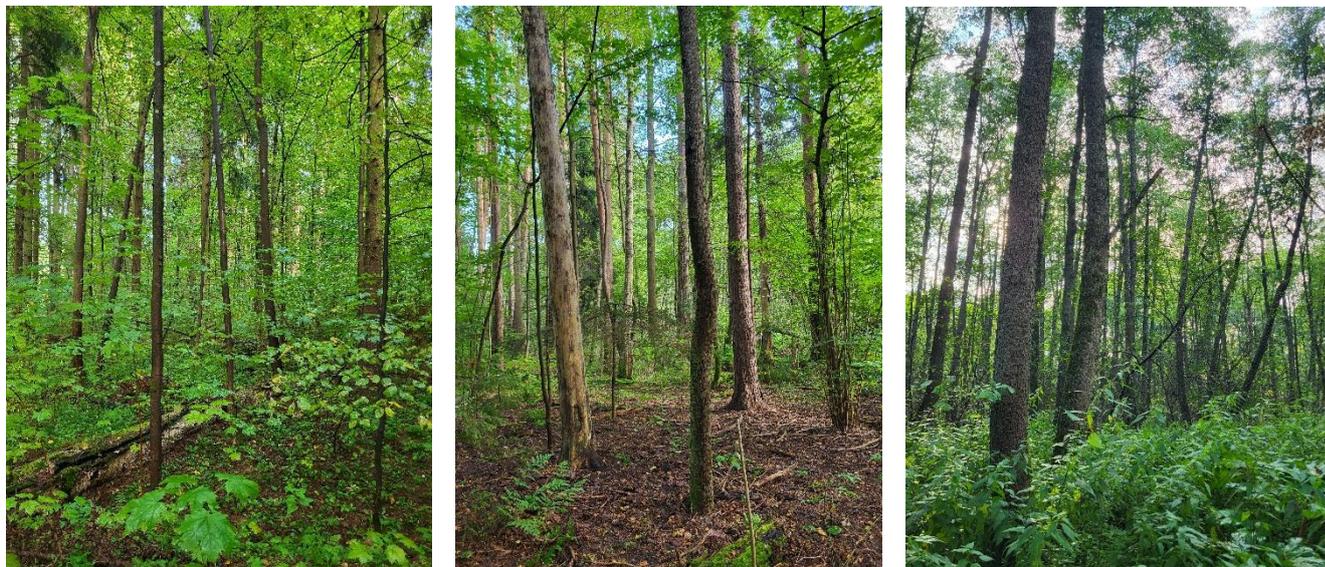


Рисунок 2.3. Рабочие площадки в Малинках, слева направо: Ельник, Сосняк, Черноольшаник. Август 2025 года.

Площадки в Малинках

1. Площадка Ельник (55,457° с. ш., 37,181° в. д., 200 м н. у. м.). Смешанный лес с преобладанием ели (*Picea abies*) в первом ярусе и орешника (*Corylus avellana*) в подлеске. В травянистом ярусе представлены осока волосистая (*Carex pilosa*), кислица (*Oxalis acetosella*), яснотки (*Lamium* spp.), копытень (*Asarum europaeum*).

2. Площадка Сосняк (55,462° с. ш., 37,183° в. д., 200 м н. у. м.). Смешанный лес с преобладанием сосны (*Pinus sylvestris*) и с участием лиственных видов. Травянистый ярус выражен слабо, в нём встречаются различные папоротники (семейство Dryopteridaceae).

3. Площадка Черноольшаник (55,460° с. ш., 37,182° в. д., 180 м н. у. м.). Пойма реки Жилетовки, лес с преобладанием ольхи чёрной (*Alnus glutinosa*), крапивы (*Urtica*) и таволги (*Filipendula*).

Глубокое озеро. Россия, Московская область, Рузский муниципальный округ, территория биостанции ИПЭЭ РАН «Глубокое озеро». Смешанный широколиственно-хвойный лес на дерново-подзолистых почвах (рисунок 2.4). Осадки: 630 мм в год, среднегодовая температура: +4 °С (WorldClim, 2025). Выражены сезоны, среднемесячная температура варьирует от –7 °С в январе до +20 °С в июле. Природные условия описаны в работе Reshetnikov et al. (2021).

На Глубоком озере была заложена одна площадка.

1. Площадка Глубокое озеро (55.754° с. ш., 36.505° в. д., 210 м н. у. м.). Смешанный лес с доминированием ели (*P. abies*) в первом ярусе и орешником (*C. avellana*) в подлеске. Травянистый ярус хорошо развит, в нём обильно встречаются таволга (*Filipendula*), различные зонтичные (Apiaceae).



Рисунок 2.4. Рабочая площадка на Глубоком озере: слева – разметка площадки (ноябрь 2022 года), справа – общий вид леса (июль 2023 года).

Бидуп. Вьетнам, провинция Ламдонг, национальный парк Бидуп – Нуйба (Bidoup Núi Bà). Далатское плато, около 10 км к северу от горы Бидуп. Вечнозелёный широколиственный тропический лес с участками хвойного редколесья (рисунок 2.5). Почвы представлены желтозёмами. Обильные ливни приходятся на период с мая по июнь и с сентября по ноябрь, в остальное время года осадки представлены нерегулярными слабыми дождями. Осадки: 1680 мм в год, среднегодовая температура: +17 °С (WorldClim, 2025). Среднемесячная температура варьирует от 14 °С в январе до 19 °С в июне, выражены суточные колебания. Природные условия, растительность и почвы описаны работах: Горбунов и др. (2018) (для парка в целом), Кузнецов и др. (2006) (для близлежащей горы Бидуп).



Рисунок 2.5. Рабочие площадки в Бидупе, слева направо: Ручьевая, Холмовая, Непентесная. Июнь 2023 года.

Площадки в Бидупе.

1. Площадка Ручьевая (12,179° с. ш., 108,686° в. д., 1480 м н. у. м.). Тропический смешанный лиственный лес в понижении около русла ручья. Лесной древостой сложен лиственными деревьями из семейств Magnoliaceae, Theaceae, Sapindaceae, Betulaceae, Fagaceae, травяной ярус развит плохо. Наблюдаются признаки периодического затопления.

2. Площадка Холмовая (12,185° с. ш., 108,687° в. д., 1530 м н. у. м.). Тропический смешанный лиственный лес на водоразделе. Лесной древостой сложен лиственными деревьями из семейств Magnoliaceae, Theaceae, Sapindaceae, Betulaceae, Fagaceae, в нижних ярусах обильно встречаются пальмы (Palmaceae), в том числе ротанг (*Calamus*), травяной ярус развит плохо.

3. Площадка Непентесная (12,191° с. ш., 108,680° в. д., 1530 м н. у. м.). Хвойное редколесье на холме, первый ярус представлен соснами (*Pinus cf. kesiya*), в нижних ярусах доминируют древовидные папоротники и травянистые растения, в том числе непентесы (*Nepenthes*).

Каттъян. Вьетнам, провинция Донгнай, национальный парк Каттъян (Cát Tiên), или Донгнай (Đông Nai). Муссонный полулистопадный тропический лес, почвы различаются в зависимости от участка (рисунок 2.6). Выражена сезонность: сухой сезон обычно приходится на период с ноября по апрель, влажный – на май-октябрь. Осадки: 2250 мм в год, среднегодовая температура: +25 °С (WorldClim, 2025). Среднемесячная температура колеблется от 24 °С в декабре до 29 °С в апреле. Природные условия, растительность и почвы на рабочих площадках описаны в работах: Дещеревская и др. (2013), Тиунов (2011), Хохлова и др. (2017).

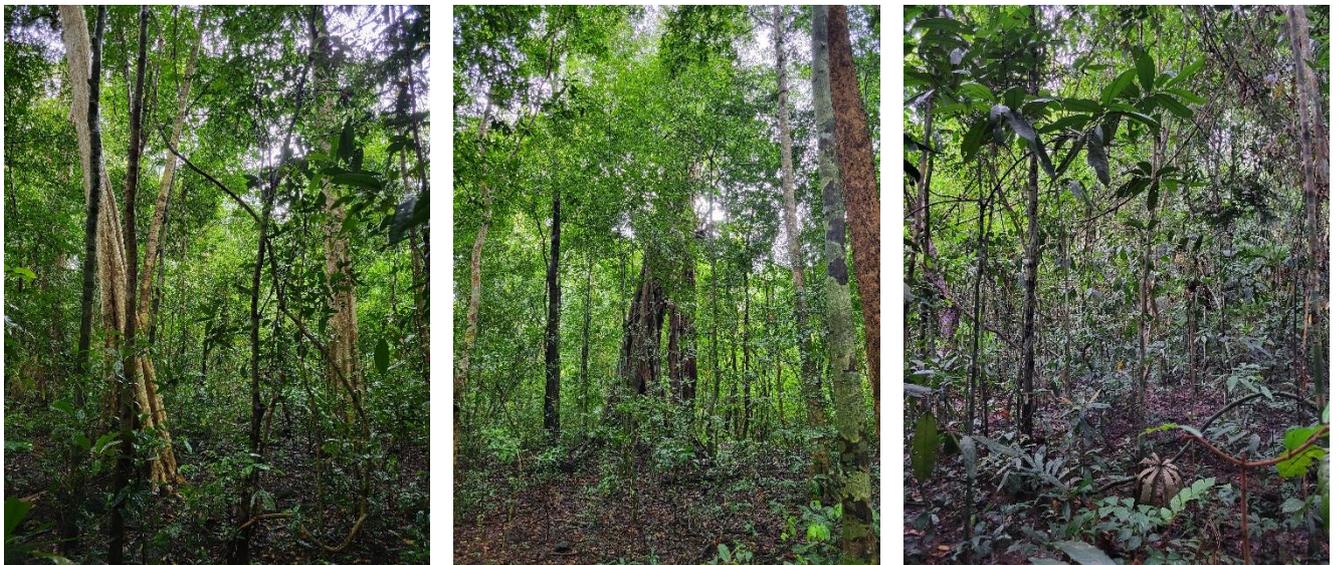


Рисунок 2.6. Рабочие площадки в Каттъяне, слева направо: Лагерстремия, Фикус, Приречная. Ноябрь 2022 года (начало сухого сезона).

Площадки в Каттъяне.

1. Площадка Лагерстремия (11,429° с. ш., 107,427° в. д., 120 м н. у. м.). Лес с преобладанием деревьев *Lagerstroemia calyculata* и *Tetrameles nudiflora* в первом ярусе. Травянистый ярус развит плохо, в нём шире других представлены семейства Zingiberaceae и Araceae. Темноцветная глинистая почва на базальтовых отложениях.

2. Площадка Фикус (11,435° с. ш., 107,424° в. д., 130 м н. у. м.). Участок под кроной крупного дерева *Ficus* sp., присутствуют также *L. calyculata* и *Dalbergia multiflora*. Травянистый ярус развит плохо, в нём шире других представлены семейства Zingiberaceae и Araceae. Темноцветная глинистая почва на базальтовых отложениях.

3. Площадка Приречная (11,443° с. ш., 107,436° в. д., 140 м н. у. м.). Правый берег реки Донгнай. Лес с *Dipterocarpus alatus*, *Irvingia malayana*, *L. calyculata* и др. в первом ярусе, с преобладающим ротангом (*Calamus*) в кустарниковом ярусе и участием бамбука (*Bambusa*), травянистый ярус фрагментарен. Аллювиальная супесчаная почва.

2.2. Полевые методы и сбор материала

Эмерджентные ловушки. Для исследования обилия, биомассы, разнообразия и изотопного состава были собраны насекомые, покидающие почву в различных экосистемах (главы 3, 4). Для их сбора была разработана собственная конструкция сборных эмерджентных ловушек (рисунок 2.7). Мы приносим глубокую благодарность сотрудникам лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии ИПЭЭ РАН к.б.н. С.М. Цурикову за разработку конструкции ловушек и О.Л. Розановой, А.Г. Зуеву и А.И. Зуевой за помощь в их изготовлении и установке. Ловушка в рабочем состоянии представляет собой пирамиду из плотной черной ткани с металлическими ребрами, покрывающую площадь 1 м², с закреплённой на вершине прозрачной ёмкостью (объём 500 мл) с фиксирующей жидкостью – 96% этиловым спиртом. При установке ловушки ее углы фиксируются с помощью металлических колышков. Тёмные стенки ловушки контрастируют с освещённой вершиной, что привлекает находящихся в ловушке насекомых в сторону ёмкости с фиксатором. По периметру ловушки предусмотрена юбка, которая придавливается или прикапывается для плотного прилегания краёв ткани к грунту и предотвращения попадания насекомых в ловушку извне.

В 2022 году изготовлено десять рабочих ловушек, в 2023 году конструкция доработана с учётом опыта использования и изготовлено ещё 18 ловушек. В конечной версии конструкции в качестве каркаса использованы лёгкие алюминиевые трубки, к верхней части ребер конструкции добавлены шарниры для быстрой установки ловушек, увеличена длина «юбки» снизу для более надежной изоляции внутреннего пространства, а также усилены и проклеены швы для увеличения их износоустойчивости (рисунок 2.8).

Сбор почвенных животных. Почвенные животные были собраны с целью изучения их разнообразия, обилия и изотопного состава (главы 3, 6). Для этого мы использовали термоэлекторы (электоры Тульгрена) Центра коллективного пользования ИПЭЭ РАН (Москва) и следовали общепринятой методике (Potarov et al., 2022b). Электрор представляет собой металлическую воронку диаметром 25 см, в верхней части которой устанавливается сито (размер ячеей 5 мм), а в нижней – контейнер с фиксирующей жидкостью (96% этанолом). Почвенная проба размещается в сите, после чего воронку сверху закрывают прозрачной тканью. Конструкция сверху

подвергается нагреву до температуры 28 °С с помощью инфракрасных панелей, что заставляет почвенных животных двигаться вниз и попадать в контейнер. Нагрев продолжается в течение 10 дней, до высыхания почвенной пробы.

Кроме того, при сборе почвенных и подстилочных животных были использованы ловушки Барбера, просеивание почвы и ручной разбор (подробнее см. раздел 6.1).



Рисунок 2.7. Эмерджентные ловушки в разных точках сбора (слева направо: Малинки, площадка Ельник; Катъен, площадка Фигус; Хибины, площадка Кустарничковая).



Рисунок 2.8. Особенности конструкции ловушек. Слева – изготовление каркаса ловушек первой версии, по центру – алюминиевый каркас второй версии на шарнирах, справа – каркас второй версии в рабочем положении с натянутым полотном.

Метод пластилиновых моделей. Для изучения частоты атак наземных хищников на дождевых червей и сравнения её с частотой атак на наземных фитофагов (гусениц) был использован метод пластилиновых моделей (глава 5). Основы метода и сфера его применения описаны в разделе 1.2. В нашей работе модели были разделены на две категории: модели червей, расположенные на поверхности почвы, и модели гусениц на растениях. Мы использовали модели двух видов: зелёные (цвета типичных гусениц) и коричневые (цвета дождевых червей). Предыдущие работы показали слабое влияние цвета моделей на интенсивность атак, особенно со стороны беспозвоночных хищников (Sam et al., 2015; Zvereva et al., 2019), однако для учёта возможной разницы мы провели полнофакторные эксперименты с четырьмя категориями моделей: коричневыми на почве, зелёными на почве, коричневыми на растениях и зелёными на растениях. После экспозиции на площадках в течение 5-16 дней модели были проверены на предмет повреждений, на основании которых были определены крупные таксономические группы животных, кусавших модели: в первую очередь птицы, млекопитающие и членистоногие. Для каждой группы хищников была вычислена средняя доля повреждённых моделей. Подробный дизайн эксперимента описан в разделе 5.1.

2.3. Изотопный анализ

При изучении насекомых, вылетающих из почвы (глава 4), и интенсивности поступления детритной субсидии в наземные пищевые сети (глава 6) был использован изотопный анализ, т.е. определение относительного содержания стабильных изотопов углерода (^{13}C и ^{12}C) и азота (^{15}N и ^{14}N). Для изотопного анализа животных, зафиксированных в спирте, высушивали в сушильном шкафу при $50\text{ }^\circ\text{C}$ в течение пяти дней, образцы растительного материала после сушки измельчали на шаровой мельнице MM200, Retsch GmbH (Германия). Сухие образцы взвешивали на весах Mettler Toledo MX5 (США) с точностью до 1 мкг и заворачивали в гильзы из оловянной фольги размером 8×5 мм. Величина навесок животных составляла 50-400 мкг сухого материала, растительного материала – 1100-1300 мкг сухого материала. Животных среднего размера анализировали целиком, от более крупных брали части ног или головы (Tsurikov et al., 2015). Если одного экземпляра было недостаточно для анализа, несколько особей одного вида из одной ловушки или экспериментальной группы были объединены в одной пробе. Данные об особенностях подготовки проб в каждом случае приведены в главах 4 и 6.

Соотношение стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) анализировали на изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V Plus в сочетании с элементным анализатором

Thermo Flash 1112 на базе Центра коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН, Москва. Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (δ , ‰). Величина δE рассчитывается по формуле:

$$\delta E = \frac{R_{\text{проба}} - R_{\text{станд}}}{R_{\text{станд}}} \times 1000\text{‰},$$

где E – тяжёлый стабильный изотоп (^{13}C для углерода, ^{15}N для азота), $R_{\text{проба}}$ и $R_{\text{станд}}$ – атомное отношение тяжёлого и лёгкого изотопа в анализируемом образце и стандарте ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Для азота стандартом служит N_2 атмосферного воздуха, для углерода – венский эквивалент белемнита формации PeeDee (VPDB). Аналитическая погрешность при определении изотопного состава (SD в лабораторном стандартном анализе белка B2155, $n = 6-8$) не превышала 0,2‰.

Как показали многочисленные эксперименты, использование для изотопного анализа зафиксированных в этиловом спирте беспозвоночных не влечет существенного искажения изотопного состава их тканей, которое могло бы повлиять на интерпретацию полученных результатов (Potapov et al., 2019b).

2.4. Статистический анализ

Обработка данных проводилась в среде R (версии 4.4.2; R Core Team, 2024) с использованием библиотек *data.table*, *dplyr*, *dunn.test*, *ggplot2*, *Hmisc*, *rcompanion*, *readxl*, *rstatix*, *stats*, *TH.data*, *tidyr*. Для проверки нормальности распределения выборок был использован тест Шапиро – Уилка. Выборки в большинстве случаев имели распределение, отличное от нормального ($p < 0,05$), поэтому для дальнейших анализов были использованы непараметрические тесты. У-критерий Манна – Уитни применялся в случае сравнения двух групп, тест Краскела – Уоллиса с последующим тестом Данна с поправкой Бонферрони – в случае сравнения трёх и более групп (Гланц, 1998; Okoye, Hosseini, 2024). В главе 6 для определения статистической значимости отличия доли хищников, получивших изотопную метку, от нуля был использован односторонний вариант точного теста (критерия) Фишера (Гланц, 1998). В качестве порога статистической значимости во всех случаях использовали значение $p < 0,05$.

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

Выход в наземно-воздушную среду взрослых крылатых насекомых, развитие которых протекало в почве, является важнейшей частью потока вещества из почвенных пищевых сетей в наземные. Тем не менее данные об интенсивности этого потока достаточно скудны, в России работы по его изучению не проводились. В данной главе мы использовали эмерджентные ловушки, чтобы оценить численность, биомассу и разнообразие насекомых, вылетающих из почвы в различных экосистемах: горной тундре, северной тайге, смешанном широколиственно-хвойном лесу умеренного пояса, горном тропическом лесу, муссонном тропическом лесу. Как описано в главе 2, двукрылые составляют основную часть потока насекомых из почвы, поэтому они были выбраны в качестве модельной группы для более детального изучения. В тайге и широколиственно-хвойном лесу параллельно проводилось изучение взрослых двукрылых с помощью эмерджентных ловушек и обитающих в почве стадий с помощью термоэлектродов, что позволило сравнить результаты, полученные двумя методами. В умеренном и муссонном лесах сборы повторялись для изучения сезонной динамики вылета насекомых.

3.1. Материал и методы

Сбор материала. Сбор вылетающих из почвы насекомых производили в 2022-2023 годах в следующих локациях: Малинки (три серии сборов в 2022, шесть в 2023), Катъен (две серии сборов в 2022, одна в 2023), Бидуп (одна серия сборов в 2023), Белое море (одна серия сборов в 2022), Хибинь (одна серия сборов в 2023). В Хибинах сборы проведены на двух площадках из трёх, так как в лишайниковой тундре почва, из которой могли бы вылетать насекомые, фактически отсутствует. Подробная информация о местах, сроках и объёмах сбора приведена в таблице 3.1. Ловушки устанавливали на поверхность почвы, по возможности ровную и лишённую кустарников. Растительный опад не удаляли, но предварительно удаляли надземные части трав и кустарничков, чтобы предотвратить поимку насекомых, живущих на зелёных частях растений. Время экспозиции обычно составляло 10 дней, при необходимости спирт доливали в ловушку несколько раз в течение этого срока. В тех случаях, когда ловушки ставили на одной площадке несколько раз, при каждой новой установке выбирали новое место. В Малинках в 2022 году и на Белом море рядом с каждой ловушкой отбирали также почвенную пробу размером 10×10×10 см, из которой животных выделяли с помощью термоэлектродов. Благодаря этому были получены некоторые данные об обилии и видовом составе почвенных стадий насекомых.

Таблица 3.1. Точки, площадки, сроки и объёмы сборов вылетающих из почвы насекомых с помощью эмерджентных ловушек и почвенных проб.

| Точки сборов | Площадки | Сроки экспозиции ловушек | Ловушки | | Почвенные пробы | |
|--|----------------|-------------------------------|------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | | Число проб | Число двукрылых | Число проб | Число двукрылых |
| Хибины (Мурманская обл.) | Кустарничковая | 08.08-18.08.2023 | 5 | 176 | – | – |
| | Олуговелая | 09.08-18.08.2023 | 5 | 226 | – | – |
| Белое море (Карелия) | Моховая | 16.06-26.06.2022 | 3 | 251 | 3 | 10 |
| | Черничная | 17.06-27.06.2022 | 3 | 420 | 3 | 6 |
| | Антропогенная | 17.06-27.06.2022 | 4 | 1172 | 4 | 1 |
| Малинки (Москва) (2022) | Ельник | 27.04-07.05.2022 | 3 | 29 | 3 | 14 |
| | Сосняк | 27.04-07.05.2022 | 4 | 155 | 4 | 8 |
| | Черноольшаник | 27.04-07.05.2022 | 3 | 79 | 3 | 21 |
| | Ельник | 15.07-25.07.2022 | 4 | 473 | 4 | 18 |
| | Сосняк | 15.07-25.07.2022 | 3 | 394 | 3 | 6 |
| | Черноольшаник | 15.07-25.07.2022 | 3 | 1056 | 3 | 17 |
| | Ельник | 12.09-22.09.2022 | 3 | 52 | 3 | 11 |
| | Сосняк | 12.09-22.09.2022 | 3 | 51 | 3 | 9 |
| | Черноольшаник | 12.09-22.09.2022 | 4 | 98 | 4 | 12 |
| Малинки (2023, изучение сезонной динамики) | Ельник | 20.04-02.05.2023 («апрель») | 6 | 504 | – | – |
| | Ельник | 18.05-30.05.2023 («май») | 6 | 493 | – | – |
| | Ельник | 26.06.-06.07.2023 («июнь») | 6 | 1980 | – | – |
| | Ельник | 26.07-05.08.2023 («июль») | 6 | 1909 | – | – |
| | Ельник | 29.08-07.09.2023 («август») | 6 | 880 | – | – |
| | Ельник | 26.09-09.10.2023 («сентябрь») | 6 | 658 | – | – |
| Бидуп (Вьетнам) | Ручьевая | 07.06-16.06.2023 | 4 | 1880 | – | – |
| | Холмовая | 08.06-17.06.2023 | 4 | 1688 | – | – |
| | Непентесная | 08.06-17.06.2023 | 3 | 399 | – | – |
| Катъен (Вьетнам) (2022, сухой сезон) | Лагерстремия | 20.11-29.11.2022 | 5 | 601 | – | – |
| | Фикус | 20.11-29.11.2022 | 5 | 1171 | – | – |
| | Фикус | 29.11-08.12.2022 | 5 | 1308 | – | – |
| | Приречная | 29.11-08.12.2022 | 5 | 316 | – | – |
| Катъен (2023, влажный сезон) | Лагерстремия | 20.05-30.05.2023 | 3 | 505 | – | – |
| | Приречная | 21.05-31.05.2023 | 4 | 694 | – | – |
| | Фикус | 22.05-30.05.2023 | 4 | 924 | – | – |
| Всего | | | 128 | 20542 | 40 | 133 |

Обработка материала. Животные из ловушек и почвенных проб были первично разобраны и определены до отрядов и (по возможности) семейств по общим определителям (Бей-Биенко, 1964; Гиляров, 1964; Мамаев и др., 1976). Имаго и личинки двукрылых были в дальнейшем определены М.Г. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН) по определительным таблицам (Бей-Биенко, 1969; Бей-Биенко, 1970; Кривошеина, 2012). Двукрылые, собранные в Малинках, были определены до максимального возможного уровня, собранные в других локациях – до семейства. Более точное определение для некоторых таксонов было осуществлено или подтверждено специалистами-систематиками по двукрылым насекомым: Н.Е. Вихревым, Д.И. Гаврюшиным, А.Л. Озеровым и А.И. Шаталкиным (Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова), И.Я. Гричановым (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений), Н.П. Кривошеиной (ИПЭЭ РАН), А.В. Полевым (Институт леса Карельского научного центра РАН), И.В. Шамшевым (Зоологический Институт РАН). В случае сборов в Малинках видовая принадлежность сомнительных видов была установлена молекулярно-генетическим методом. ДНК выделяли из ног или голов относительно крупных особей или из целого образца в случае более мелких. Последовательности фрагмента гена COI были получены по описанной методике (Krivosheina et al., 2023; Sotnikov et al., 2024), их идентификацию проводили с использованием баз данных NCBI и BOLD. Последовательности, полученные в этом исследовании, были депонированы в BOLD (номера от RSFI001-25 до RSFI067-25).

После таксономического определения двукрылые были высушены в сушильном шкафу при температуре 50 °C в течение пяти дней, после чего взвешены с помощью лабораторных микровесов Mettler Toledo MX5 (США) и Sartorius Cubis 2 MCA6.6S-2ORU-M (Германия) для определения биомассы сухого вещества. В случае, если двукрылые были недоступны для прямого взвешивания (например, особи, использовавшиеся для молекулярно-биологического анализа), их масса была оценена на основании средней массы других особей того же вида или более старшего таксона (последнее применялось в редких случаях, когда другие особи того же вида также были недоступны). Численность насекомых представлена как число экземпляров на 1 м² за 1 сутки, биомасса – как масса сухого вещества 1 м² за 1 сутки. Для площадок в Малинках, где сборы проводились неоднократно, 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).

Статистический анализ. Статистический анализ был выполнен в среде R 4.4.2 (R Core Team, 2024) с использованием пакетов *stats*, *rstatix*, *dplyr*, *ggplot2*. Для проверки нормальности распределения выборок был использован тест Шапиро – Уилка. Выборки в большинстве случаев

имели распределение, отличное от нормального ($p < 0,05$), поэтому для дальнейших анализов были использованы непараметрические тесты. Для сравнения биомассы и численности насекомых между отдельными площадками и/или сезонными сборами использовались следующие статистические критерии. U-критерий Манна – Уитни применялся в случае сравнения двух групп: двух сезонов в национальном парке Каттъян, двух площадок в Хибинах. Тест Краскела – Уоллиса с последующим тестом Данна с поправкой Бонферрони применялся в случае сравнения трёх и более групп: трёх площадок на Белом море, трёх площадок в Каттъяне, трёх площадок в Бидупе, трёх сезонных сборов в Малинках в 2022 году без деления на площадки, трёх площадок в Малинках без деления на сезоны, девяти групп в Малинках в 2022 году (деление по трём площадкам и трём сезонным сборам), шести сезонных сборов в Малинках в 2023 году. В качестве порога статистической значимости использовали значение $p < 0,05$.

3.2. Результаты

Хибины: разнообразие, численность и биомасса вылетающих насекомых. В Хибинах работа была проведена на двух площадках, представляющих два типа тундры: кустарничковую и олуговелую (с преобладанием трав, см. раздел 2.1). Всего в ловушках были обнаружены 402 особи двукрылых – представители 12 семейств (*Cecidomyiidae*, *Ceratopogonidae*, *Chironomidae*, *Psychodidae*, *Sciaridae*, *Calliphoridae*, *Chloropidae*, *Empididae*, *Hybotidae*, *Muscidae*, *Phoridae*, *Sphaeroceridae*), на каждой из площадок было зафиксировано по 10 семейств. Кроме двукрылых, в ловушках обнаружены перепончатокрылые (наездники, муравьи, личинки пилильщиков), жесткокрылые, личинки чешуекрылых, полужесткокрылые и равнокрылые, трипсы, сеноеды, а также коллемболы, пауки и клещи (данные приведены в приложении 1, см. таблицы П1.1, П1.2).

На обеих площадках самой многочисленной группой насекомых были двукрылые (46-76%, в среднем 55% особей всех насекомых в олуговелой тундре и 62-80%, в среднем 69% – в кустарничковой), второй по численности группой были перепончатокрылые (21-56%, в среднем 42% в олуговелой и 16-40%, в среднем 24% в кустарничковой) (см. приложение 1, таблицу П1.1).

Значимых различий между площадками в численности и биомассе двукрылых, вылетающих из почвы, не зафиксировано (U-критерий Манна – Уитни, $p > 0,1$). Численность вылетающих из почвы двукрылых варьировала от 2,1 до 8,1 экз. м⁻² сут.⁻¹ в отдельных ловушках, наиболее массовыми семействами оказались *Sciaridae* (43% от всех особей двукрылых в ловушках), *Phoridae* (32%), *Cecidomyiidae* (11%), а также *Muscidae* (4%), *Chironomidae* и *Calliphoridae* (по 2%), на долю каждого из других семейств приходилось менее чем 2% особей (рисунок 3.1, А). Биомасса пойманных двукрылых варьировала от 0,1 до 7,3 мг с.в. м⁻² сут.⁻¹, причём по средней биомассе в

сборах преобладали очень крупные Calliphoridae (рисунок 3.1, Б, см. также таблицу П1.2 в приложении 1). Они встретились только в двух ловушках из пяти на олуговелой тундре и в одной из пяти на кустарничковой, однако в тех ловушках, где были обнаружены, составляли 65-95% сухой биомассы при относительно низкой численности (0,1-0,6 экз. м⁻² сут.⁻¹) за счёт высокой индивидуальной массы (3-33 мг сухого вещества, в то время как у Phoridae – 0,7-1,4 мг, у Sciaridae – 0,04-0,07 мг, у Cecidomyiidae – 0,01-0,1 мг). Muscidae составили 12% общей биомассы двукрылых, Phoridae – 8%, Sciaridae – 6%, Cecidomyiidae и Sphaeroceridae – по 1%, другие семейства – менее 1% каждое.

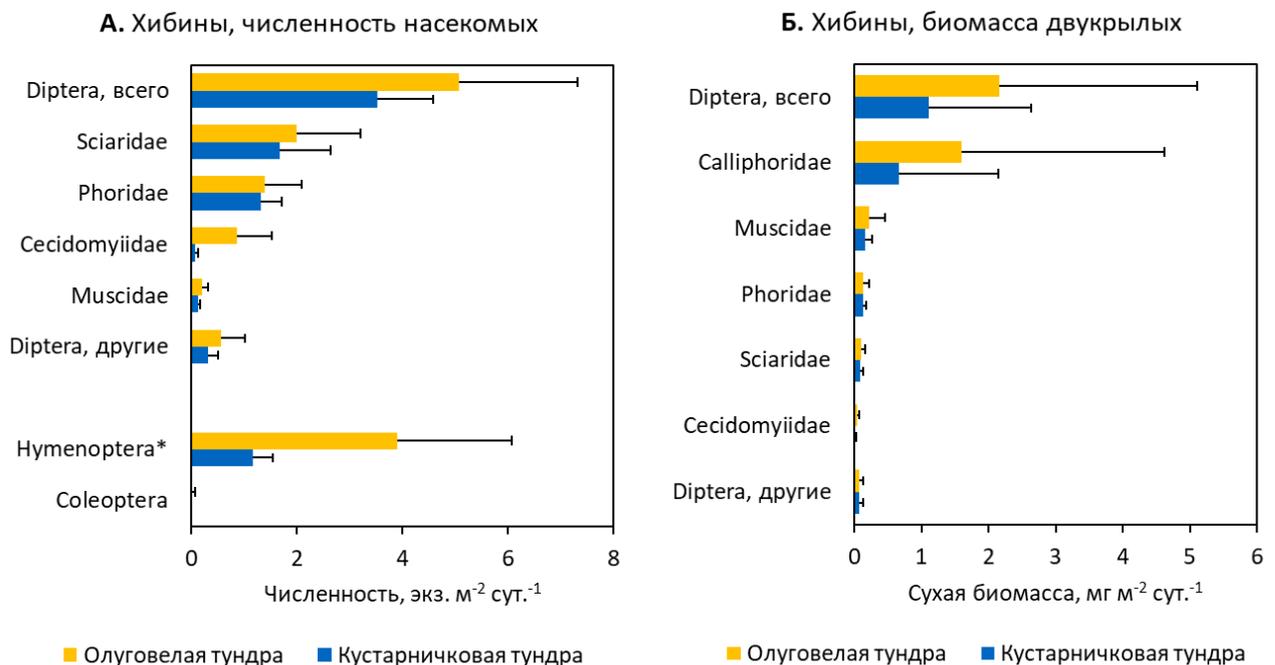


Рисунок 3.1. Численность (А) и биомасса сухого вещества (Б, только двукрылые) наиболее обильных групп крылатых насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек в Хибинах в двух типах тундры.

*Численность Нymenoptera без учёта Vespidae и бескрылых Formicidae (см. раздел 3.3).

Белое море: разнообразие, численность и биомасса вылетающих насекомых. На Белом море работа проведена на трёх площадках, представляющих два типа естественного леса и антропогенный биотоп. Двукрылые доминировали во всех ловушках, на их долю приходилось 66-91% всех особей насекомых (рисунок 3.2, А). Всего в ловушках были обнаружены 1843 особи двукрылых – представители не менее чем 36 морфовидов из 23 семейств (Agromyzidae, Anthomyiidae, Bibionidae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Chloropidae, Culicidae, Empididae, Fanniidae, Heleomyzidae, Hippoboscidae, Hybotidae, Lauxaniidae, Muscidae, Mycetophi-

lidae, Phoridae, Psilidae, Psychodidae, Rhagionidae, Scathophagidae, Sciaridae, Sphaeroceridae): 9 семейств зафиксировано на площадке Моховая, 12 – на площадке Черничная, 21 – на площадке Антропогенная. Кроме них, были зафиксированы перепончатокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые (имаго и личинки), трипсы, а также коллемболы, пауки и клещи (приложение 1, таблицы П1.3-П1.5).

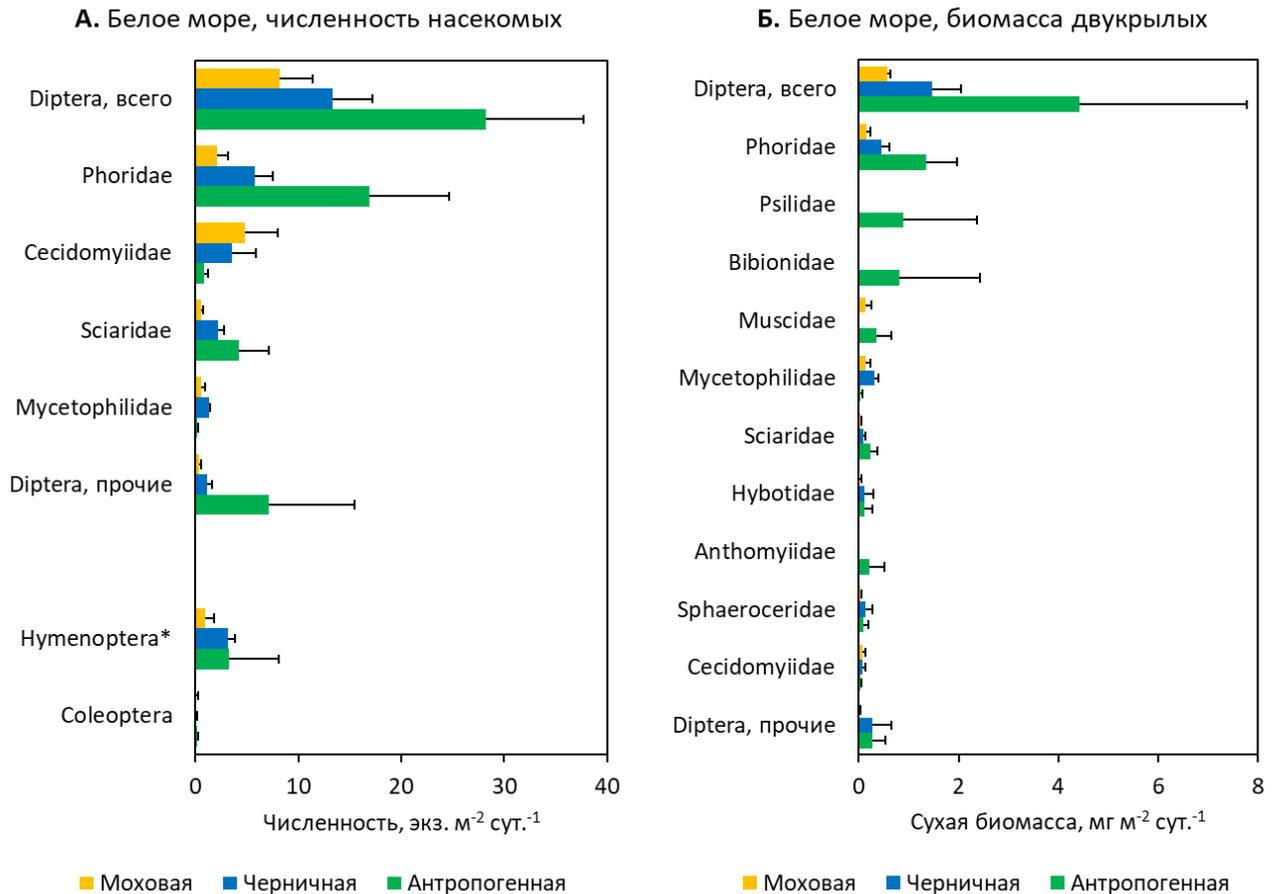


Рисунок 3.2. Численность (А) и биомасса сухого вещества (Б, только двукрылые) наиболее обильных групп крылатых насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках на Белом море.

*Численность Hymenoptera без учёта Vespidae и бескрылых Formicidae (см. раздел 3.3).

Численность и сухая биомасса двукрылых значительно различалась только между площадками Моховой и Антропогенной (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$), площадка Антропогенная оказалась наиболее богата вылетающими двукрылыми. Численность пойманных двукрылых варьировала от 6,2 до 38,6 экз. м⁻² сут.⁻¹ в отдельных ловушках; во всех сборах в совокупности преобладали Phoridae (51% всех особей двукрылых), Cecidomyiidae (16%), Sciaridae (14%) и Mycetophilidae (3%), однако распределение численности массовых семейств отличалось между площадками (рисунок 3.2, А). Сухая биомасса двукрылых варьировала от 0,5 до 9,3 мг м⁻² сут.⁻¹;

Phoridae составляли 30% биомассы двукрылых и преобладали на всех площадках, следующие за ними Psilidae (15%) и Bibionidae (14%) встретились только на площадке Антропогенной. Muscidae составляли 7% биомассы двукрылых, Mucetophilidae – 6%, Sciaridae – 6%, тогда как Cecidomyiidae – лишь менее 3% (рисунок 3.2, Б).

Также на Белом море были отобраны почвенные пробы ($n = 10$). В них на всех площадках было выявлено два семейства двукрылых: Chironomidae (4 особи, только на площадке Черничной) и Cecidomyiidae (13 особей на всех площадках, см. таблицу П1.6 в приложении 1). Средняя численность двукрылых в почве составила 200 экз. m^{-2} на площадке Черничной, 330 экз. m^{-2} на площадке Моховой, 25 экз. m^{-2} на площадке Антропогенной, но различия между площадками не показали статистической значимости (тест Краскела – Уоллиса, $p = 0,1$). Впрочем, столь малое число обнаруженных насекомых (в среднем 1,7 особи на одну пробу размером 10 x 10 x 10 см) ставит под сомнение применимость любых расчётов и статистических тестов.

Малинки: разнообразие почвообитающих двукрылых и сравнение двух методов его исследования. В Малинках сборы проводились в течение двух сезонов. Три серии сборов 2022 года были проведены на трёх площадках (Ельник, Сосняк, Черноольшаник), в этом случае установка эмерджентных ловушек сопровождалась отбором почвенных проб с последующим выделением почвенных животных на термоэлектрорах ($n = 30$). Сборы, проведенные параллельно двумя методами, позволили оценить состав двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек и выделенных из почвы на термоэлектрорах.

Двукрылые доминировали во всех ловушках, на их долю приходилось в среднем 80% всех особей насекомых. Всего в ловушки было поймано 2387 имаго двукрылых, в то время как с помощью электрорах было выделено 116 особей, из которых 10 – имаго. В целом до видов был определён 71% таксонов двукрылых в эмерджентных ловушках и 39% в почвенных пробах, до рода – соответственно 15% и 39%, до семейства – 14% и 20% (рисунок 3.3). Во всех пробах было обнаружено 115 морфовидов двукрылых из 29 семейств: 88 видов из 26 семейств в ловушках и 41 вид из 16 семейств в почвенных пробах, при этом 14 видов из 13 семейств были найдены в обоих типах проб (список семейств приведён на рисунке 3.4, см. приложение 1, таблицы П1.7-П1.11). На площадке Сосняк в ловушках и в почвенных пробах было обнаружено соответственно 13 и 10 семейств двукрылых, на площадке Ельник – 17 и 8, на площадке Черноольшаник – 24 и 12. Семействами с наибольшим числом видов были Cecidomyiidae (14 видов), Phoridae (13), Sciaridae (10) и Limoniidae (9). Число видов в почвенных пробах и эмерджентных ловушках было сравнимо осенью и весной, тогда как летом в эмерджентных ловушках было идентифицировано в несколько раз больше видов, чем в почве (рисунок 3.5). Наибольшее видовое разнообразие (35

видов) было зафиксировано в летних сборах на площадке Ельник. Один вид семейства Cecidomyiidae (*Camptomyia drymophila*) и два вида семейства Chironomidae (*Gymnometriocnemus brumalis* и *Gymnometriocnemus kamimegavirgus*), пойманные с помощью эмерджентных ловушек на площадках Ельник и Сосняк соответственно, были впервые отмечены для Европейской части России (Krivosheina et al., 2023; Sotnikov et al., 2024).

В 2023 году было проведено шесть серий сборов с помощью эмерджентных ловушек на площадке Ельник, изучение почвенных проб параллельно не проводилось. Двукрылые составляли 54-92% от всех особей насекомых в ловушках, в среднем 82% (см. ниже, рисунок 3.8, А). Всего в ловушках был зафиксировано 6424 особи взрослых двукрылых, относящихся к 71 морфовиду из 24 семейств (приложение 1, таблица П1.12), по сравнению с 2022 годом было обнаружено 4 новых семейства (Dryomyzidae, Culicidae, Heleomyzidae, Macroceridae) и 18 новых видов (ещё один вид, Limoniidae: *Ormosia* sp., впервые зафиксированный в ловушках, ранее был обнаружен в почвенных пробах). Наиболее высокое разнообразие как на уровне видов, так и на уровне семейств фиксировалось с мая по июль, после чего снижалось, а наименьшее разнообразие было в апреле (рисунок 3.6).

Таким образом, за два сезона исследования в Малинках было зафиксировано 33 семейства и 133 вида двукрылых, из них 30 семейств и 107 видов было обнаружено с помощью эмерджентных ловушек (см. таблицы П1.8, П1.9, П1.12). Кроме них в ловушках зафиксированы жесткокрылые, перепончатокрылые (наездники, имаго и личинки пилильчиков, осы, муравьи), сетчатокрылые, чешуекрылые, равнокрылые и полужесткокрылые, трипсы, сеноеды, а также коллемболы, клещи, пауки и ложноскорпионы.

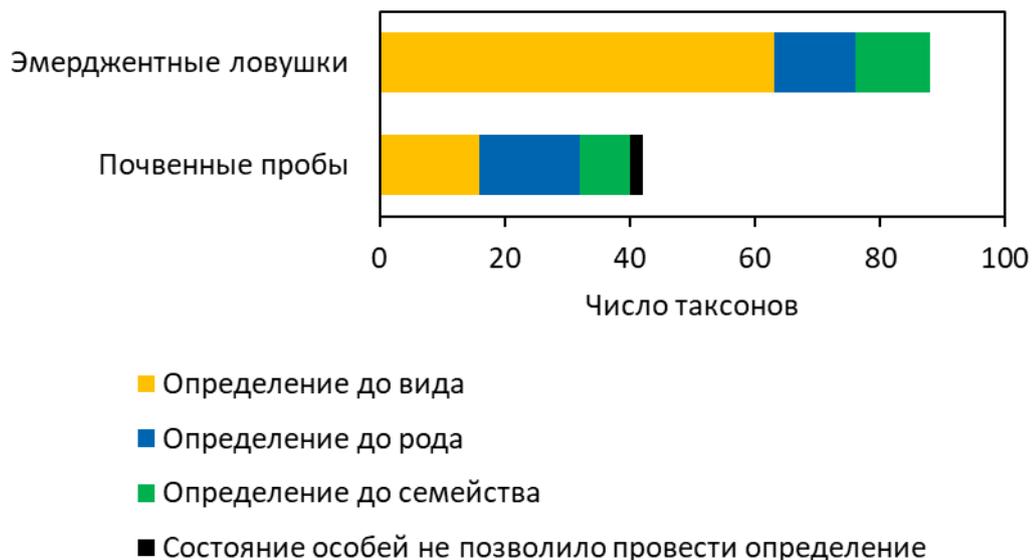


Рисунок 3.3. Число таксонов двукрылых, собранных с помощью двух методов и определённых до уровня видов, родов и семейств (Малинки, 2022).

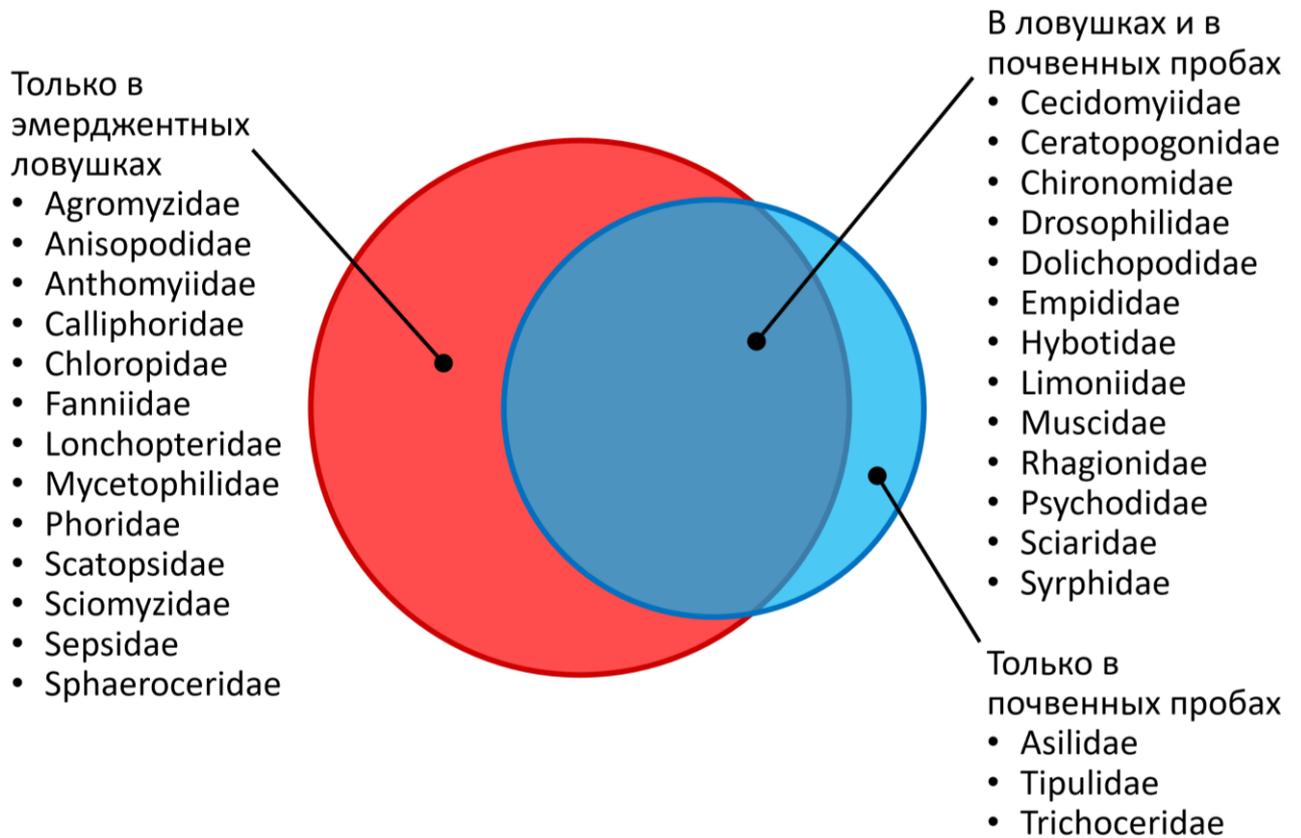


Рисунок 3.4. Семейства двукрылых, отловленных с помощью эмерджентных ловушек и выделенных из почвенных проб с помощью эклекторов (Малинки, 2022 год).

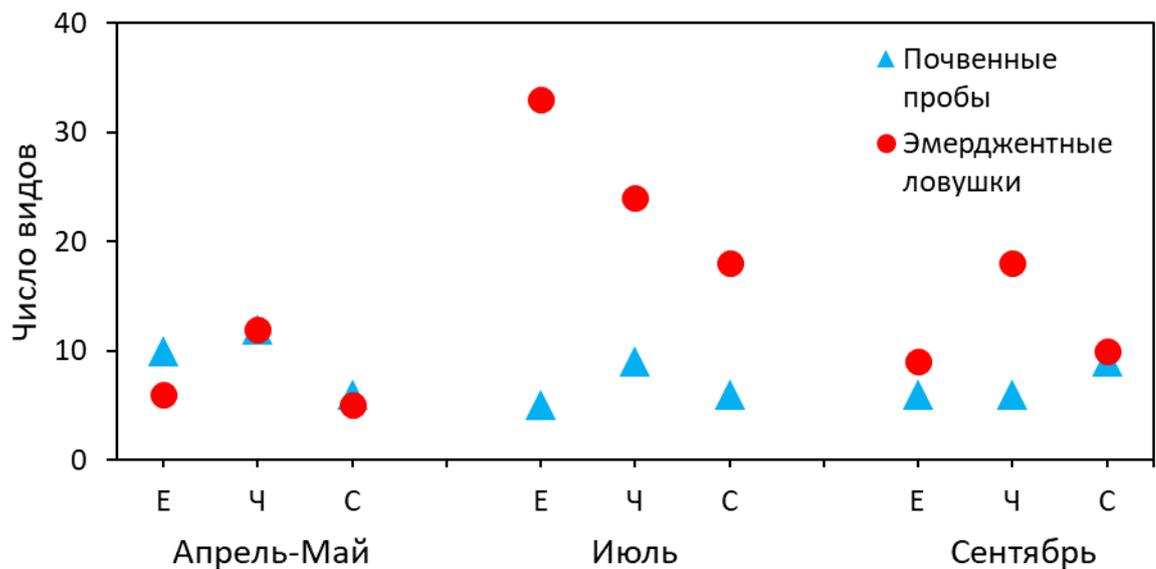


Рисунок 3.5. Общее число видов двукрылых, собранных с помощью эмерджентных ловушек и выделенных из почвенных проб с помощью эклекторов в ходе трёх серий сборов проб в трёх типах леса (Е – Ельник, Ч – Черноольшаник, С – Сосняк; Малинки, 2022 год). Необходимо отметить, что с помощью эмерджентных ловушек было поймано примерно в 20 раз больше особей, чем получено из почвенных проб.

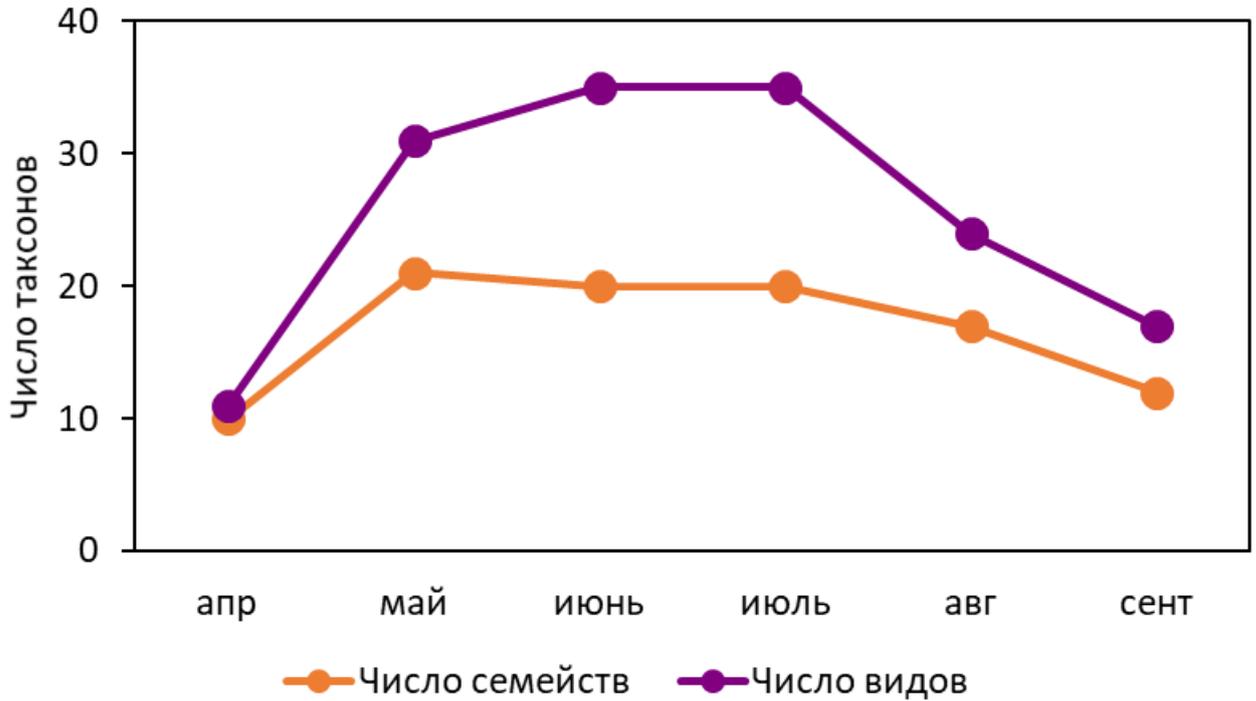


Рисунок 3.6. Число видов и семейств двукрылых, собранных с помощью эмерджентных ловушек в ходе шести серий сезонных сборов на площадке Ельник (Малинки, 2023).

Малинки: численность, биомасса и сезонная динамика вылетающих и почвообитающих двукрылых. В 2022 году наибольшие численность и биомасса взрослых двукрылых были зафиксированы в летних сборах на площадке Черноольшаник ($35,2 \pm 8,0$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и $3,8 \pm 1,7$ мг м^{-2} сут. $^{-1}$ сухой биомассы, средние ± 1 стандартное отклонение), наименьшие – весной на площадке Ельник ($1,0 \pm 1,0$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и $0,1 \pm 0,1$ мг м^{-2} сут. $^{-1}$). Во всех трёх типах леса вылет взрослых двукрылых был наиболее интенсивен во время летнего сбора (в июле) (от 7,8 до 43,5 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и от 0,6 до 5,4 мг м^{-2} сут. $^{-1}$ в отдельных ловушках) (рисунок 3.7, А, Б, таблицы П1.7-П1.9). Средние значения вылета за все три сбора составили 4,8 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и 0,6 мг м^{-2} сут. $^{-1}$ на площадке Ельник, 6,2 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и 0,8 мг м^{-2} сут. $^{-1}$ на площадке Ельник, 13,7 экз. м^{-2} сут. $^{-1}$ и 1,5 мг м^{-2} сут. $^{-1}$ на площадке Черноольшаник. Умножая средние суточные значения вылета на 210 дней (семь месяцев, с апреля по октябрь, см. раздел 3.1), был оценён масштаб годового вылета, который составил 1000, 1300 и 2900 экз. м^{-2} или 130, 170 и 320 мг с. в. м^{-2} на площадках Ельник, Сосняк и Черноольшаник соответственно. Значимых различий в численности и биомассе вылетающих из почвы двукрылых между тремя площадками не зафиксировано (тест Краскела – Уоллиса, $p > 0,1$).

Плотность двукрылых в почвенных пробах была сопоставимой во всех сборах и типах леса и варьировала между 200 и 700 экз. м^{-2} (рисунок 3.7, В, таблица П1.10, П.11).

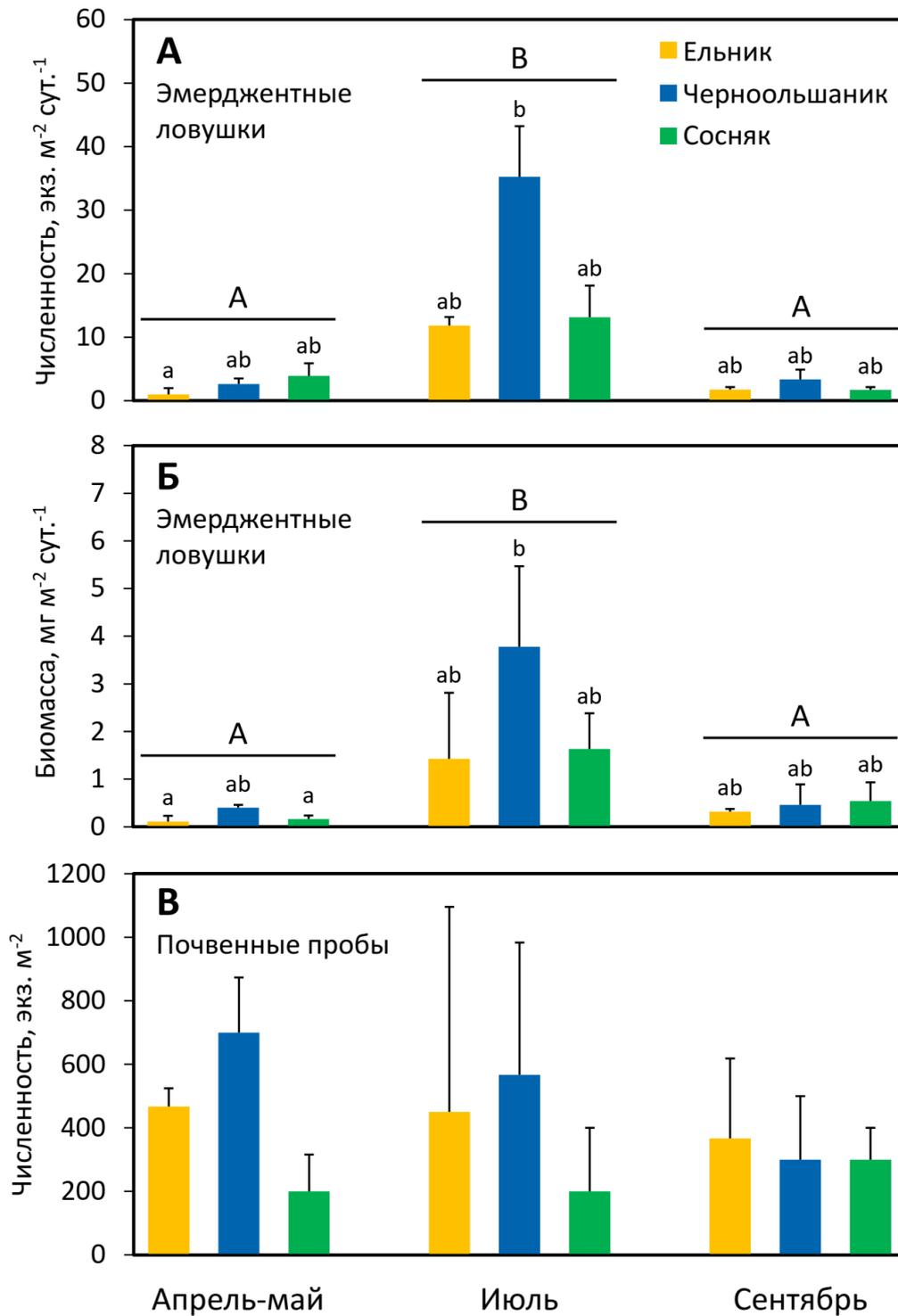


Рисунок 3.7. Численность (А, В) и биомасса (Б) двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек (А, Б) и выделенных из почвенных проб с помощью термоэлектродов (В) в рамках трёх серий сборов в трёх типах леса (Малинки, 2022 год). Показаны средние значения и стандартные отклонения ($n = 3-4$). Заглавные буквы показывают значимые различия между сборами для всех площадок вместе, строчные буквы показывают значимые различия между всеми девятью группами (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$). Значимых различий в численности двукрылых, выделенных из почвенных проб, не зафиксировано.

В 2022 году из всех собранных ловушками имаго двукрылых короткоусые составили 61% особей, длинноусые – 39%. Наиболее массовыми семействами в ловушках были Phoridae (31% всех особей), Sphaeroceridae (26%), Sciaridae (10%), Cecidomyiidae (9%) и Chironomidae (8%) (таблица П1.8). По сухой биомассе в ловушках преобладали Sphaeroceridae (20% от общей сухой биомассы имаго двукрылых, которая составила 285 мг) и Phoridae (19%); биомасса ещё пяти семейств варьировала от 7% до 10% (Muscidae, Limoniidae, Fanniidae, Anisopodidae, Mucetophilidae). Распределение биомассы двукрылых по семействам отражено на рисунке 4.1 (см. также таблицу П1.7).

В почвенных пробах самыми обильными семействами оказались Cecidomyiidae (35% от общего числа особей), Dolichopodidae (10%) и Sciaridae (9%); 21% особей приходилось на короткоусых, 72% – на длинноусых, 1% не подходил для определения (таблица П1.10).

В 2023 году была более подробно исследована сезонная динамика вылета насекомых из почвы на площадке Ельник с конца апреля по начало октября (рисунок 3.8, А). Наименее интенсивным вылет двукрылых был в апреле ($7,0 \pm 3,4$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$) и мае ($6,8 \pm 1,7$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$), наиболее интенсивным – в июне ($33,0 \pm 8,9$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$) и июле ($31,8 \pm 5,5$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$). Длинноусые встречались чаще, чем короткоусые (66% и 34% особей соответственно), и это оказалось справедливо для всех сезонных сборов, кроме августа, когда было поймано 48% длинноусых и 52% короткоусых. Суммарно во всех пробах самыми массовыми семействами были Sciaridae (42% особей), Phoridae (29%), Cecidomyiidae (11%) и Chironomidae (6%), однако сезонная динамика отличалась у разных семейств. Sciaridae достигли первого пика в июне и пика осенью (рисунок 3.8, Б), высокая численность Phoridae наблюдалась с июня по август (рисунок 3.8, В), Cecidomyiidae и некоторые другие семейства наиболее активно вылетали в июле (рисунок 3.8, Г, Е), Chironomidae – в апреле (рисунок 3.8, Д). В среднем за всё время сборов численность пойманных двукрылых составила $17,2$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$, из них Sciaridae – $7,0$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$, Phoridae – $4,8$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$, Cecidomyiidae – $1,8$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$, Chironomidae – $1,1$ экз. м^{-2} сут. $^{-1}$. При умножении этих средних суточных значений вылета на 210 дней (семь месяцев, пояснения см. в разделе 3.1), были получены существенно более высокие оценки интенсивности годового вылета, чем в 2022 году: 3600 экз. м^{-2} двукрылых, из них 1500 экз. м^{-2} Sciaridae, 1000 экз. м^{-2} Phoridae, 400 экз. м^{-2} Cecidomyiidae и 200 экз. м^{-2} Chironomidae.

Исходя из средней массы двукрылых в сборах 2022 года (одна особь – 120 мкг с. в.), мы оцениваем среднюю биомассу двукрылых, вылетавших из почвы на площадке Ельник в 2023 году, как 2 мг с. в. м^{-2} сут. $^{-1}$, или 430 мг с. в. м^{-2} за весь сезон (семь месяцев, см. раздел 3.1).

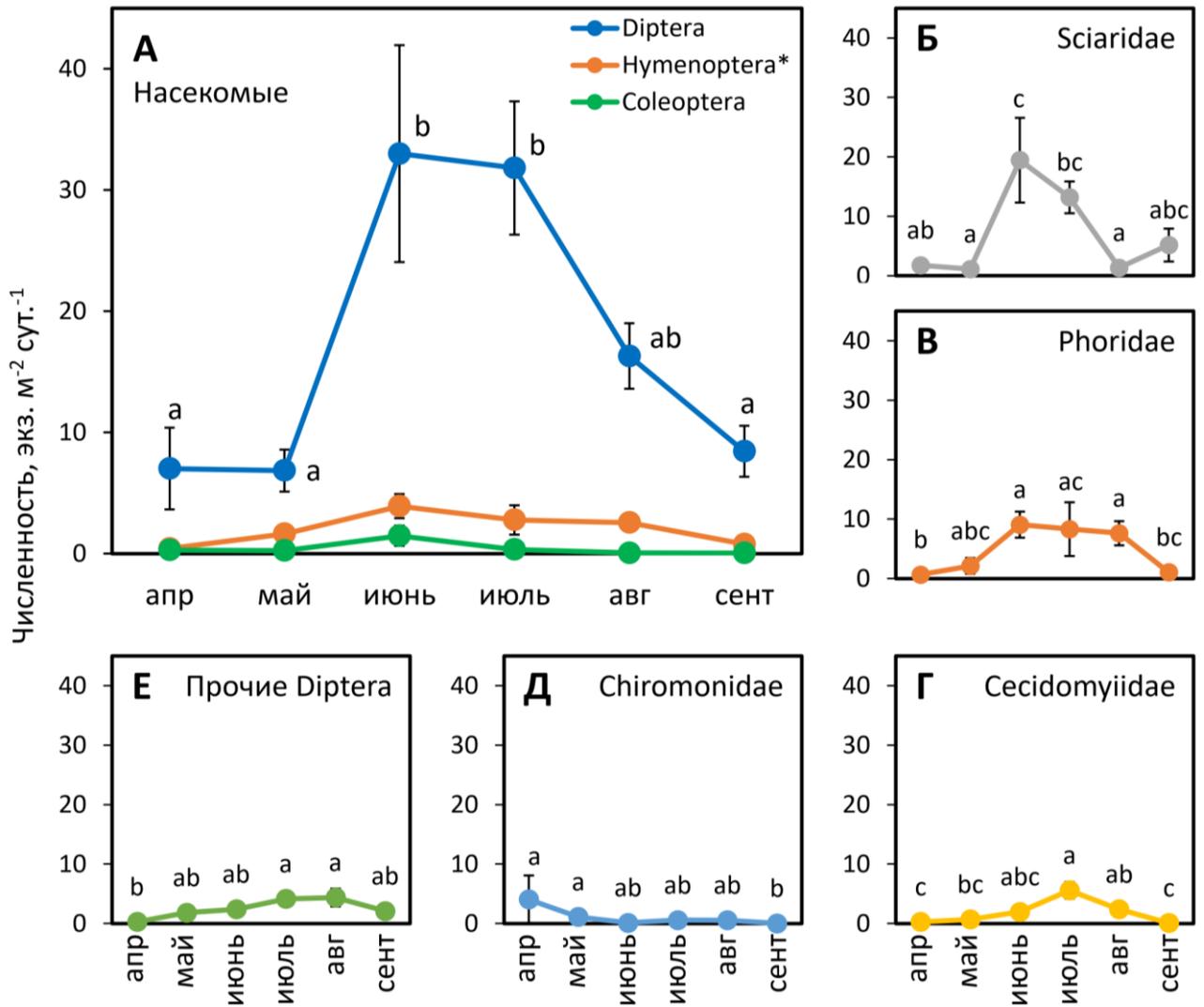


Рисунок 3.8. Численность взрослых насекомых (двукрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых) (А), наиболее обильных семейств двукрылых (Б-Д) и всех прочих двукрылых (Е), пойманных с помощью эмерджентных ловушек в рамках шести серий сезонных сборов на площадке Ельник (Малинки, 2023 год). Буквы показывают значимые различия численности двукрылых и отдельных семейств между сборами (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

*Численность Hymenoptera без учёта Vespidae и бескрылых Formicidae (см. раздел 3.3).

Бидуп: численность вылетающих насекомых. Сборы в национальном парке Бидуп проведены один раз в 2023 году на трёх площадках: двух в лесу и одной в редколесье (площадка Непентесная). Во всех случаях в эмерджентных ловушках преобладали двукрылые (79-98% от всех особей насекомых). Средняя численность двукрылых составила 46,9 экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Холмовая, 52,2 экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Ручьевая, 14,8 экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Непентесная. Численность двукрылых на площадке Непентесной значимо отличалась от численности на двух других (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$). Были определены представители семейств Ceratopogonidae, Chironomidae, Cecidomyiidae, Sciaridae, Phoridae, Mycetophilidae. Во

всех пробах в совокупности самыми массовыми семействами были Ceratopogonidae (39% от всех особей двукрылых), Chironomidae (27%), Cecidomyiidae и Phoridae (по 11%), а также Sciaridae (9%), однако распределение численности разных таксонов сильно варьировало в зависимости от площадки (рисунок 3.9, А). Кроме двукрылых были обнаружены перепончатокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые (имаго), полужесткокрылые, трипсы, крылатые термиты (единичные особи), тараканы, а также пауки и коллемболы (таблица П1.13).

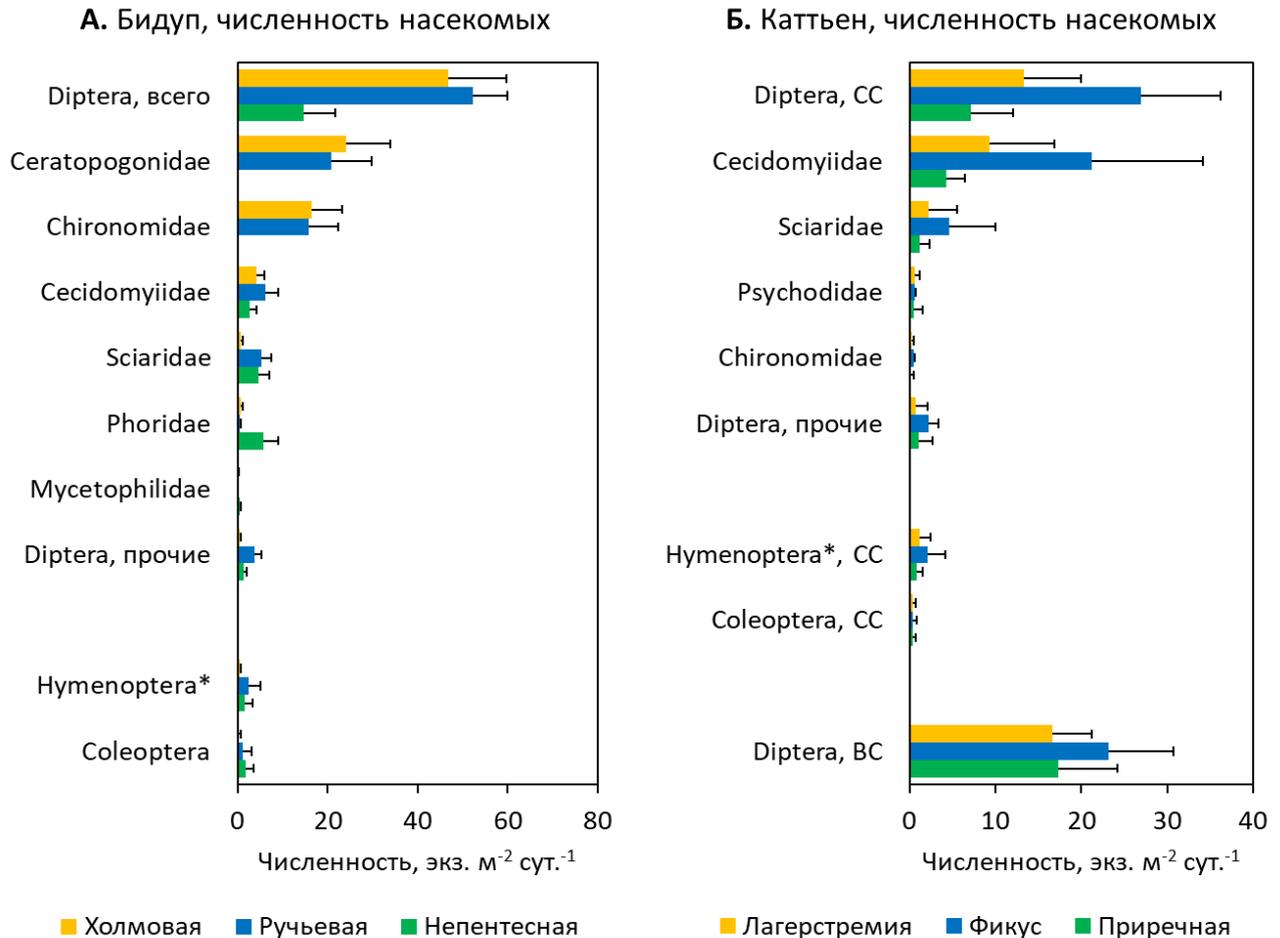


Рисунок 3.9. Численность наиболее обильных групп крылатых насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках в Бидупе (А) и Катъене (Б). Для Катъены приведены данные за сухой сезон (СС, численность всех двукрылых и отдельных семейств, перепончатокрылых и жесткокрылых) и влажный сезон (ВС, численность всех двукрылых).

*Численность Hymenoptera без учёта Vespidae и бескрылых Formicidae (см. раздел 3.3).

Катъен: численность и сезонная динамика вылетающих насекомых. Сборы в национальном парке Катъен были проведены на трёх площадках в сухой (2022 год) и влажный (2023 год) сезоны. Во всех случаях в эмерджентных ловушках преобладали двукрылые (76-95% от всех особей насекомых). В сухой сезон средняя численность двукрылых составила $7,1 \pm 4,9$ экз. м⁻²

сут.⁻¹ на площадке Приречная, $13,4 \pm 6,6$ экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Лагерстремия, $26,9 \pm 9,4$ экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Фикус (рисунок 3.9, Б), причём численность значительно отличалась между площадками Фикус и Приречная (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$). Были определены представители семейств Cecidomyiidae, Sciaridae, Psychodidae, Chironomidae, Scatopsidae, Ceratorogonidae, Phoridae, Mucetophilidae, распределение семейств на различных площадках оказалось схожим. Наиболее массовыми семействами были Cecidomyiidae (68% от всех особей двукрылых) и Sciaridae (16%), в то время как на долю Phoridae приходился 1% особей (таблица П1.14 в приложении 1).

Во влажный сезон средняя численность двукрылых значительно не различалась между площадками (тест Краскела – Уоллиса, $p > 0,1$) и составила $17,3 \pm 4,5$ экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Приречная, $16,7 \pm 7,6$ экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Лагерстремия, $23,1 \pm 6,9$ экз. м⁻² сут.⁻¹ на площадке Фикус. Численность двукрылых во влажный сезон оказалась значительно выше, чем в сухой, на площадке Приречная (тест Манна – Уитни, $p < 0,05$), в других случаях значимых различий не обнаружено.

Кроме имаго двукрылых, обнаружены единичные личинки (вероятно, развивающиеся в наземной среде), а также перепончатокрылые (включая крылатых муравьёв), жесткокрылые, чешуекрылые (имаго), полужесткокрылые, трипсы, сеноеды, прямокрылые, палочники, тараканы, коллемболы, клещи и пауки.

3.3. Обсуждение

Разнообразие насекомых, вылетающих из почвы. В эмерджентных ловушках были обнаружены представители 11 отрядов насекомых, а также коллемболы и паукообразные. Многие из них не являются эффективными агентами переноса биомассы из почвы в наземную среду. Для предметного обсуждения роли всех таксонов в формировании «детритной субсидии» необходимо проводить более детальные исследования. У части попадающих в ловушки насекомых в почве содержатся лишь покоящиеся, не питающиеся стадии (куколки, ложнокуколки или яйца), а другие виды не перемещаются между ярусами экосистемы, проводя всю жизнь в одной среде. Информация об обнаруженных в ловушках отрядах животных и их связи с почвенной средой обобщена в таблице 3.2.

Судя по нашим и опубликованным данным (Collins, 1981; Seeber et al., 2012; Shimazaki, Miyashita, 2000; Stevens et al., 2013) (с. также главу 2), основной вклад в поток биомассы членистоногих животных из почвы в наземную среду вносят имаго двукрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых, а также крылатые термиты. Последние в сборах были очень малочисленны и

встретились только в Бидупе, поэтому при обработке материала была учтена численность насекомых остальных трёх таксонов (см. рисунки 3.1, 3.2, 3.8, 3.9); прочие группы не учитывались в работе. Так как мы рассматриваем феномен самостоятельного выхода насекомых из почвы, в общем потоке мы учитывали как членов детритных пищевых сетей, так и почвенных фитофагов. Среди перепончатокрылых не учитывались осы (Vespidae) и бескрылые муравьи (Formicidae), поскольку они заведомо не подходят на роль агентов выноса вещества из почвенной среды в наземную (см. таблицу 3.2). Другие перепончатокрылые, встретившиеся в ловушках (различные пилильщики (“Symphyta”) и наездники (“Parasitica”)), а также жуки (Coleoptera) могут включать как развивающиеся в почве, так и полностью наземные виды. Определение этих насекомых не проводилось, что не позволило выделить тех представителей, которые выносят биомассу из почвы в наземный ярус. Численность этих групп учитывалась целиком, что могло дать завышенные показатели из-за наличия наземных видов.

На площадках в Катъене встречаются крупные цикады с почвенными личинками (Ораев et al., 2021) (рисунок 3.10). Цикады могут составлять заметную долю биомассы вылетающих из почвы насекомых (глава 2), однако ни одна цикада не была поймана эмерджентными ловушками, что не позволяет оценить интенсивность их вылета в Катъене. По-видимому, это связано с относительно низкой плотностью (на несколько порядков ниже, чем двукрылых), однако крупные размеры даже при низкой плотности могут означать высокую биомассу.



Рисунок 3.10. Экзувий цикады (Катъен, площадка Приречная, влажный сезон, май 2023 года).

Таблица 3.2. Таксоны членистоногих, пойманных с помощью эмерджентных ловушек в нашем исследовании, и их связь с почвой. В обсуждении учитывались только виды, обнаруженные в данном исследовании. Стадии развития: Im – имаго, L – личинка, если стадия не указана – имаго или признак неприменим. Точки сборов: 1 – Хибины, 2 – Белое море, 3 – Малинки, 4 – Бидуп, 5 – Каттъен.

| Таксоны и стадии развития пойманных животных | | Обнаружение в эмерджентных ловушках | | | | | Связь с почвой, типы жизненных циклов по Wallwork, 1970 (если применимы) | Степень и форма участия в потоке вещества из почвы в наземную среду | Ссылки |
|---|------------------------------|-------------------------------------|---|---|---|---|---|---|-------------------------------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | |
| Diptera | Diptera, Im | + | + | + | + | + | Часто развиваются и питаются в почве, имаго – в наземной среде; см. текст (тип 2 и др.) | Высокая; вылет взрослых особей | См. текст |
| | Agromyzidae, L | | | + | | + | Развиваются и питаются в наземной среде | Нет | (Ferrar, 1987) |
| Hymenoptera | Formicidae | + | + | + | | + | Разные виды живут и питаются как в почве, так и в наземной среде | Плохо исследована; вылет крылатых особей | (Гиляров, 1964) |
| | Vespidae | | | + | | | Живут в наземном ярусе | Нет | (Гиляров, 1964) |
| | “Symphyta”, “Parasitica”, Im | + | + | + | + | + | Некоторые виды развиваются и питаются в почве, имаго – в наземной среде (типы 2, 3); некоторые виды на всех стадиях живут в одной среде | Частично; вылет взрослых особей | (Гиляров, 1964) |
| | “Symphyta”, L | + | | + | | | Развиваются и питаются в наземной среде | Нет | (Гиляров, 1964) |
| Coleoptera | | + | + | + | + | + | Некоторые виды развиваются и питаются в почве, имаго – в наземной среде (типы 2, 3); некоторые виды на всех стадиях живут в одной среде | Частично; вылет взрослых особей | (Гиляров, 1964) |
| Neuroptera: Chrysopidae, Im, L | | | | + | | | Обычно живут в наземной среде | Нет | (Мамаев и др., 1976) |
| Lepidoptera, Im, L | | + | + | + | | + | У ряда видов личинки питаются в почве (тип 2); чаще живут в наземной среде, куколки могут развиваться (но не питаться) в почве (тип 1) | Частично; вылет взрослых особей | (Гиляров, 1964; Мамаев и др., 1976) |
| Hemiptera: Heteroptera, Cicadellidae, Aphididae, Psyllidae, Im, L | | + | | + | + | + | Разные виды живут как в почве (тип 4), так и в наземной среде; не меняют среду в течение жизни | Нет | (Мамаев и др., 1976) |

| Таксоны и стадии развития пойманных животных | Обнаружение в эмерджентных ловушках | | | | | Связь с почвой, типы жизненных циклов по Wallwork, 1970 (если применимы) | Степень и форма участия в потоке вещества из почвы в наземную среду | Ссылки |
|--|-------------------------------------|---|---|---|---|--|---|------------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | |
| Thysanoptera, Im, L | + | + | + | + | + | Обычно в наземной среде, ложнокуколки могут развиваться (но не питаться) в почве (тип 1) | Нет | (Бей-Биенко, 1964) |
| Psocoptera | + | | + | | + | Разные виды живут как в почве (тип 4), так и в наземной среде; не меняют среду в течение жизни | Нет | (Бей-Биенко, 1964) |
| Orthoptera: Gryllidae, L | | | | | + | Разные виды живут как в почве (тип 4), так и в наземной среде; не меняют среду в течение жизни | Нет | (Бей-Биенко, 1964) |
| Phasmatodea, L | | | | | + | Обычно живут в наземной среде, яйца могут развиваться в почве (тип 1); реже живут в подстилке (тип 4); не меняют среду в течение жизни | Нет | (Тиунов, 2011) |
| “Blattodea” (кроме Isoptera) | | | | | + | Разные виды живут как в почве (тип 4), так и в наземной среде; имаго часто подвижны (тип 3) | Частично; перемещение взрослых особей | (Мамаев et al., 1976) |
| Isoptera | | | | + | | Многие живут и питаются в почве и на почве; крылатые особи – в наземной среде | Плохо исследована; вылет крылатых особей | (Thorne, 1983) |
| Collembola | | + | + | + | + | Обычно в почве или на почве (тип 4) | Нет | (Бей-Биенко, 1964) |
| “Acari” | + | + | + | | + | Обычно живут в почве или на почве; возможна форезия на крылатых насекомых | Нет | (Гиляров, Криволицкий, 1975) |
| Aranei | + | + | + | + | + | Разные виды живут как в почве, так и в наземной среде; не меняют среду в течение жизни | Нет | (Тыщенко, 1971) |
| Pseudoscorpionida | | | + | | | Обычно живут в почве или на почве; возможна форезия на крылатых насекомых | Нет | (Дашдамиров, Шаваллер, 1992) |

Детальная идентификация вылетающих из почвы крылатых насекомых была выполнена для модельной группы двукрылых, которые были наиболее многочисленным отрядом в уловах ловушек во всех изученных экосистемах. Доминирование двукрылых в уловах ранее отмечалось для лесов умеренного пояса и горных сообществ (Seeber et al., 2012; Shimazaki, Miyashita, 2000). Всего в эмерджентных ловушках было идентифицировано 35 семейств двукрылых, причём больше всего семейств (30) было отмечено в лесу умеренной зоны в Малинках, что, вероятно, связано с большим объёмом собранного там материала. В Хибинах, Бидупе и Каттёене уникальные семейства отмечены не были (что в случае Вьетнама может быть связано со сложностью определения), а на Белом море были обнаружены *Bibionidae*, *Hippoboscidae*, *Lauxaniidae*, *Psilidae* и *Scatophagidae*, не встретившиеся в других точках.

Большинство пойманных двукрылых во всех локациях действительно развивается и питается в почве, покидая её уже на взрослой стадии (см. таблицу 4.1, где приведены типы питания наиболее массовых семейств, встретившихся в умеренной зоне, а также таблицу П2.1 в приложении 2). К числу двукрылых, которые не связаны с почвой, но были обнаружены в ловушках, можно отнести *Agromyzidae* и некоторых *Anthomyiidae* (личинки – наземные фитофаги), *Syrphidae* (*Episyrphus balteatus*, личинки – наземные хищники), *Culicidae* (развиваются в водоёмах), *Hippoboscidae* (личинки развиваются в теле самки на теплокровном хозяине, окукливаются в почве), *Scatophagidae* (*Scatophaga litorea*, личинки развиваются в выброшенных водорослях на литорали) (Ozerov, Krivosheina, 2021), а также, возможно, часть представителей *Cecidomyiidae* (среди них встречаются наземные фитофаги и хищники) и *Psilidae* (могут быть представлены как почвенными, так и наземными фитофагами): в двух последних случаях среда обитания личинок зависит от видовой принадлежности, а определение родов и видов зачастую затруднено. Биология различных таксонов двукрылых процитирована по книгам: Ferrar (1987), Кривошеина (2012), Marshall (2012). Большинство этих таксонов было представлено единичными находками в отдельных ловушках, чаще всего биомасса не почвенных видов не превышала $0,1 \text{ мг м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$, или 3% общей измеренной биомассы. Однако *Psilidae* на площадке Антропогенная на Белом море оказались относительно массовыми, и в одной из ловушек их численность достигла $3,5 \text{ экз. м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$ (8% всех двукрылых), а биомасса – $3 \text{ мг м}^{-2} \text{ сут.}^{-1}$ (33% от массы всех двукрылых). Учитывая столь большую численность в сборах, мы предполагаем, что в данном случае *Psilidae* были представлены корневыми фитофагами, то есть действительно обитали в почвенной среде, что известно для многих видов семейства (Ferrar, 1987; Marshall, 2012). Факт обнаружения в ловушках нехарактерных для почвы видов говорит о том, что общие оценки интенсивности вылета насекомых, сделанные без учёта биологии отдельных семейств и видов, могут быть несколько завышены.

Почвенные личинки двукрылых, обнаруженных с помощью ловушек, относились к различным типам питания: хищники (*Dolichopodidae*, *Empididae*, *Hybotidae*, *Rhagionidae*, некоторые *Muscidae*, отдельные представители других семейств), паразиты и некрофаги (*Calliphoridae*: *Pollenia* spp., *Sciomyzidae*: *Pherbellia* spp., *Syrphidae*: *Volucella* sp., некоторые *Sphaeroceridae*), мицетофаги (*Mycetophilidae*, *Macroceridae*), сапрофаги (*Anisopodidae*, *Bibionidae*, *Ceratopogonidae*, *Chironomidae*, *Chloropidae*, *Drosophilidae*, *Fanniidae*, *Heleomyzidae*, *Lauxaniidae*, *Limoniidae*, *Lonchopteridae*, *Psychodidae*, *Scatopsidae*, *Sciaridae*, *Sepsidae*, а также многие *Cecidomyiidae*, *Muscidae*, *Phoridae* и *Sphaeroceridae*, см. приложение 2) (Ferrari, 1987; Kilpatrick, Schoof, 1956; Mamaev, Krivosheina, 2023; Von Tschirnhaus, 2017; Zaitzev, 1994; Кривошеина, 2012; Кривошеина, Кривошеина, 2015; Федотова, 2016). Кроме того, в почвенных пробах, но не в эмерджентных ловушках, были обнаружены *Asilidae* (личинки – хищники), *Tipulidae* и *Trichoceridae* (личинки – сапрофаги). Типы питания могут варьировать внутри одного семейства (например, *Phoridae*), причём рацион отдельных видов часто неизвестен, а видовое определение затруднено, что в ряде случаев не позволяет однозначно отнести таксон к одной трофической группе. Типы питания пойманных двукрылых подробнее обсуждаются в следующей главе.

Двукрылые, собранные в Малинках, были разобраны на отдельные виды. Их разнообразие (всего 133 вида, из них 129, скорее всего, связаны с почвой) находится в пределах ранее опубликованных данных по лесам умеренного пояса, где обычно обнаруживается 50-150 видов двукрылых (Frouz, 1999). Список наиболее богатых видами семейств (*Cecidomyiidae*, *Phoridae*, *Sciaridae*, *Limoniidae*) также типичен для различных лесов умеренного пояса (Nielsen, Nielsen, 2007; Shimazaki, Miyashita, 2000).

Сравнение эффективности эмерджентных ловушек и термоэлекторов в выявлении разнообразия почвообитающих двукрылых. Данные сборов в Малинках (2022 год) и на Белом море подтверждают относительно более высокую эффективность эмерджентных ловушек по сравнению с термоэлекторами в выявлении разнообразия двукрылых (Hövmeyer, 1999), что верно и для сборов в целом, и для отдельных площадок. Однако следует подчеркнуть, что в обоих случаях объём исследованной почвы был относительно небольшим: в общей сложности за время сравнительных исследований в Малинках ловушки занимали площадь 30 м², а образцы почвы – лишь 0,3 м², на Белом море – 10 м² и 0,1 м² соответственно. В обоих случаях это нашло отражение и в числе собранных насекомых (в Малинках число особей двукрылых в ловушках и в почвенных пробах соотносилось как 20:1, на Белом море – как более чем 100:1).

Объём сборов в Малинках (в отличие от Белого моря) позволяет обсудить эффективность двух методов в выявлении отдельных таксонов двукрылых. Так, короткоусые (*Brachycera*) и

длинноусые (“Nematocera”) двукрылые были обнаружены в ловушках и почвенных пробах в разных пропорциях: в ловушках преобладали короткоусые, в то время как в почве чаще встречались длинноусые. Это может отражать неодинаковую эффективность учёта различных таксонов термоеклекторами, но также это может быть связано с более длительным (в среднем) личиночным развитием длинноусых по сравнению с короткоусыми (Papp, Darvàs, 2000). Примечательно, что Hövemeier (1999) обнаружил большее число длинноусых, чем короткоусых, используя эмерджентные ловушки в различных лесах Германии. Тот же результат был получен в данной работе на площадке Ельник в 2023 году. На такое изменение могли повлиять колебания численности отдельных видов, что может говорить о непостоянстве состава сообщества.

Три семейства двукрылых, обнаруженные в образцах почвы, не были обнаружены в эмерджентных ловушках: Asilidae, Tipulidae и Trichoceridae. Представители первых двух таксонов – крупные двукрылые с длительным развитием и, как правило, низкой плотностью; это означает, что шансы поймать появляющихся взрослых особей при кратковременных учётах невелики. Зимние комары (Trichoceridae) обычно появляются осенью или ранней весной, так что их вылет мог не совпасть по времени со сроками установки ловушек. Напротив, многие другие таксоны (например, Phoridae, Muscophilidae, Sphaeroceridae), несмотря на обилие в ловушках, не были обнаружены в образцах почвы. Это может быть результатом небольшого размера проб почвы или отражать низкую эффективность термической экстракции для этих таксонов. Кроме того, личинки некоторых видов обитают в специфических микроместообитаниях (это может относиться к питающимся мёртвыми животными Sphaeroceridae и Phoridae, паразитическим Phoridae или грибоядным Muscophilidae), и поэтому избегают эффективного выделения из почвы, что ранее было отмечено в обзорах (Frouz, 1999).

Важно отметить, что доля таксонов, которые удалось определить до вида, была значительно выше в пробах, собранных с помощью ловушек, по сравнению с почвенными пробами. Очевидно, это связано со сложностью морфологического определения личинок двукрылых (Krivosheina, 2012). Одна из возможностей упростить определение выделенных из почвы личинок – использование молекулярно-биологических методов (выделение ДНК и секвенирование маркерных последовательностей, таких как ген COI) (Jabot et al., 2025).

Несмотря на многолетнюю историю изучения насекомых и других почвенных животных на территории биостанции «Малинки» (Гиляров, 1983; Стриганова, Рыбалов, 1994), применение эмерджентных ловушек в рамках данной работы позволило обнаружить три вида двукрылых, ранее в регионе не отмеченных. *Camptomyia drytophila* (Cecidomyiidae, рисунок 3.11) был описан по сборам, сделанным на Дальнем Востоке России (в Приморском крае), ранее отмечен также в Германии и Швеции; в рамках данной работы вид обнаружен на площадке Ельник в сборах 15-25 июля 2022 года (Sotnikov et al., 2024). *Gymnometriocnemus brumalis* (Chironomidae) был описан

для Великобритании, отмечен в других странах Европы (Норвегия, Швеция, Финляндия, Ирландия, Франция, Германия, Венгрия, Люксембург, Польша, Швейцария, Нидерланды, Испания), а также в Канаде и США. В России ранее был отмечен на Дальнем Востоке (Приморский край, Еврейская автономная область, Хабаровский край). Родственный вид *G. kamimegavirgus* (Chironomidae) описан с территории Японии, отмечен в Норвегии и в Магаданской области (Россия). Оба вида семейства Chironomidae обнаружены на площадке Сосняк в сборах 27 апреля – 7 мая 2022 года (Krivosheina et al., 2023). Все три вида отмечены впервые для Европейской части России, что подчёркивает эффективность эмерджентных ловушек для выявления почвенного биоразнообразия.

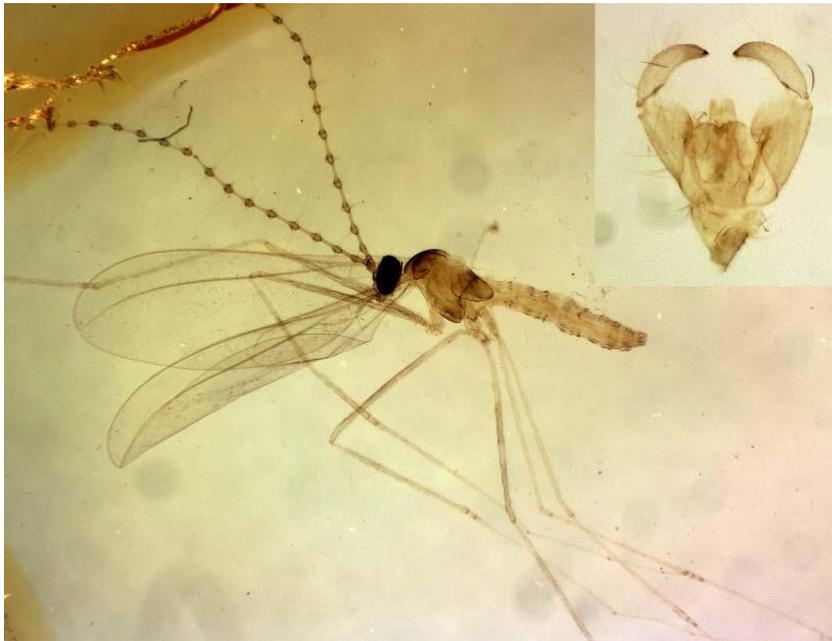


Рисунок 3.11. *Camptomyia drytophila* Mamaev et Zaitzev, 1998 (Cecidomyiidae), самец. Фото: М.Г. Кривошеина.

Обилие двукрылых, вылетающих из почвы. Для сравнения обилия вылетающих из почвы двукрылых в различных точках мы использовали пиковые (максимальные) показатели суточной численности и биомассы. В Малинках это были сборы в июле (за оба года), в Каттыене – во влажный сезон (летом). Единственный сбор в Бидупе был произведён летом, во влажный сезон, на Белом море – в конце июня, в Хибинах – в августе. Мы полагаем, что эти сроки также попадают в период высокой интенсивности вылета. Наибольшая пиковая численность вылетающих двукрылых наблюдалась в летних сборах в Бидупе (Вьетнам, 52 экз. м⁻² сут.⁻¹), наименьшая – в Хибинах (6 экз. м⁻² сут.⁻¹), наибольшая пиковая биомасса зафиксирована на антропогенном участке на Белом море (4,4 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹), а также в ельнике и черноольшанике в Малинках (3,8-4,0 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹ в разные годы), наименьшая – в тайге на Белом море (0,6 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹, рисунок 3.12).

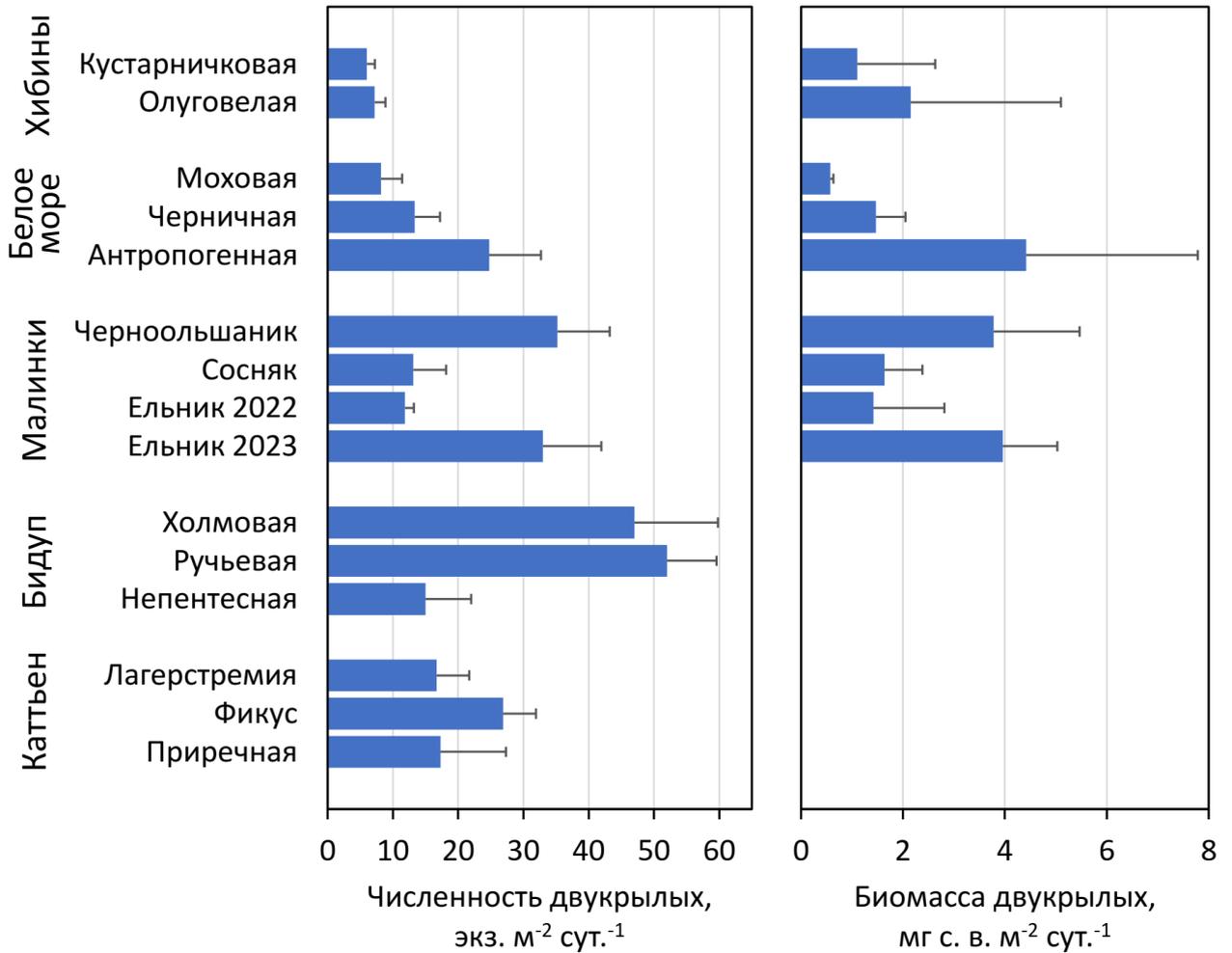


Рисунок 3.12. Сравнение максимальной суточной численности двукрылых, вылетающих из почвы в различных экосистемах (средние и стандартные отклонения). Биомасса на площадках во Вьетнаме (в Бидупе и Катъене) не измерялась.

Измеренную численность и биомассу насекомых, покидающих почву, сложно сравнивать с данными их опубликованных работ, в которых вылетающих насекомых собирали в течение всего сезона. Предыдущие работы обычно выявляли от 500 экз. м⁻² (почти 100 мг м⁻²) до 4000 экз. м⁻² двукрылых, ежегодно вылетающих из почвы в лесах умеренного пояса (Frouz, 1999; Hövemeyer, 1999; Nielsen, Nielsen, 2007). В Малинках, где сборы проводились в различные сезоны, мы оцениваем годовой вылет двукрылых на разных площадках и в разные годы от 1000 до 3600 экз. м⁻² и от 130 до 430 мг м⁻² сухой биомассы, что соответствует ранее опубликованным данным (рисунок 3.13). Примечательно, что оценка годового вылета на площадке Ельник в 2022 и 2023 году отличается более чем в три раза (1000 до 3600 экз. м⁻² соответственно), как и пиковые значения суточного вылета в июле ($11,8 \pm 1,4$ и $33,0 \pm 8,9$ экз. м⁻² соответственно, средние ± 1 стандартное отклонение). Можно предположить, что это связано с разной частотой отбора проб; в 2023 году было проведено вдвое больше серий сборов, чем в 2022, и летний пик вылета в 2022

году мог не совпасть с десятидневным периодом экспозиции ловушек в июле. Однако это представляется маловероятным, поскольку сборы 2023 года были обильны на протяжении всего лета. Предположительно, различие между 2022 и 2023 годами отражает действительную разницу в интенсивности вылета, что может быть связано с долгосрочными колебаниями численности отдельных насекомых или с погодными условиями (Исаев и др., 2001; Borin, Herlitzius, 1987; Taylor et al., 2017). Весна 2022 года была более влажной и холодной, чем 2023, а лето теплее и суше: в Москве средние температуры по месяцам с апреля по июль равнялись 5,8; 10,7; 18,9; 20,7 °С в 2022 и 9,7; 12,7; 16,8; 18,5 °С в 2023; месячная сумма осадков за тот же период составляла 69, 61, 42, 91 мм в 2022 и 30, 35, 71, 151 мм в 2023 (Летопись погоды в Москве, 2025).

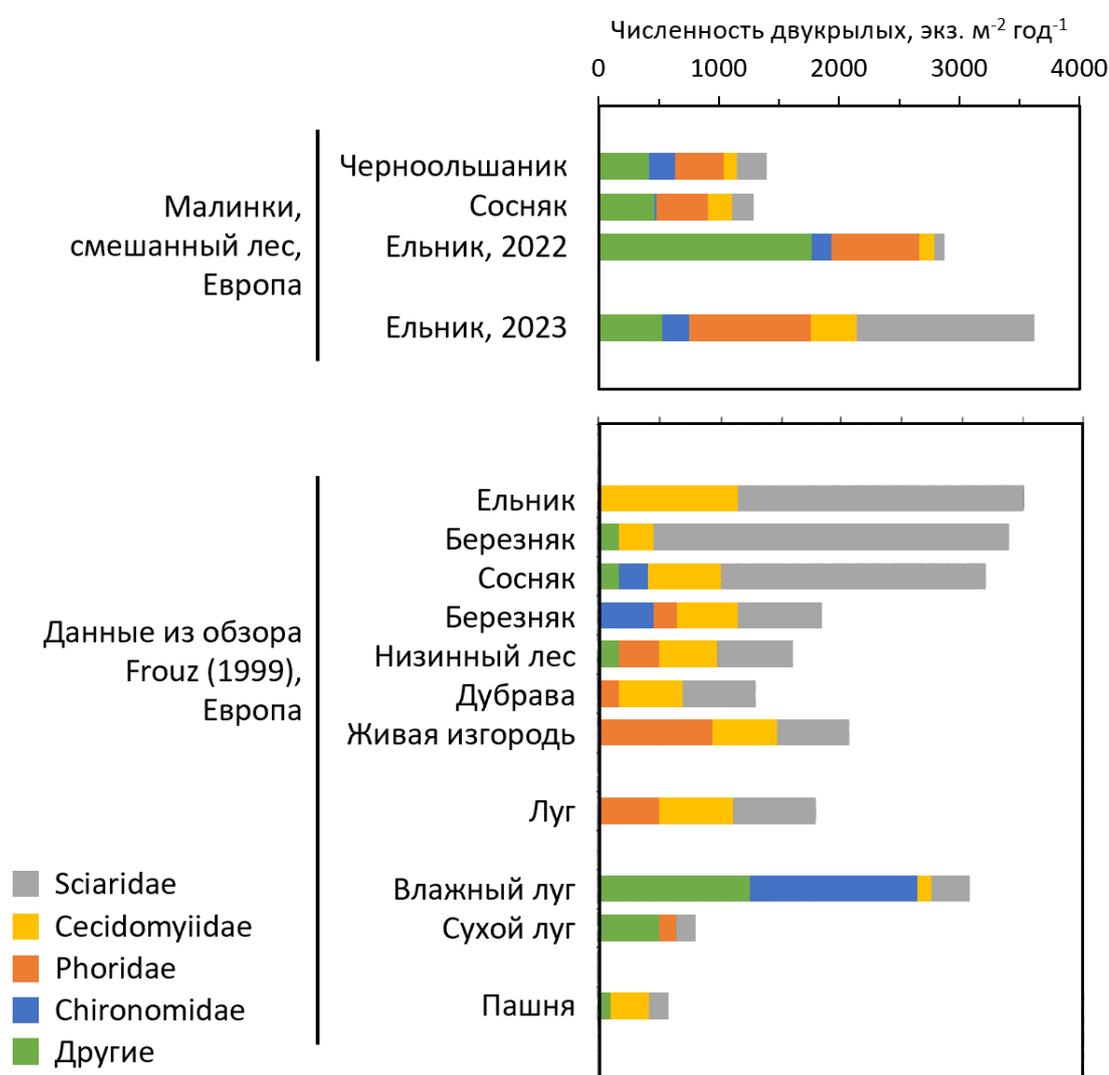


Рисунок 3.13. Сравнение данных по численности двукрылых, вылетающих из почвы за год на 1 м² в различных экосистемах умеренного климата. Значения численности в Малинках рассчитаны на основании усреднения результатов трёх сборов в 2022 году на трёх площадках и шести сборов в 2023 году на площадке Ельник.

Во всех нетропических точках наиболее обильными по числу особей семействами были Cecidomyiidae, Phoridae и Sciaridae (рисунок 3.14), что типично для умеренных широт (Frouz, 1999). Такая же картина наблюдалась в горном тропическом редколесье на площадке Непентесная в Бидупе, в то время как на других площадках, расположенных в горном лесу, доминировали Ceratorogonidae и Chironomidae. В муссонном лесу в Катъене были обильны Cecidomyiidae и Sciaridae, а Phoridae оказались относительно редки.



Рисунок 3.14. Представители наиболее обильных по числу особей семейств двукрылых, вылетающих из почвы в нетропических точках. Слева направо: Phoridae (*Megaselia woodi*, Малинки), Sciaridae (*Sciara* sp., Малинки), Cecidomyiidae (*Camptomyia* sp., Малинки).

Доминирующие по биомассе семейства различались в зависимости от исследуемой экосистемы: Calliphoridae в Хибинах, Sphaeroceridae в Малинках, Phoridae в Малинках и на Белом море. Во Вьетнаме биомасса напрямую не измерялась, но исходя из данных по численности и средней массы представителей различных семейств, можно предположить, что в Катъене по биомассе преобладали Sciaridae, а в Бидупе – Ceratorogonidae и Chironomidae. Обилие Ceratorogonidae, Sphaeroceridae и особенно Calliphoridae необычно и не отмечалось в ранее опубликованных работах. Однако данные по биомассе вылетающих из почвы двукрылых более скудны, чем по численности, и касаются практически исключительно умеренных широт.

В нашем исследовании в Малинках пробы из летних ловушек (июнь, июль) содержали значительно больше двукрылых как по численности, так и по биомассе, чем весенние и осенние. Эти данные дополняют относительно редкие сообщения о сезонной динамике вылета двукрылых в умеренном поясе. В буковом лесу в Германии самый высокий уровень вылета приходился на апрель (Hövmeyer, 1984), в то время как на торфяном лугу в Чехии летний пик пришелся на

июль (Frouz, 1999; Frouz, Syrovátka, 1995). Характер вылета двукрылых может сильно различаться в экосистемах с различным составом сообществ, поскольку динамика вылета различается как у разных семейств (что отмечено в литературе, см. Frouz, 1999, и показано в данной работе, см. рисунок 3.8), так и у видов одного семейства, например различных Sciaridae и Cecidomyiidae (Nielsen, Nielsen, 2004; Nielsen, Nielsen, 2002).

Численность обитающих в почве двукрылых, выделенных с помощью термоэлектродов (200-700 экз. м⁻² в Малинках, 25-330 экз. м⁻² на Белом море), попадает в пределы значений, которые ранее регистрировались в почвах умеренного пояса (обычно 10-1000 экз. м⁻²) (Frouz, 1999). В Малинках не было обнаружено выраженных сезонных колебаний численности двукрылых в почве, что отличается от других исследований, показывающих сильную сезонную динамику в буковых лесах (Altmüller, 1979; Hövemeyer, 1984) и на лугах (Frouz, Syrovátka, 1995).

Заключение. Таким образом, мы оценили интенсивность вылета крылатых насекомых в пяти экосистемах, от горной тундры до тропического леса. В уловах эмерджентных ловушек наибольшую долю (в среднем 55-98%) составляли двукрылые, которым уделено основное внимание в этой главе. Разнообразие двукрылых было велико – 35 семейств, наибольшее число семейств (30) зафиксировано в лесу Средней полосы. Использование эмерджентных ловушек помогло зафиксировать три новых для Европейской части России вида двукрылых, развивающихся в почве.

Интенсивность вылета колебалась в широких пределах: средняя численность во время наиболее активного вылета, зафиксированная в различных биотопах, варьировала от 6 до 52 экз. м⁻² сут.⁻¹ (соответственно в горной тундре и в тропическом лесу). Сравнение с другими работами показывает, что эти значения сопоставимы с предыдущими измерениями и попадают в известные пределы, однако подобное сравнение возможно только для экосистем умеренного климата (Белое море, Малинки), поскольку соответствующих данных для горных тундр и тропических лесов мы не обнаружили. В 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).

Согласно приблизительным расчётам, в смешанном лесу умеренной зоны биомасса вылетающих из почвы двукрылых в пересчете на весь вегетационный сезон может составлять 130-430 мг с. в. м⁻², или в среднем 0,6-2,0 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹. Эти значения на порядок уступают противоположному потоку «артроподного дождя» из крон в почву, который составляет 4 г с. в. м⁻² за сезон, или в среднем 19 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹ в Малинках (Rožanova et al., 2019). Поток имаго двукрылых в составе «артроподного дождя» составляет 6,7 экз. м⁻² сут.⁻¹ и 1,8 мг с. в. м⁻² сут.⁻¹, что близко к значениям вылета, полученным в данной работе, причём значительное число таксонов падающих из крон двукрылых совпадает с таксонами, отмеченными в потоке вылетающих из почвы

насекомых (Rozanova et al., 2022). Можно предположить, что значительная часть вылетающих из почвы двукрылых не осваивается наземными пищевыми сетями, а снова попадает в почву в составе «артроподного дождя». С другой стороны, биомасса вылетающих из почвы двукрылых в несколько раз уступает массе пищи, потребляемой пауками в лесах умеренной зоны (по различным оценкам, 2-10 г ж. в. м^{-2} в год, или 0,7-3,3 г с. в. м^{-2} в год, или 3-16 мг с. в. м^{-2} сут.⁻¹ при приблизительной продолжительности активного периода в семь месяцев) (Nyffeler, Birkhofer, 2017). Таким образом, даже если бы большая часть вылетающих из почвы двукрылых потреблялась пауками в наземной среде, они могли бы составлять заметную, но не подавляющую долю в питании пауков.

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

Как описано в предыдущей главе, двукрылые в различных экосистемах являются доминирующим компонентом восходящего потока насекомых, вылетающих из почвы в наземно-воздушную среду и выносящих в своих телах биомассу из почвенных, преимущественно детритных пищевых цепей. Интенсивность потока двукрылых достигает тысяч особей и сотен миллиграммов на 1 м² поверхности почвы в год. В почве личинки двукрылых также являются одними из самых обильных и разнообразных животных (Frouz, 1999). Их плотность, достигающая сотен или тысяч особей на 1 м², может быть самой высокой среди таксонов макрофауны, а биомасса сравнима с биомассой таких массовых животных, как коллемболы и нематоды (Kaufmann et al., 2002; Petersen, Luxton, 1982).

Двукрылые очень разнообразны в своих экологических стратегиях и способах питания. Однако данные о трофических взаимодействиях отдельных таксонов двукрылых в почве скудны, многие семейства в этом отношении изучены слабо (Кривошеина, Кривошеина, 2015). Даже обилие двукрылых в почве трудно оценить. Большинство личинок двукрылых имеют мелкие размеры и не поддаются эффективному сбору с помощью термоэлектродов, которые используются в большинстве исследований в области почвенной экологии. Более эффективные методы флотации существенно более трудоёмки и также не позволяют выявить всех личинок (Healey, Russell-Smith, 1970; Nielsen et al., 1994). Эмерджентные ловушки, хотя и используются относительно редко, могут помочь в получении массового материала, необходимого для изучения трофической экологии двукрылых (Brown, 2021; Hövemeyer, 1999; Tormala, 1982). Более того, вылетающих имаго двукрылых гораздо легче идентифицировать по сравнению с личинками, извлеченными из почвенных проб (Krivoshchina, 2012), что нашло подтверждение и в данной работе (глава 3).

В последние годы для исследования трофических отношений в почвенных сообществах широко применяется изотопный анализ (Тиунов, 2007). Измерение соотношений ¹³C/¹²C и ¹⁵N/¹⁴N (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) в тканях животных позволяют определить их трофический уровень и получить информацию о спектре осваиваемых ресурсов (см. разделы 1.2 и 2.3).

В данной главе приведены результаты анализа изотопного состава углерода и азота тканей взрослых двукрылых, вылетающих из почвы. Эта информация была использована для оценки изотопного состава «детритной субсидии», поступающей из почвы, а также для уточнения трофической позиций почвенных двукрылых на уровне отдельных видов и целых семейств. Для работы были выбраны площадки на биостанции «Малинки» – наиболее изученные в фаунистическом отношении биотопы среди тех, где производился сбор вылетающих из почвы насекомых.

4.1. Материал и методы

Изотопный анализ. Для изотопного анализа были использованы двукрылые, пойманные эмерджентными ловушками на трёх площадках в Малинках в ходе трёх серий сборов (весной, летом и осенью) в 2022 году (см. главу 3); для них были измерены величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Обычно один образец включал всё животное целиком; если массы животного было недостаточно для проведения анализа (необходимо не менее 50 мкг), то в образце были объединены несколько особей одного вида из одной ловушки. Для изотопного анализа крупных двукрылых мы использовали ноги насекомых (Tsurikov et al., 2015). Также был измерен изотопный состав листового опада на каждой из экспериментальных площадок. Процедура анализа описана в главе 2.

Обработка данных. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ отдельных видов и семейств двукрылых несколько варьировали между экспериментальными площадками (в пределах $\pm 1,0\%$ в случае $\delta^{13}\text{C}$ и $\pm 0,6\%$ в случае $\delta^{15}\text{N}$), поэтому данные были нормализованы по изотопному составу опада на площадке Ельник. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ образцов двукрылых с площадок Сосняк и Черноольшаник были пересчитаны по следующей формуле:

$$\delta X_{\text{норм.}} = \delta X_{\text{изм.}} - \delta \bar{X}_{\text{опад площадки}} + \delta \bar{X}_{\text{опад Ельника}}$$

где δX – значение $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ образца ($\delta X_{\text{норм.}}$ – нормализованное, $\delta X_{\text{изм.}}$ – измеренное), $\delta \bar{X}_{\text{опад площадки}}$ – среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ опада с соответствующей площадки (Сосняк или Черноольшаник), $\delta \bar{X}_{\text{опад Ельника}}$ – среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ опада с площадки Ельник. Далее в работе приводятся и обсуждаются нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (которые очень незначительно отличались от непосредственно измеренных). Измеренные и нормализованные значения приведены в приложении 3.

Данные об изотопном составе других почвенных животных из того же леса (с площадки Ельник) были взяты из работ Potapov et al. (2016) и Rozanova et al. (2024): первая работа послужила источником данных по коллемболам (первичные данные были получены от авторов), вторая – по прочим таксонам (многоножкам, паукообразным, насекомым, малощетинковым червям). Для сравнения полученных в данной работе значений $\delta^{15}\text{N}$ двукрылых с ранее опубликованными (Зуев и др., 2019; Hyodo et al., 2024; Oelbermann, Scheu, 2010; Okuzaki et al., 2009; Rozanova et al., 2024) были рассчитаны значения $\Delta^{15}\text{N}$ (‰) как разность между значениями $\delta^{15}\text{N}$ двукрылых и средним значением $\delta^{15}\text{N}$ листового опада из соответствующего биотопа.

4.2. Результаты

Всего было проанализировано 312 образцов 65 видов двукрылых из 21 семейства и 18 образцов опада (приложение 3, таблица ПЗ.1). Среди всех образцов двукрылых величины $\delta^{13}\text{C}$ варьировали от $-30,3\text{‰}$ (Agromyzidae gen. sp.) до $-20,8\text{‰}$ (Cecidomyiidae: *Camptomyia drymophila*), но большинство значений лежало в диапазоне между -27‰ и -23‰ . Только у трёх слабо представленных семейств (Agromyzidae, Anthomyiidae и Syrphidae) средние значения $\delta^{13}\text{C}$ оказались ниже -27‰ (рисунок 4.1, таблица 4.1). Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ отдельных образцов оказался очень велик: от $-1,6\text{‰}$ (Phoridae: *Phora artifrons*) to $17,0\text{‰}$ (Anisopodidae: *Sylvicola zetterstedti*). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ пяти семейств (Chloropidae, Dolichopodidae, Mucetophilidae, Phoridae и Sphaeroceridae) были выше $6,5\text{‰}$, то есть примерно на 7‰ выше, чем значения $\delta^{15}\text{N}$ опада.

Несколько семейств и отдельных видов двукрылых показали очень широкий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и особенно $\delta^{15}\text{N}$ (рисунок 4.2, таблица ПЗ.2 в приложении 3). Наибольшие диапазоны $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были обнаружены у следующих видов: *Phora artifrons* (Phoridae, $2,1\text{‰}$ и $17,6\text{‰}$ соответственно), *Sylvicola fenestralis* (Anisopodidae, $6,0\text{‰}$ и $14,8\text{‰}$), *Mucetophila fungorum* (Mucetophilidae, $4,2\text{‰}$ и $11,1\text{‰}$) и *Bradysia nitidicollis* (Sciaridae, $4,6\text{‰}$ и $4,1\text{‰}$).

Мы наблюдали лишь слабые различия в изотопном составе двукрылых между тремя сезонными сборами. Значимые различия ($p < 0,05$) были зафиксированы только для значений $\delta^{15}\text{N}$ фторид между сборами за апрель-май и июль, а также за апрель-май и сентябрь (средние значения и стандартные отклонения: $6,0 \pm 3,8\text{‰}$ в апреле-мае, $8,7 \pm 1,8\text{‰}$ в июле, $8,1 \pm 3,2\text{‰}$ в сентябре).

4.3. Обсуждение

Значения $\delta^{13}\text{C}$ двукрылых варьировали в относительно узких пределах, аналогичных тем, которые были определены в работе Nyodo et al. (2024) для тропического леса в Малайзии. У большинства двукрылых значения $\delta^{13}\text{C}$ находились в диапазоне от -27 до -24‰ , что соответствует типичному детритному сдвигу, т.е. обогащению на $2-5\text{‰}$ по сравнению с опадом (значение $\delta^{13}\text{C}$ подстилки в еловом лесу составляло $-28,4\text{‰}$, см. таблицы 4.1, ПЗ.2). Этот сдвиг наблюдается у большинства почвенных детритофагов и потребляющих их хищников (Potarov et al., 2019b). Несколько видов имели низкие средние значения $\delta^{13}\text{C}$ ($< -28\text{‰}$) (рисунок 4.1), что указывает на их принадлежность к пастбищным пищевым цепям. Действительно, личинки *Pegomya rubivora* (Anthomyiidae) и многих Agromyzidae известны как наземные фитофаги, в то время как личинки *Episyrphus balteatus* (Syrphidae) являются наземными хищниками (таблица 4.1, таблица ПЗ.1). Мицетофаги (Mucetophilidae) демонстрировали самые высокие средние значения $\delta^{13}\text{C}$, что может говорить о питании сапротрофными грибами (Зуев и др., 2019; Zuev et al., 2025).

Таблица 4.1. Изотопный состав углерода и азота (нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) взрослых двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках в Малинках в 2022 году, средние (M) и стандартные отклонения (SD) для семейств. Приведены также типы питания личинок со ссылками на соответствующие источники информации.

| Семейство | Питание личинок видов, использованных в анализе | Питание личинок, ссылки | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | | Число образцов |
|------------------------|---|---------------------------------------|---------------------------|-----|---------------------------|-----|----------------|
| | | | M | SD | M | SD | |
| Chloropidae | сапрофаги | (Ferrar, 1987; Von Tschirnhaus, 2017) | -25,0 | 1,7 | 10,2 | 1,6 | 4 |
| Мусцетопхилidae | мицетофаги | (Зуев и др., 2019; Zaitzev, 1994) | -23,6 | 1,2 | 9,0 | 3,8 | 11 |
| Phoridae | различные | (Ferrar, 1987) | -24,8 | 1,0 | 7,8 | 3,1 | 75 |
| Sphaeroceridae | в основном сапрофаги | (Ferrar, 1987) | -25,5 | 1,0 | 7,7 | 2,5 | 28 |
| Dolichopodidae | хищники | (Кривошеина, Кривошеина, 2015) | -25,0 | 1,0 | 7,1 | 1,0 | 13 |
| Drosophilidae | сапрофаги | (Ferrar, 1987) | -24,8 | – | 6,4 | – | 1 |
| Anisopodidae | сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -24,6 | 1,9 | 6,1 | 4,9 | 17 |
| Calliphoridae | паразиты | (Ferrar, 1987) | -25,3 | 0,1 | 5,7 | 1,1 | 2 |
| Muscidae | сапрофаги, хищники | (Ferrar, 1987) | -24,6 | 1,0 | 5,4 | 2,8 | 10 |
| Hybotidae | хищники | (Кривошеина, Кривошеина, 2015) | -24,2 | 0,5 | 5,3 | 0,5 | 6 |
| Psychodidae | сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -25,1 | 0,5 | 5,0 | 1,5 | 8 |
| Fanniidae | сапрофаги | (Ferrar, 1987) | -26,5 | 0,8 | 5,0 | 1,2 | 5 |
| Empididae | хищники | (Кривошеина, Кривошеина, 2015) | -25,4 | – | 4,5 | – | 1 |
| Limoniidae | сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -24,2 | 1,3 | 4,4 | 2,1 | 26 |
| Cecidomyiidae | в основном сапрофаги | (Mamaev, Krivosheina, 2023) | -24,5 | 1,7 | 4,0 | 2,4 | 31 |
| Syrphidae | наземные хищники | (Ferrar, 1987) | -28,1 | – | 3,3 | – | 1 |
| Anthomyiidae | различные | (Ferrar, 1987) | -28,8 | 0,2 | 3,0 | 0,1 | 2 |
| Sciaridae | сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -24,4 | 1,1 | 2,8 | 1,4 | 34 |
| Ceratopogonidae | в основном сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -24,7 | 1,2 | 2,7 | 1,5 | 12 |
| Chironomidae | сапрофаги | (Кривошеина, 2012) | -24,9 | 1,1 | 2,6 | 1,2 | 24 |
| Agromyzidae | наземные фитофаги | (Ferrar, 1987) | -30,3 | – | 2,0 | – | 1 |
| Опад (площадка Ельник) | | | -28,4 | 0,2 | -1,0 | 0,4 | 6 |

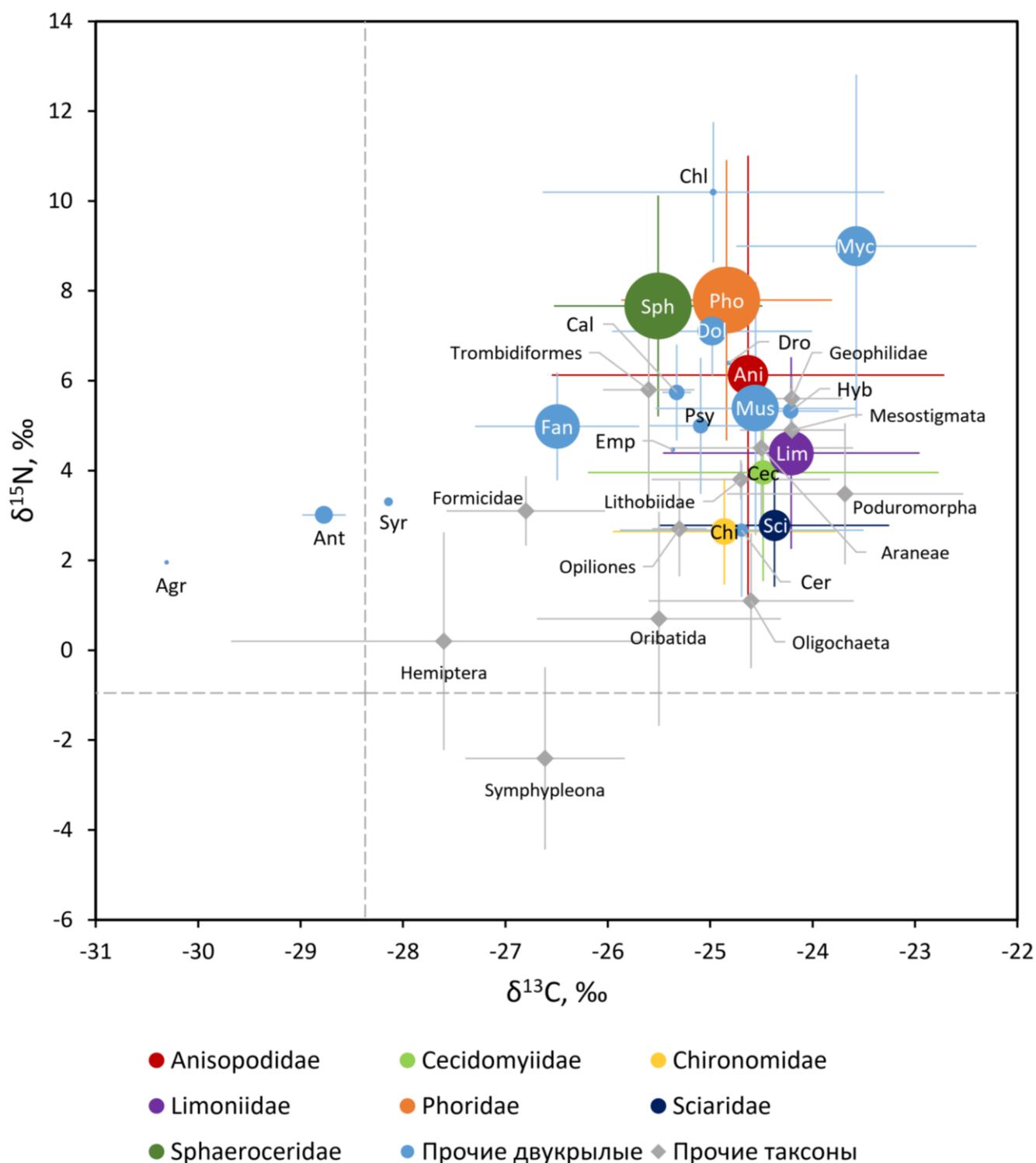


Рисунок 4.1. Нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (средние и стандартные отклонения по семействам) взрослых двукрылых, собранных с помощью эмерджентных ловушек в Малинках в 2022 году. Семь семейств, для которых проанализировано по крайней мере 15 образцов, показаны разными цветами, которые соответствуют цветам на рисунке 4.2, остальные 14 семейств показаны голубым цветом. Размеры кругов соответствуют суммарной биомассе взрослых насекомых каждого семейства, пойманных в ходе трёх сборов в Малинках в 2022 году. →

Изотопный состав азота оказался гораздо разнообразнее. Диапазон средних значений $\delta^{15}\text{N}$ для семейств составил 7,6‰ (исключая таксоны, связанные с пастбищными пищевыми цепями), что соответствует примерно трём трофическим уровням, если принять среднюю разницу между двумя уровнями в 3,4‰ (Potapov et al., 2019a; Potapov et al., 2019b). 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, например малощетинковых червей или панцирных клещей, а также беспозвоночных хищников, таких как пауки, гамазовые клещи и геофилы (рисунок 4.1).

Примечательно, что аналогичная картина наблюдалась в тропическом лесу (Nyudo et al., 2010a; Nyudo et al., 2024). Это показывает, что обнаруженное нами обогащение вылетающих двукрылых ^{15}N не является уникальным явлением. Этот феномен может иметь несколько причин.

(1) Эмерджентные ловушки, как правило, улавливают взрослых насекомых, которые не питались после метаморфоза и унаследовали свой изотопный состав от личинок. Однако у насекомых с полным превращением описано обогащение ^{15}N (до 2‰) в результате метаморфоза (Doi et al., 2007; Tibbets et al., 2008). Впрочем, даже если учесть обогащение на 2‰ при метаморфозе, значения $\delta^{15}\text{N}$ многих видов двукрылых остаются очень высокими.

(2) Описано сильное обогащение тяжёлым азотом мицетофагов, особенно тех, которые питаются микоризными грибами (Зуев и др., 2019; Zuev et al., 2025). В настоящем исследовании мицетофаги были представлены в основном семейством Mycetophilidae со средним значением $\delta^{15}\text{N} = 8,9\text{‰}$; кроме того, *Leptocera fontinalis* (Sphaeroceridae) (среднее значение $\delta^{15}\text{N} = 6,9\text{‰}$) питается миксомицетами (Ferrar, 1987) (приложение 2). Личинки некоторых других преимущественно сапротрофных двукрылых (например, Fanniidae, Phoridae) также могут заселять плодовые тела грибов (Зуев и др., 2019; Ferrar, 1987).

→ Рисунок 4.1 (продолжение). Изотопный состав других животных (серые маркеры), собранных в Малинках на площадке Ельник, взят из работ Potapov et al. (2016, коллемболы, исходные данные получены от авторов работы) и Rozanova et al. (2024, остальные таксоны). Пунктирные линии показывают средний изотопный состав опада на площадке Ельник, относительно которой нормированы другие площадки. Обозначения семейств двукрылых: Agr – Agromyzidae, Ani – Anisopodidae, Ant – Anthomyiidae, Cal – Calliphoridae, Cec – Cecidomyiidae, Cer – Ceratopogonidae, Chi – Chironomidae, Chl – Chloropidae, Dol – Dolichopodidae, Dro – Drosophilidae, Emp – Empididae, Fan – Fanniidae, Hyb – Hybotidae, Lim – Limoniidae, Mus – Muscidae, Мус – Mycetophilidae, Pho – Phoridae, Psy – Psychodidae, Sci – Sciaridae, Sph – Sphaeroceridae, Syr – Syrphidae.

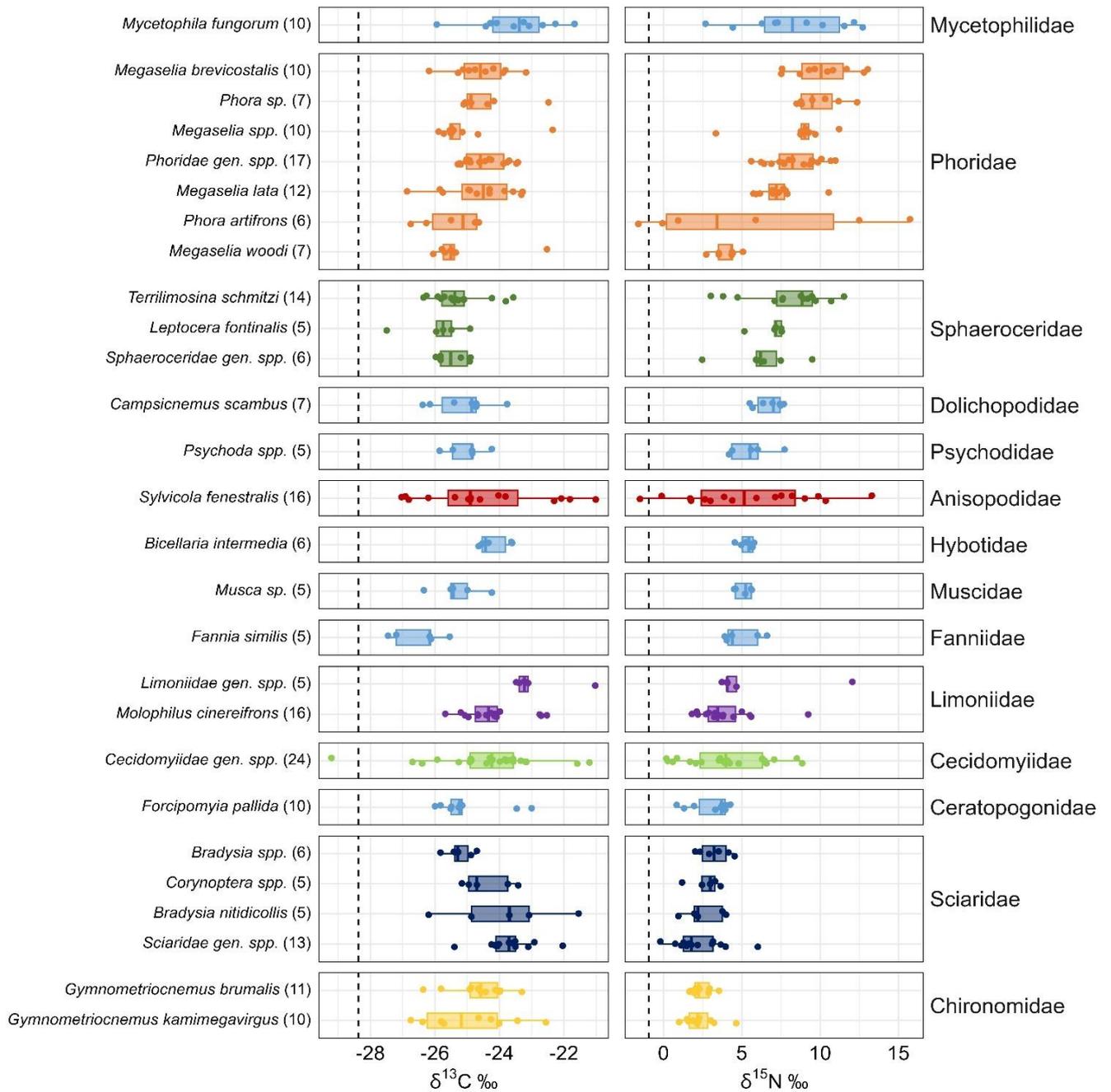


Рисунок 4.2. Нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (медианы, квантили, размахи без выбросов и индивидуальные измерения) взрослых двукрылых, собранных с помощью эмерджентных ловушек в Малинках в 2022 году. Показаны таксоны, для которых проанализировано пять и более образцов. Число образцов, использованных в изотопном анализе, указано в скобках. Цвета соответствуют таковым на рисунке 4.1. Пунктирная линия показывает средний изотопный состав листового опада на площадке Ельник, относительно которой были нормированы остальные площадки.

(3) Хищники и паразиты часто бывают обогащены ^{15}N (Potapov et al., 2019b; Thieltges et al., 2019). В данном исследовании мухи с хищными личинками были представлены семействами Dolichopodidae, Empididae and Hybotidae (Кривошеина, Кривошеина, 2015), в то время как личинки *Pollenia griseotomentosa* (Calliphoridae) являются эктопаразитами дождевых червей (Ferrar, 1987). Кроме того, некоторые личинки Phoridae могут быть хищниками или паразитоидами, но кормовые ресурсы конкретных видов этого семейства зачастую неизвестны. Среди перечисленных таксонов Dolichopodidae и Phoridae показали значительное обогащение ^{15}N (среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ составило 7,4‰ и 8,1‰ соответственно). Хотя эти значения ниже, чем у некоторых сапротрофных мух, они выше, чем у других почвенных хищников, таких как клещи, пауки и губоногие (рисунок 4.1). У Empididae, Hybotidae и Calliphoridae значения $\delta^{15}\text{N}$ были ниже, чем у некоторых хищных беспозвоночных, не относящихся к двукрылым.

(4) Многие двукрылые с высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$ являются типичными сапрофагами: Anisopodidae, Limoniidae, Psychodidae, Chloropidae, Drosophilidae, Fanniidae, некоторые Muscidae, некоторые Phoridae и многие Sphaeroceridae. Известно, что у сапрофагов к очень высоким значениям $\delta^{15}\text{N}$ может приводить копрофагия (Sampedro, Domínguez, 2008; Schmidt, Ostle, 1999). Для некоторых видов Chloropidae, особенно представителей рода *Elachiptera*, сообщалось о питании навозом (Kilpatrick, Schoof, 1956; Von Tschirnhaus, 2017). Это может объяснить их очень высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (в среднем 10,2‰, максимальная величина среди всех исследованных семейств, см. таблицу 4.1, а также приложение 2). Копрофагия также известна для Anisopodidae, Psychodidae, Fanniidae, Muscidae, Phoridae, Sphaeroceridae (Ferrar, 1987; Кривошеина, 2012). Для некоторых видов Phoridae, Sphaeroceridae и Muscidae обогащение ^{15}N может быть объяснено питанием мёртвыми животными (Ferrar, 1987).

Мы также обнаружили очень широкий внутривидовой разброс значений $\delta^{15}\text{N}$ (>10‰) у некоторых представителей Anisopodidae, Phoridae и Mucetophilidae (рисунок 4.2). Ранее сообщалось о сходных разбросах у Phoridae, Ceratorogonidae, Sciaridae и Mucetophilidae (Зуев и др., 2019; Hyodo et al., 2024; Steinwandter et al., 2018). Это можно объяснить всеядностью данных животных. Хотя эти двукрылые обычно классифицируются как сапрофаги или мицетофаги, их фактические пищевые источники разнообразны и могут включать разлагающийся растительный материал, древесный сок, экскременты животных и грибы различных экологических групп, включая сапротрофные, микоризные и паразитические. Значения $\delta^{15}\text{N}$ этих субстратов существенно различаются (например, величина $\delta^{15}\text{N}$ плодовых тел грибов может варьировать от -5‰ у некоторых сапротрофных грибов до 10‰ у микоризных) (Potapov et al., 2019b; Zuev et al., 2025). Такие вариации могут передаваться отдельным личинкам (Steinwandter et al., 2018). Особенно разнообразны экологические стратегии Phoridae, которые могут питаться разлагающимися растениями,

грибами или тканями животных, хотя способы питания многих видов остаются малоизученными (Ferrari, 1987).

Несмотря на разнообразие значений $\delta^{15}\text{N}$ в пределах таксонов и возможную региональную специфику, наши данные в целом соответствуют данным ранее опубликованных исследований (Зуев и др., 2019; Oelbermann, Scheu, 2010; Okuzaki et al., 2009; Rozanova et al., 2022; Rozanova et al., 2024), включая наиболее полную недавнюю работу Hyodo et al. (2024) (рисунок 4.3). Некоторые таксоны, имеющие высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ (Mycetophilidae, Phoridae, Dolichopodidae), а также Chironomidae и Cecidomyiidae, показали согласованность трофических позиций в нескольких исследованиях. Семейства с более низкими средними значениями $\delta^{15}\text{N}$ демонстрируют более высокую вариабельность, но это также верно и для Chloropidae. Sciaridae продемонстрировали большее изотопное разнообразие в различных экосистемах, но в настоящем исследовании их изотопный состав варьировал в узких пределах (стандартное отклонение $\delta^{15}\text{N}$ равно 1,4‰). Значения $\Delta^{15}\text{N}$ личинок Sciaridae, проанализированных в работе Rozanova et al. (2024), оказались ниже примерно на 2‰, чем значения, измеренные в данном исследовании, что может отражать эффект метаморфоза (см. выше). С другой стороны, высокие значения $\Delta^{15}\text{N}$ Sciaridae в работе Зуева и др. (2019) могут быть объяснены микофагией, поскольку личинки Sciaridae были собраны непосредственно из плодовых тел грибов.

Таким образом, в данном исследовании мы значительно дополнили данные об изотопном составе двукрылых, вылетающих из почвы в лесных экосистемах умеренного пояса. Для почвенных беспозвоночных характерен высокий уровень «трофического консерватизма», т.е. сходство пищевых ниш отдельных видов в пределах рода и даже семейства (Potapov et al., 2019b). Однако различия в значениях $\delta^{13}\text{C}$ и особенно $\delta^{15}\text{N}$ тканей вылетающих из почвы крылатых особей 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. Очень высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ часто обнаруживались у двукрылых, личинки которых являются хищниками и паразитами, а также сапрофагами. Это может быть связано с мицетофагией, копрофагией, питанием мёртвыми животными, а также с обогащением тканей ^{15}N в процессе метаморфоза.

В отличие от большинства других почвенных сапрофагов и хищников, взрослые особи многих видов двукрылых покидают почву и могут стать добычей различных наземных хищников. В среднем значения $\delta^{15}\text{N}$ (но не $\delta^{13}\text{C}$) у вылетающих из почвы мух очень высоки; таким образом, поток двукрылых «снизу вверх» несёт специфический изотопный сигнал, нетипичный для большинства почвенных сапрофагов и хищников. Эта особенность должна учитываться при реконструкции трофических связей между подземными и наземными пищевыми сетями.

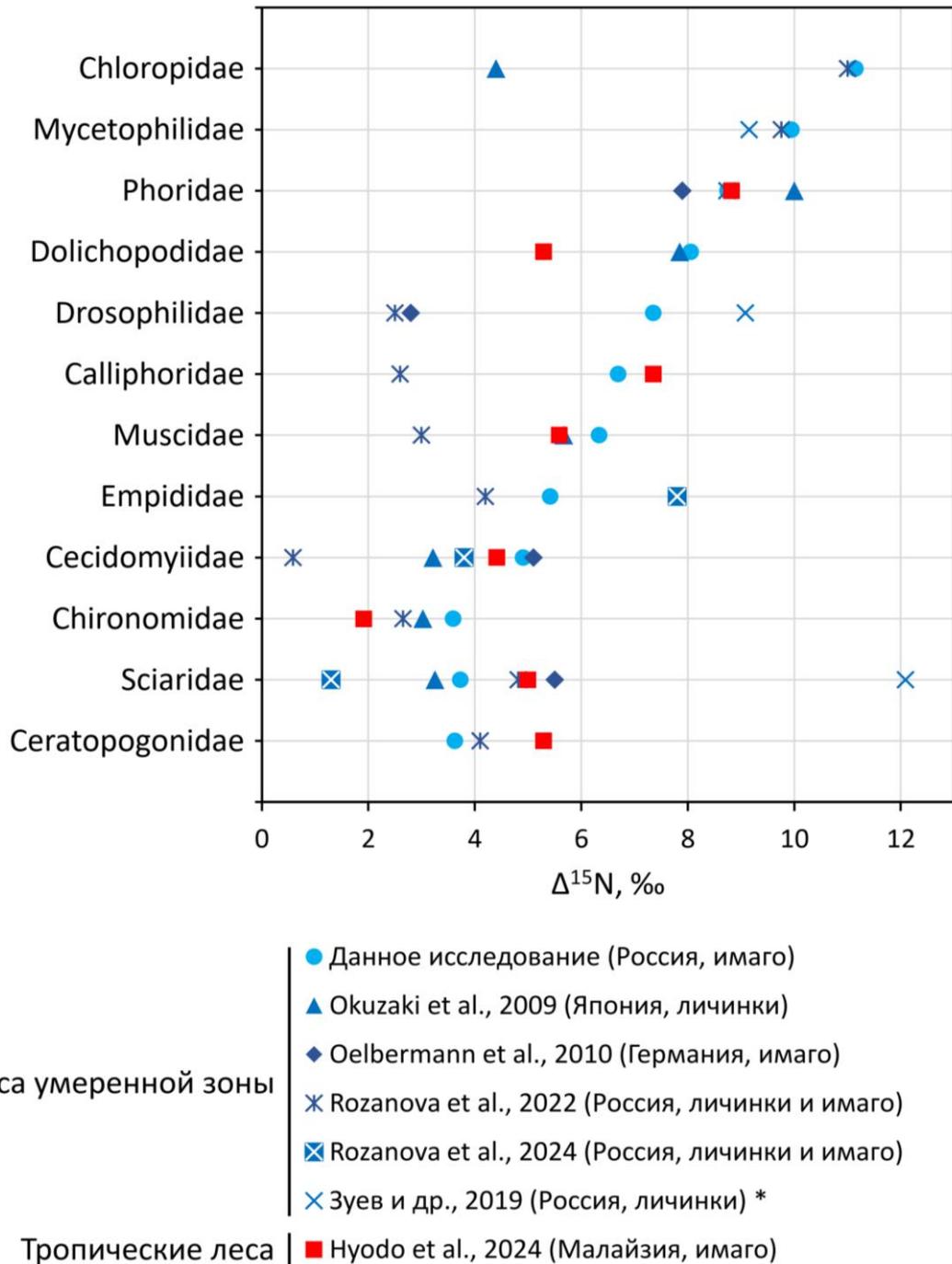


Рисунок 4.3. Изотопный состав азота почвенных двукрылых в лесных экосистемах по данным текущего исследования и ранее опубликованных работ. Величина $\Delta^{15}\text{N}$ (‰) обозначает разность между средними значениями $\delta^{15}\text{N}$ двукрылых и растительного опада в соответствующей экосистеме. Показаны семейства, данные для которых приведены как минимум в трёх публикациях. *В работе Зуева и др. (2019) двукрылые были собраны из плодовых тел грибов, а не из почвы; отсутствующие данные об изотопном составе подстилки были взяты из исследования Rozanova et al. (2024), проведённого на том же участке.

Глава 5. Оценка частоты нападений наземных хищников на дождевых червей

Дождевые черви – одна из доминирующих по биомассе групп почвенных животных (Gongalsky, 2021). В моделях пищевых сетей почвы зачастую отсутствуют достаточно активные потребители дождевых червей, и накопленная ими биомасса может стать добычей хищников наземной среды. Действительно, как описано в главе 2, дождевые черви служат пищей самым разным наземным животным: от пауков, птиц и лягушек до лисиц и барсуков. Многие потребители не выкапывают червей из почвы, а полагаются на выползающих на поверхность особей (Macdonald, 1983). Судя по разнообразию животных, потребляющих дождевых червей на поверхности почвы, этот путь поступления биомассы из почвы в наземную среду достаточно активен и важен, однако количественные оценки этого процесса скудны. Мы использовали для изучения этого вопроса метод пластилиновых моделей – подход, который активно используется в наземной трофической экологии, но редко применяется к исследованиям, связанным с почвой (Hertzog et al., 2017).

Пластилиновые модели были использованы для оценки частоты нападений наземных хищников на дождевых червей в различных экосистемах: в муссонном тропическом лесу, широколиственно-хвойном лесу умеренного пояса и горной тундре. Мы сравнили интенсивность атак хищников (членистоногих, птиц, млекопитающих и других) на пластилиновые модели дождевых червей на поверхности почвы и на модели гусениц на растениях. В тропическом лесу эксперимент был проведён дважды, что позволило сравнить активность различных хищников в сухой и влажный сезоны.

5.1. Материал и методы

Экспериментальные площадки. Работа была проведена в трёх точках: Малинки, Катъен, Хибинь; пробные партии моделей были также заложены на Белом море. В каждой из трёх основных локаций эксперимент проведён на трёх участках: в Малинках (май 2023 года) – на трёх участках около площадки Ельник (пронумерованы от 1 до 3), в Хибинах (август 2023 года) – на трёх площадках горной тундры (Кустарничковой, Лишайниковой и Олуговелой), в Катъене – на площадках Лагерстремия, Фигус и Приречная. В последнем случае эксперимент проведён дважды: в сухой сезон (ноябрь-декабрь 2022 года) и во влажный (май 2023 года). Подробное описание экспериментальных площадок приведено в главе 2.

Дождевые черви в изучаемых экосистемах представлены в основном подстилочными видами в горной тундре (Zenkova, Rapoport, 2013), подстилочными, почвенными и норными видами в смешанных лесах умеренного пояса (Тиунов, 2003) и в основном почвенными видами в тропическом лесу (Аничкин и др., 2007).

Дизайн эксперимента. Модели двух цветов были изготовлены из пластилина «Гамма» без запаха. Для производства зелёных моделей использовался чистый зелёный пластилин, для производства коричневых – смесь красного, коричневого и зелёного пластилина в соотношении 5:5:2 для имитации цвета дождевых червей. В ходе предварительных опытов были опробованы модели различной длины (от 30 до 80 мм), в основном эксперименте использовались модели длиной 35 мм и диаметром 5 мм. Модели были изготовлены с помощью экструдера для полимерной глины (рисунок 5.1).

Расположенные на почве модели (далее – модели дождевых червей или «черви») были наколоты на деревянные зубочистки и располагались на поверхности почвы (поверх опада при его наличии) на расстоянии 0,5 м друг от друга, по 28-30 моделей в линию. Модели на растениях (далее – модели гусениц или «гусеницы») были наколоты на металлические энтомологические булавки и располагались на листьях или тонких стеблях на высоте 0,5-1,5 м, причём над каждой моделью червя находилась модель гусеницы. Таким образом, одна линия (около 15 метров) содержала 56-60 моделей, половина из которых располагалась на почве, а половина – на растениях. Исключение составила точка в горной тундре в Хибинах, где из-за отсутствия достаточно высокой растительности были использованы только модели на почве (рисунок 5.1). Линии находились на расстоянии 10-30 метров друг от друга, на каждой площадке было заложено 6 или 7 линий, то есть всего на каждую точку приходилось 18 или 21 линия (таблица 5.1).

Модели экспонировались в течение 5-16 (обычно 7) дней в зависимости от частоты повреждений. Чтобы зарегистрировать следы атак, собранные модели исследовали под стереомикроскопом. В соответствии с рекомендациями и прошлыми работами (Low et al., 2014; Roslin et al., 2017), повреждения были разделены на семь типов: укусы членистоногих (следы мандибул и хелицер), уколы членистоногих (следы хоботков, например, клопов, и яйцекладов, например, наездников), укусы рептилий и амфибий, следы от клювов птиц, укусы млекопитающих, следы от радул брюхоногих моллюсков и неопознанные повреждения. Повреждения каждого типа на каждой модели были определены по бинарной системе: 0, если повреждения этого типа отсутствуют, или 1, если присутствуют, независимо от их числа и уровня повреждения. Если одну конкретную модель повреждали разные хищники, следы каждого типа оценивались независимо друг от друга. За статистическую единицу была взята одна линия, так что число повторностей (n)

при расчёте средней частоты атак на отдельных площадках составило 6 или 7, а при расчете средней для отдельных биотопов (по три площадки в каждом) – 18 или 21. Частота атак каждого типа в одной линии рассчитывалась как число моделей, повреждённых соответствующей категорией хищников за весь период экспозиции, делённое на общее число моделей в линии, найденных после эксперимента, и время экспозиции в днях. Таким образом, частота (интенсивность) атак представлена как число повреждений данного типа на одну модель в сутки.

Таблица 5.1

Места проведения, сроки и особенности дизайна экспериментов с пластилиновыми моделями.

| Точка | Сроки | Площадки | Линии на одной площадке | Экспозиция | Цвета моделей |
|---------------------------------|------------------|--|--|------------|---|
| Катъен (Вьетнам), сухой сезон | 21.11-08.12.2022 | Лагерстремия, Фикус, Приречная | 7 линий по 56 моделей (28 червей и 28 гусениц) | 5-12 дней | Черви коричневые, гусеницы зелёные |
| Катъен (Вьетнам), влажный сезон | 22.05-31.05.2023 | Лагерстремия, Фикус, Приречная | 6 линий по 60 моделей (30 червей и 30 гусениц) | 6-7 дней | Черви коричневые и зелёные, гусеницы коричневые и зелёные |
| Малинки (Москва) | 02.05-18.05.2023 | Ельник: участки 1, 2, 3 | 6 линий по 60 моделей (30 червей и 30 гусениц) | 7-16 дней | Черви коричневые и зелёные, гусеницы коричневые и зелёные |
| Хибины (Мурманская обл.) | 11.08-20.08.2023 | Кустарничковая, Лишайниковая, Олуговелая | 6 линий по 30 моделей червей | 7 дней | Черви коричневые и зелёные |

В двух случаях (в Малинках и в Катъене во влажный сезон) был проведён полнофакторный эксперимент: и модели червей на почве, и модели гусениц на растениях были представлены в обоих цветах, что позволило оценить влияние цвета на интенсивность атак. Таким образом, всего были представлены четыре группы моделей одинакового размера: зелёные на почве, зелёные на растениях, коричневые на почве и коричневые на растениях. Эксперимент продемонстрировал, что цвет моделей не влияет на интенсивность атак (см. ниже, рисунок 5.2). Это подтвердило предыдущие эксперименты (Sam et al., 2015; Zvereva et al., 2019) и позволило нам во всех случаях объединить оба цвета в единый набор данных для статистической обработки.



Рисунок 5.1. Подготовка пластилиновых моделей и полевая работа. Верхний ряд, слева: образцы моделей в сравнении с гусеницей (Хибины); справа: экструдер для полимерной глины, использовавшийся для производства моделей. Средний ряд, слева: размещение моделей на почве в Катъене; справа: модели разных типов, готовые к экспонированию в Малинках (предварительные эксперименты с моделями разной длины). Внизу: размещение моделей в лишайниковой тундре в Хибинах.

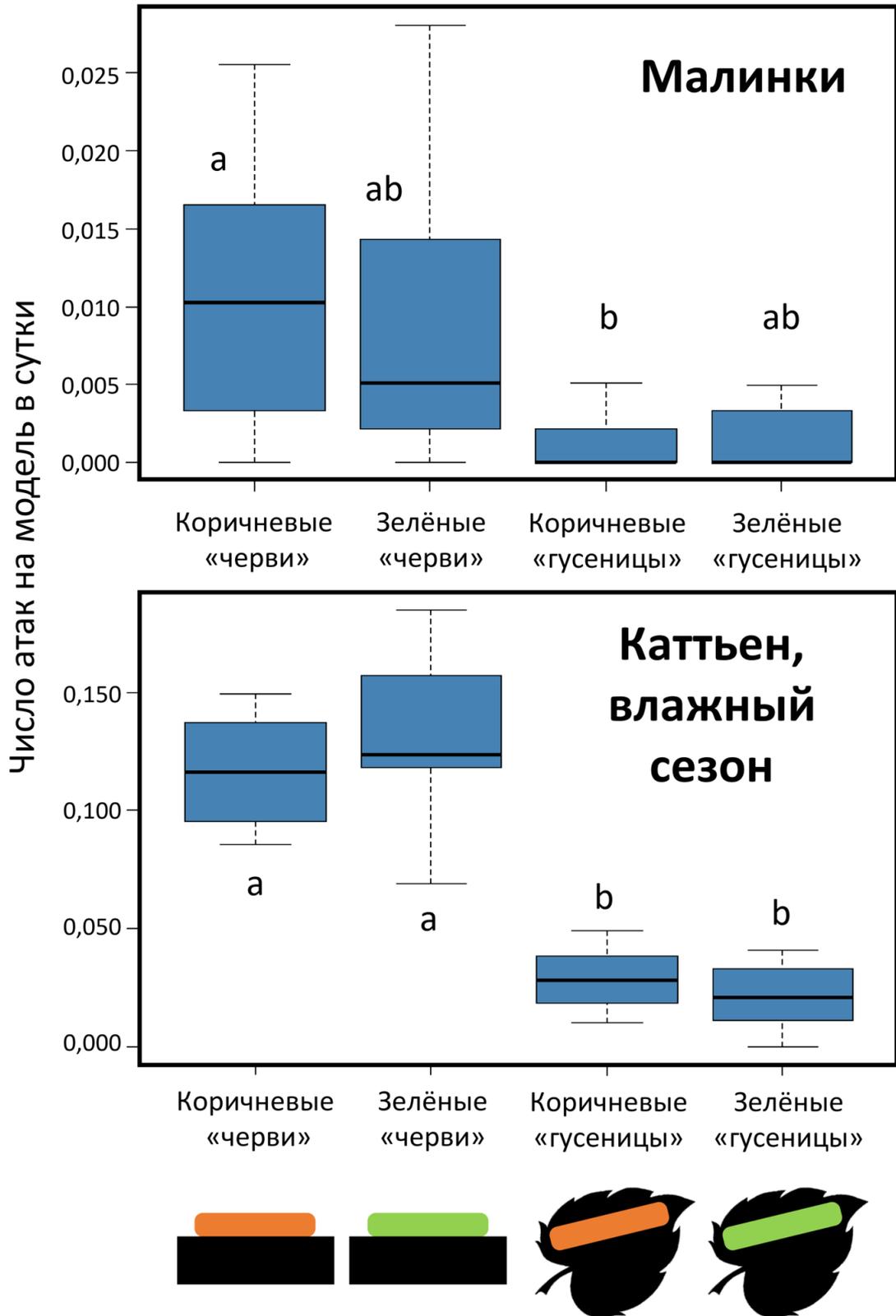


Рисунок 5.2. Интенсивность атак всех категорий хищников на зелёные и коричневые пластилиновые модели, размещённые либо на поверхности почвы («черви»), либо на растительности («гусеницы») в двух географических точках. Ящики с усами показывают медианы, квартили 1 и 3, разбросы значений. Разные буквы указывают на значимые различия (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

Анализ данных. Статистический анализ проводился в R (версия 4.4.2) (R Core Team, 2024) с использованием пакетов *stats* и *rstatix*. Для проверки нормальности распределения выборок был использован тест Шапиро – Уилка. Выборки в большинстве случаев имели распределение, отличное от нормального ($p < 0,05$), поэтому для дальнейших анализов были использованы непараметрические тесты. Для определения различий в интенсивности атак между моделями с разным положением (на почве или на растениях) и цветом (всего четыре группы) был использован тест Краскела – Уоллиса с последующим пост-хок тестом Данна с поправкой Бонферрони. В качестве критерия статистической значимости использовали значение $p < 0,05$.

Значимой разницы между коричневым и зелёным цветом обнаружено не было (рисунок 5.2). Для дальнейшего исследования мы использовали тест Краскела – Уоллиса с последующим пост-хок тестом Данна с поправкой Бонферрони, чтобы определить различия в частоте атак между семью группами моделей: Катъен во влажный сезон на почве, Катъен во влажный сезон на растениях, Катъен в сухой сезон на почве, Катъен в сухой сезон на растениях, Малинки на почве, Малинки на растениях, Хибины на почве. Тест проводился с использованием частоты атак всех хищников вместе взятых и отдельно для интенсивности атак членистоногих, млекопитающих и птиц (самые частые типы повреждений).

Также тест Краскела – Уоллиса с последующим тестом Данна с поправкой Бонферрони использовался также для сравнения частоты атак различных хищников (членистоногих, млекопитающих и птиц) на модели дождевых червей в каждой локации (отдельно для Хибин, Малинок, Катъена в сухой и во влажный сезоны). U-критерий Манна – Уитни использовался для сравнения частоты атак всех хищников на модели червей и гусениц на каждой экспериментальной площадке в отдельности, а также для сравнения частоты атак всех хищников на модели червей в сухой и во влажный сезон отдельно на каждой из трёх площадок в Катъене.

5.2. Результаты

В общей сложности после эксперимента было обнаружено 2084 из 2208 расположенных на почве моделей дождевых червей (94,4%). Из них 558 (26,8%) подверглись укусам членистоногих, 12 (0,6%) – уколам членистоногих, 12 (0,6%) – укусам птиц, 64 (3,1%) – укусам млекопитающих, 6 (0,2%) – укусам рептилий или амфибий, 107 (5,1%) – повреждениям брюхоногими моллюсками, 60 (2,9%) – повреждениям неопознанными животными (рисунок 5.3). Среди моделей гусениц (было обнаружено 1555 из 1668 моделей) следы укусов членистоногих также оказались наиболее распространённым видом повреждения (6,5% всех моделей на растениях). Для дальнейшего анализа два типа повреждений членистоногими (укусы и уколы) были объединены в одну. Нападе-

ния амфибий и рептилий оказались слишком редкими, чтобы проводить для них отдельные анализы, в то время как брюхоногие моллюски, предположительно, вряд ли способны активно нападать на живых дождевых червей, хотя это не исключено (свидетельства нападения гастропод разных таксономических групп на дождевых червей приведены в обзоре Barker, Efford, 2004). Таким образом, мы рассмотрели данные о частоте нападений трёх групп хищников (членистоногих, птиц и млекопитающих), а также о частоте нападений всех выявленных животных вместе взятых (включая амфибий, рептилий и брюхоногих моллюсков).

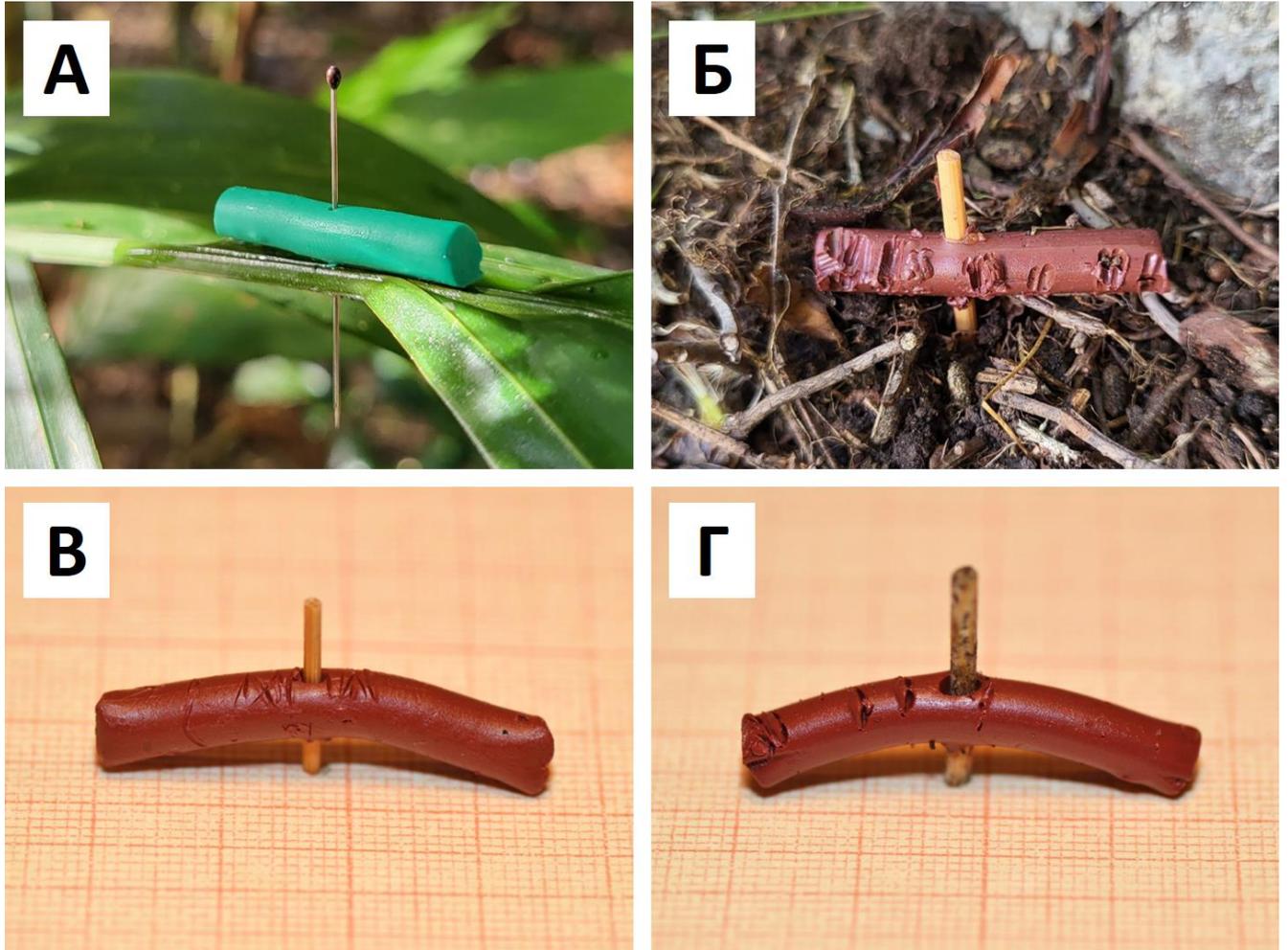


Рисунок 5.3. Модели червей и гусениц и примеры наиболее распространённых видов повреждений. А – модель гусеницы без следов хищников на растении, Каттён; Б – модель дождевого червя с укусами млекопитающего на почве, Хибины; В – модель дождевого червя со следами птичьего клюва, Каттён; Г – модель дождевого червя с укусами членистоногих, Каттён.

Пластилиновые модели дождевых червей на почве получали повреждения чаще, чем модели гусениц на растениях, независимо от региона, площадок и времени года (рисунки 5.4, 5.5). Для всех хищников вместе взятых и отдельно для членистоногих разница в частоте нападений между моделями дождевых червей и гусениц была значимой в Каттёне во время обоих сезонов,

но не в Малинках (рисунок 5.4). При рассмотрении отдельных площадок частота атак всех хищников на модели червей была значимо выше, чем на модели гусениц, на двух из трёх площадках в Малинках (рисунок 5.5). Различия между моделями дождевых червей и гусениц по частоте нападения млекопитающих и птиц были незначимыми.

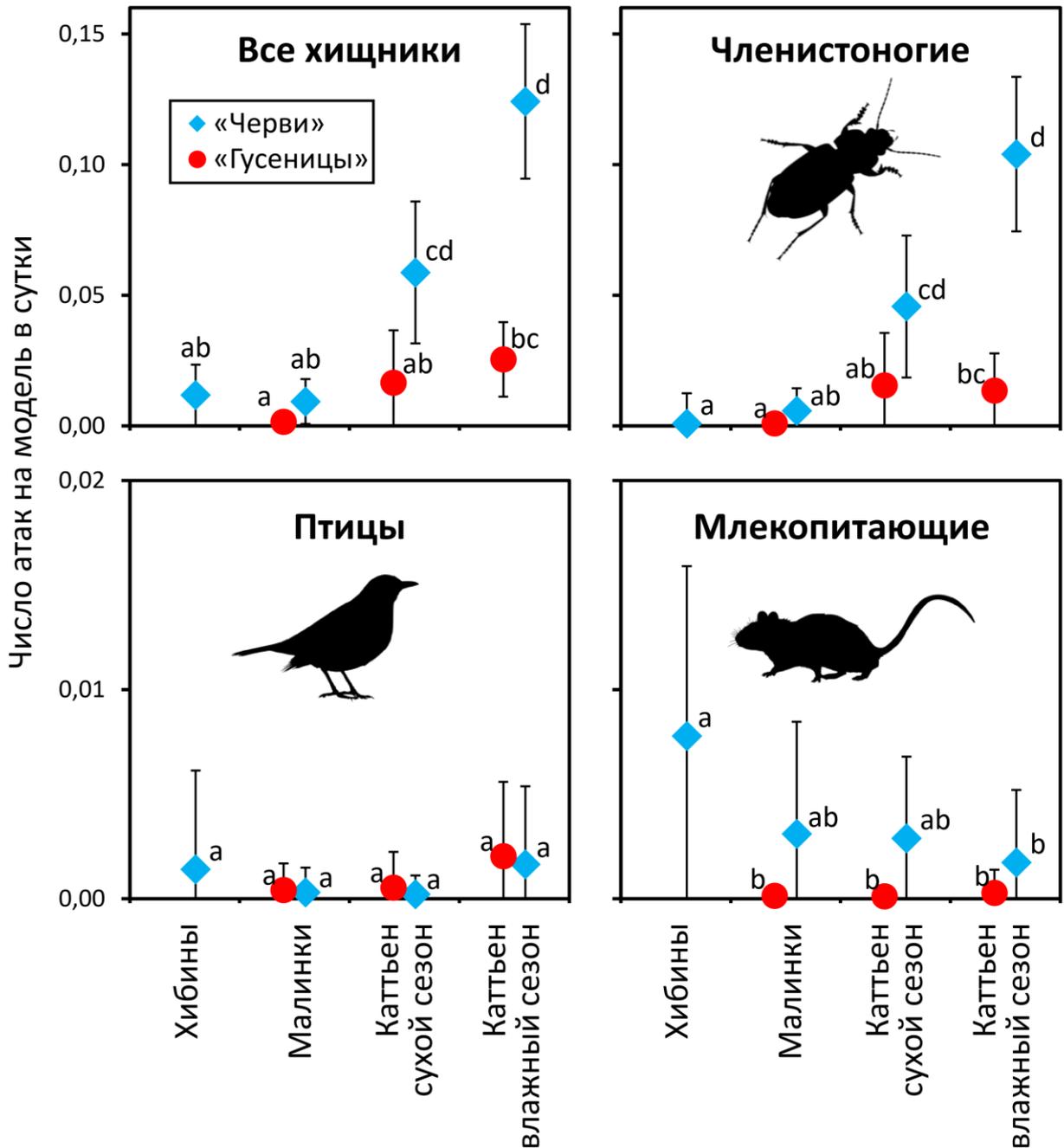


Рисунок 5.4. Частота атак (средние и стандартные отклонения) на пластилиновые модели, размещённые на поверхности почвы («черви») и на растительности («гусеницы») во всех локациях. Точки с разными буквами указывают на значимые различия (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

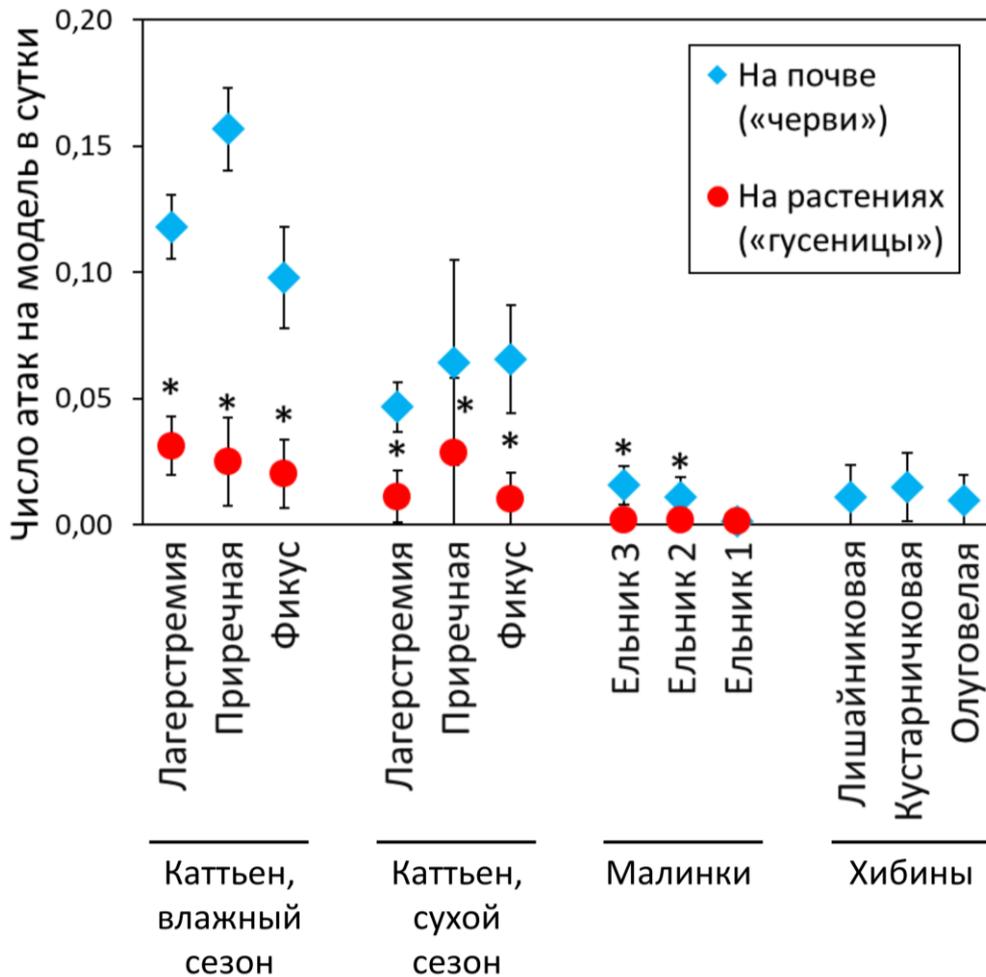


Рисунок 5.5. Частота атак всех хищников (средние и стандартные отклонения) на пластилиновые модели, размещённые на поверхности почвы («дождевые черви») и на растительности («гусеницы») на отдельных площадках. Звёздочки показывают значимость различий между моделями на почве и на растениях на каждой площадке (U-критерий Манна – Уитни, $p < 0,05$).

В большинстве случаев укусы членистоногих были наиболее распространённым типом повреждения и моделей гусениц, и моделей дождевых червей. 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 Каттѐне во влажный сезон, 200:1:15 в Каттѐне в сухой сезон, 20:1:10 в Малинках и 1:2:10 в Хибинах (рисунок 5.6).

Два периода проведения эксперимента в Каттѐне позволили сравнить уровень атак по сезонам. В обоих случаях число атак всех хищников и членистоногих на модели червей было значительно выше, чем на модели гусениц. Общее число атак на оба типа моделей было выше во влажный сезон, чем в сухой. Разница между уровнями атак на модели червей для каждой из трёх площадок оказалась статистически значимой (рисунок 5.7). Кроме того, в сухой сезон наблюдалось меньше атак на модели червей со стороны птиц (рисунок 5.6).

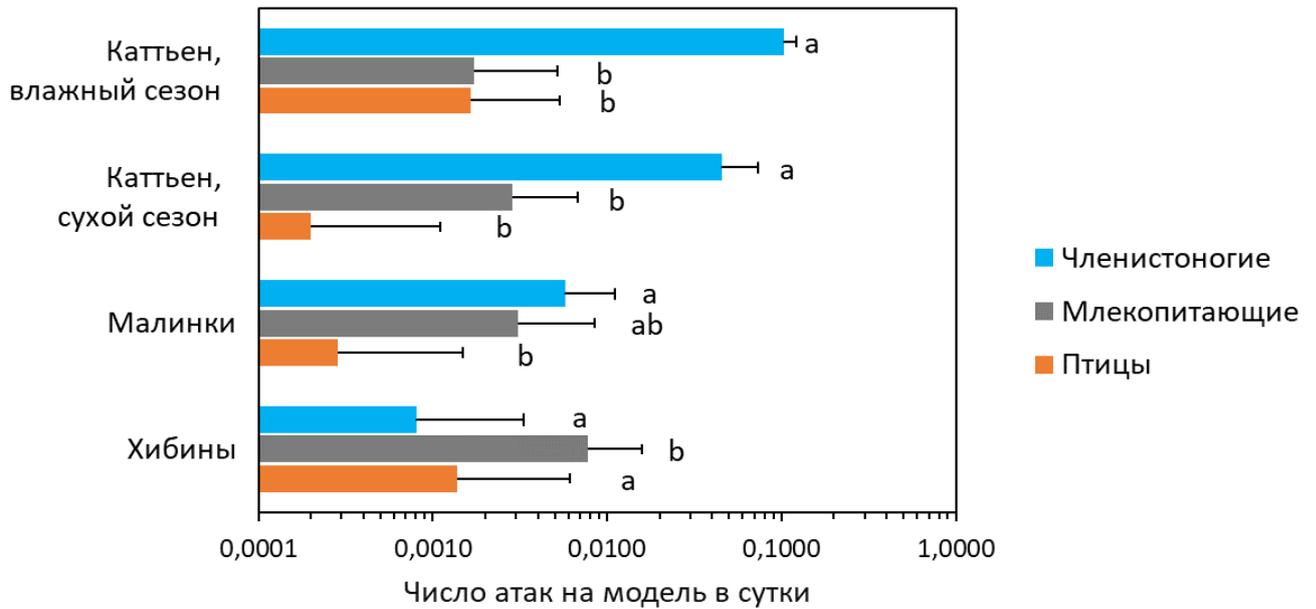


Рисунок 5.6. Сравнение частоты атак разных хищников (средние и стандартные отклонения) на пластилиновые модели дождевых червей. Шкала логарифмическая. Точки с разными буквами указывают на значимые различия результатов внутри каждой локации (тест Данна с поправкой Бонферрони, $p < 0,05$).

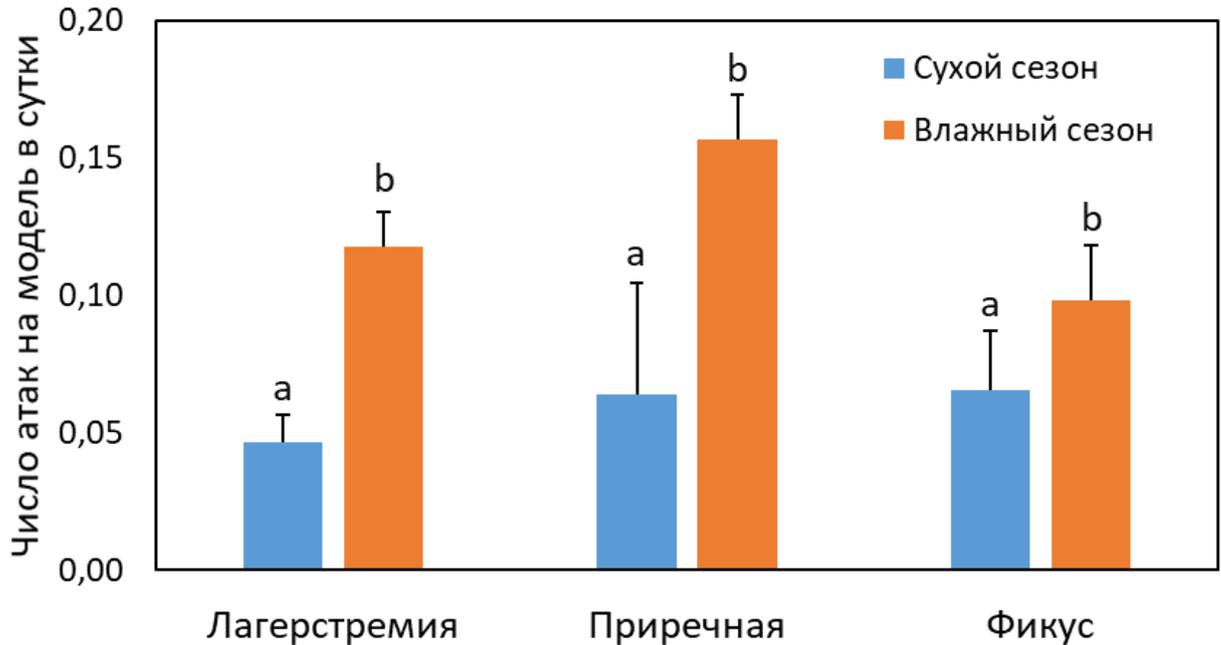


Рисунок 5.7. Сравнение частоты атак всех хищников (средние и стандартные отклонения) на пластилиновые модели дождевых червей в Каттъене во время сухого и влажного сезонов. Точки с разными буквами указывают на значимые различия результатов между сезонами отдельно для каждой площадки (U-критерий Манна – Уитни, $p < 0,05$).

5.3. Обсуждение

Максимальная интенсивность атак хищников наблюдалась в Катъене, что подтверждает описанный ранее более высокий уровень хищничества в тропиках по сравнению с умеренными широтами (Roslin et al., 2017; Schemske et al., 2009). В нашем исследовании эта закономерность обусловлена различиями в частоте повреждений моделей членистоногими хищниками; частота повреждений птицами в разных регионах не отличалась, в то время как повреждения млекопитающими в тундре были даже более частыми, чем в тропиках. Зафиксированный нами более высокий уровень атак во влажный сезон по сравнению с сухим в Катъене также подтверждает ранее описанные закономерности: хищники, в первую очередь членистоногие, более активно атакуют модели в более влажных условиях (Molleman et al., 2016).

Наше исследование было сосредоточено на моделях дождевых червей, расположенных именно на поверхности почвы. Причины, по которым дождевые черви выходят из почвы, плохо изучены, но есть признаки того, что поверхностная миграция является очень распространённым и частым явлением у многих видов дождевых червей (Bouché, 1976; Mather, Christensen, 1992). Массовое появление почвенных дождевых червей часто вызвано проливными дождями (Darwin, 1881), в то время как норные виды выходят на поверхность в поисках пищи и для спаривания (Nuutinen, Butt, 1997). Известно, что дождевые черви могут составлять до 10% рациона лисиц, треть рациона барсуков и в определённые сезоны обеспечивают большую часть пищи дроздов и многих других птиц, которые собирают свою добычу на поверхности почвы (Черенков и др., 1995; Gruar et al., 2003; Macdonald, 1980; Virgós et al., 2011). Следует отметить, что размеры дождевых червей значительно варьируют, и 3,5-сантиметровые модели имитируют только относительно небольших дождевых червей. Тем не менее, наиболее распространённые виды дождевых червей в местах проведения экспериментов принадлежат к этому размерному классу: молодь *Lumbricus rubellus* и *Aporrectodea caliginosa* в Малинках (Rozanova et al., 2024; Тиунов, 2003), *Pontoscolex corethrurus* в Катъене (Шиленкова, Тиунов, 2014). Исключение составили участки горной тундры, где преобладают даже более мелкие и более тонкие черви *Dendrobaena octaedra* (Zenkova, Rapoport, 2013).

Известно, что птицы, млекопитающие и членистоногие нападают на модели из пластилина или глины несколько реже, чем на настоящих гусениц и мучных червей (Hertzog et al., 2017; Nimalrathna et al., 2023; Sam et al., 2015), но экспериментальных данных, сравнивающих реакцию хищников на модели и на настоящих дождевых червей, нет. Более того, мы интерпретировали пластилиновые цилиндры на почве как модели именно дождевых червей, хотя они также могли изображать и других беспозвоночных, которые часто появляются на поверхности, таких как дву-

парноногие многоножки. По сравнению с большинством других исследований, в которых использовались модели гусениц, частота нападения в нашем исследовании оказалась меньше. Возможно, это связано с тем, что мы использовали относительно крупные модели (3,5 см против обычных 1,5-3,0 см) (Ferrante et al., 2017; Hertzog et al., 2017; Roslin et al., 2017).

В большинстве экосистем членистоногие являются наиболее важными хищниками, нападающими на мелких дождевых червей и похожих на них наземных беспозвоночных. Это согласуется с предыдущими экспериментами с пластилиновыми моделями гусениц, которые были расположены на почве (Ferrante et al., 2017). Однако необходимо учитывать, что не все животные, повреждавшие модели, вероятно, могут представлять реальную угрозу для дождевых червей как хищники. Так, улитки и слизни активно нападают на модели, но их способность повреждать живых червей вызывает большие вопросы (однако см. Barker, Efford, 2004). Мы учитывали повреждения любой силы, и можно предполагать, что часть следов укусов членистоногих оставлена мелкими организмами, не способными нанести дождевому червю существенный ущерб. Среди млекопитающих и птиц в силу их более крупного размера, вероятно, все виды, повреждавшие модели, могут в той или иной степени представлять угрозу для настоящих червей.

Таким образом, мы показали, что наземные хищники повреждают модели дождевых червей 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 ряде случаев значительно превысила её. Наиболее активной группой хищников в тропическом и умеренном лесах оказались членистоногие, а в горной тундре – млекопитающие. Эксперимент продемонстрировал, что хищники наземной среды способны осваивать ресурсы почвенного происхождения наравне с ресурсами растительного яруса. Результаты подчеркивают важность подземных ресурсов для наземных хищников, что может быть особенно важным в тропиках.

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

Хищники-генералисты, питающиеся разнообразными животными, являются одним из важнейших компонентов, связывающих детритную и пастбищную части пищевых сетей и стабилизирующих сообщество (Wolkovich et al., 2014). Одними из наиболее массовых хищников-генералистов в лесных экосистемах являются пауки, но оценка их естественного рациона является сложной задачей. Прямое наблюдение за охотой, количественная оценка разных видов добычи в паутине или анализ содержимого кишечника с использованием секвенирования кишечной ДНК помогают установить связи между хищниками и их жертвами (Zuev et al., 2020), но дают мало информации для интегральной оценки вклада разных источников пищи за продолжительный период (Perkins et al., 2018). Помочь в решении этой задачи может изотопный анализ.

В данной главе мы описываем эксперимент, в рамках которого в почву на изолированных площадках вносили изотопную метку (стебли и листья кукурузы – растения с C_4 -типом фотосинтеза, ткани которого обогащены ^{13}C по сравнению с большинством растений лесной зоны, Von Berg et al., 2010). Измерение изотопного состава животных на площадках позволяет оценить пути и интенсивность поступления детритной субсидии в тела хищников. Основное внимание было уделено паукам-тенетникам, живущим на растениях, то есть в наземном ярусе.

6.1. Материал и методы

Дизайн эксперимента. Эксперимент был проведён на территории гидробиологической станции ИПЭЭ РАН «Глубокое озеро». В ноябре 2022 года были выбраны две экспериментальные площадки, каждая размером 2×2 м, и 10 ноября в почву площадок под слой опада на глубину 5 см были заложены измельчённые листья и стебли кукурузы в качестве детрита с повышенным содержанием ^{13}C . На каждую площадку было внесено по 42 кг сырой кукурузы (доля сухого вещества составляла примерно 30%). Для последующего сбора контрольных образцов были определены три участка на расстоянии около 50 м от экспериментальных площадок. Весной, 10 мая 2023 года, на площадках были сооружены экспериментальные конструкции – кубы размером $2 \times 2 \times 2$ м, каждый из которых полностью закрывал соответствующую площадку (рисунок 6.1). Каркас кубов был собран из деревянных реек, а грани были затянуты сеткой с размером ячеек $0,4 \times 1,0$ мм для исключения возможности миграции летающих насекомых и пауков с площадок

наружу и наоборот в течение эксперимента. Нижняя часть конструкций плотно прилегала к поверхности почвы. Таким образом, площадки вместе с растущими на них кустарниками и молодыми деревьями оказались изолированы. Внутри каждого куба было установлено по шесть ловушек Барбера, накрытых крышками. Крышки снимали на 15 дней при сборе животных.

Сбор животных производился 14 сентября, через 127 дней после установки конструкций. Активно бегающие беспозвоночные (жужелицы, сенокосцы, наземные пауки) были собраны с помощью ловушек Барбера, после чего подстилка на площадках была просеяна с помощью сифтеров. Из просеянной фракции часть животных была отобрана вручную, а оставшийся материал был помещён на термоэлектроды Центра коллективного пользования ИПЭЭ РАН для выделения оставшихся животных. Кроме того, с каждой экспериментальной площадки отобраны по шесть образцов почвы $10 \times 10 \times 10$ см, из которых на электродах были извлечены беспозвоночные. Были собраны все пауки-тенетники с растений из экспериментальных конструкций, а также отобраны все летающие мухи. Последнее было выполнено с помощью портативного электрического экстрактора, разработанного для этих целей к.б.н. С.М. Цуриковым. На контрольных участках сбор включал поимку наземных пауков-тенетников и летающих мух, а также просеивание опада, отбор и экстракцию на термоэлектроды животных из проб почвы (всего шесть образцов). Все животные были зафиксированы в 96% спирте. Среди хищников на всех площадках собрано 138 пауков и сенокосцев, более 20 жужелиц, более 300 стафилинид, 11 многоножек-костянок.

Собранные хищники были определены до отрядов и (по возможности) семейств. Двукрылые и пауки были определены до максимального возможного уровня соответственно д.б.н. М.Г. Кривошеиной и к.б.н. А.В. Танасевичем (ИПЭЭ РАН).

Изотопный анализ. Проведён изотопный анализ образцов хищных животных: пауков, сенокосцев, жуков-стафилинид, костянок. У крупных пауков и сенокосцев для изотопного анализа использовали конечности, у мелких пауков – головогрудь вместе с конечностями, у костянок и крупных стафилинид – головы, мелких стафилинид анализировали целиком. Подробно проведение изотопного анализа описано в главе 2.

Обработка данных и статистический анализ. Обработка данных была выполнена в среде R версии 4.4.2 (R Core Team, 2024) с использованием библиотек *dplyr*, *dunn.test*, *rstatix*, *stats*. Визуализация выполнена с помощью пакета *ggplot2*. Изотопный анализ не выявил различий между двумя экспериментальными площадками (U-критерий Манна – Уитни, $p > 0,05$), поэтому данные с двух экспериментальных площадок были объединены в единую выборку, как и данные с трёх контрольных площадок. Таким образом, в анализе использовались две группы: контрольная (без внесения метки) и экспериментальная (с внесением метки).



Рисунок 6.1. Верхний ряд: одна из экспериментальных площадок во время закладки кукурузы (слева) и после завершения процесса (справа) на биостанции ИПЭЭ РАН «Глубокое озеро», 10 ноября 2022. Средний ряд: установка экспериментальных конструкций (слева) и готовые конструкции на участках с внесённой изотопной меткой (справа), 10 мая 2023. Нижний ряд: вид изнутри экспериментальной конструкции (слева) и мелкоячеистая сетка конструкций с близкого расстояния (справа), 19 июня 2023.

В ходе анализа хищники были разделены на четыре систематические группы (Aranei, Opiliones, Coleoptera: Staphylinidae, Lithobiomorpha: Lithobiidae) и две экологические группы по типичным средам обитания: в одну категорию были объединены животные, обитающие на травах, кустарниках или деревьях (хорто-, тамно- и дендробионты), то есть исключительно в надземном ярусе (далее – «тамнобионты»), во вторую – представители населения почвы и подстилки, а также активно перемещающиеся животные, мигрирующие между ярусами (далее – «педобионты и герпетобионты»). Деление было основано на биологии соответствующих видов или семейств животных по литературным данным (подробнее см. таблицу ПЗ.3 в приложении 3). Тамнобионты были представлены только одной систематической группой – пауками, а среди педобионтов и герпетобионтов были обнаружены представители всех четырёх систематических групп. Таким образом, на основании систематического положения и среды обитания хищники были разделены на пять категорий, каждая из которых была представлена и в контрольной, и в экспериментальной группе: тамнобионты-пауки, педобионтные и герпетобионтные пауки, педобионтные и герпетобионтные сенокосцы, педобионтные и герпетобионтные стафилиниды, педобионтные и герпетобионтные косянки. Для оценки различий величин $\delta^{13}\text{C}$ хищников каждой из пяти категорий между контрольной и экспериментальной группой был использован U-критерий Манна – Уитни.

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 по отдельности для каждой из пяти категорий хищников по формуле:

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

где $\delta^{13}\text{C}_{\text{макс контроль}}$ – максимальное значение $\delta^{13}\text{C}$ для хищников из соответствующей категории контрольной группы. На основании порогового значения $\delta^{13}\text{C}$ была вычислена доля хищников, получивших изотопную метку, от общего числа хищников в каждой категории. Для определения статистической значимости отличия этой доли от нуля был использован односторонний вариант точного теста Фишера.

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 простейшая модель смешивания (Тиунов, 2007):

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

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 естественным местным растительным материалом. Экспериментально измеренное значение $\delta^{13}\text{C}$ кукурузы было равно $-13,9 \pm 0,6\text{‰}$ (среднее \pm стандартное отклонение, $n = 6$). Значение $\delta^{13}\text{C}$ местного опада составило $-29,7 \pm 0,8\text{‰}$ ($n = 18$, Reshetnikov et al., 2021), что,

по-видимому, соответствует и средним значениям $\delta^{13}\text{C}$ зелёных частей растений (Potapov et al., 2019b). Поскольку исследованные животные – хищники, которые питаются не непосредственно растительным материалом, а потребляющими его животными, был учтён так называемый детритный сдвиг. Известно, что в тканях сапрофагов происходит обогащение тяжёлым изотопом углерода в среднем на 3‰ (Potapov et al., 2013; Potapov et al., 2019b). Поэтому значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг1}}$ было принято равным -11‰ , значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{сапрофаг2}}$ равным -27‰ , что на 3‰ превышает значения $\delta^{13}\text{C}$ соответствующих субстратов. Исходя из описанных допущений, доли «кукурузного углерода» (значения α) были вычислены для всех хищников с экспериментальных площадок и сгруппированы по семействам хищников (кроме сенокосцев, для которых определение до семейства не проводилось).

6.2. Результаты

Разнообразие пойманных животных. Для подтверждения выноса вещества из детритной пищевой сети в наземный ярус было исследовано разнообразие двукрылых, пойманных на экспериментальных и контрольных участках. Среди пойманных взрослых двукрылых на экспериментальных площадках всего было определено 29 видов из 22 семейств, в контроле – 22 вида из 18 семейств. Среди двукрылых в контроле представлены различные типы питания личинок: сапрофагия (Sciaridae, Scatopsidae, Lonchopteridae), фитофагия (Agromyzidae), мицетофагия (Mycetophilidae), хищничество (Scathophagidae, Hybotidae, Calliphoridae, Dolichopodidae), а также паразитизм в наземной среде (Hirroboscidae). Виды, присутствующие только в эксперименте, представлены типичными сапрофагами, развивающимися в верхних слоях почвы и подстилке (Trichoceridae, Bibionidae, Heleomyzidae), а также хищниками, личинки которых охотятся в почве на личинок других насекомых и дождевых червей, а имаго ловят и поедают мелких насекомых (Rhagionidae и Hybotidae). Вид *Pollenia rudis* (Calliphoridae), личинки которого паразитируют на дождевых червях, обнаружен и в эксперименте, и в контроле. Также в почвенных пробах с экспериментальных площадок были обнаружены личинки Trichoceridae и Rhagionidae.

Всего в пробах было зафиксировано 30 видов пауков из 11 семейств; на экспериментальных площадках – 14 видов из четырёх семейств (Anyphaenidae, Linyphiidae, Tetragnathidae, Theridiidae); на контрольных – 21 вид из 10 семейств (Anyphaenidae, Araneidae, Clubionidae, Hahniidae, Linyphiidae, Lycosidae, Philodromidae, Tetragnathidae, Thomisidae, Zoridae) (таблица 6.1). Среди собранных пауков обнаружили виды, обитающие в лесной подстилке, на травянистых растениях и на деревьях (Тыщенко, 1971) (подробнее см. таблицу ПЗ.3).

Таблица 6.1.

Разнообразие хищников, пойманных в ходе эксперимента, и число образцов, использованных для изотопного анализа, в каждом семействе.

| Отряд | Семейство | Экологическая группа | Число проанализированных образцов | |
|----------------|----------------|---|-----------------------------------|----------|
| | | | Эксперимент | Контроль |
| Aranei | Anyphaenidae | Педобионты и герпетобионты, тамнобионты | 1 | 2 |
| | Araneidae | Тамнобионты | – | 2 |
| | Clubionidae | Тамнобионты | – | 2 |
| | Hahniidae | Педобионты и герпетобионты | – | 1 |
| | Linyphiidae | Педобионты и герпетобионты, тамнобионты | 20 | 20 |
| | Lycosidae | Педобионты и герпетобионты | – | 1 |
| | Philodromidae | Тамнобионты | – | 1 |
| | Tetragnathidae | Тамнобионты | 3 | 13 |
| | Theridiidae | Тамнобионты | 10 | – |
| | Thomisidae | Педобионты и герпетобионты, тамнобионты | – | 11 |
| | Zoridae | Педобионты и герпетобионты | – | 2 |
| | Aranei fam. | – | – | 1 |
| Opiliones | Opiliones fam. | Педобионты и герпетобионты | 6 | 5 |
| Coleoptera | Staphylinidae | Педобионты и герпетобионты | 11 | 10 |
| Lithobiomorpha | Lithobiidae | Педобионты и герпетобионты | 6 | 5 |

Изотопный состав был измерен в 133 образцах хищных животных, в том числе 90 пауков, 11 сенокосцев, 21 жука-стафилиниды, 11 костянок; было проанализировано 57 образцов животных с экспериментальных площадок и 76 – с контрольных. Число проанализированных образцов в пределах каждого семейства приведено в таблице 6.1.

Изотопный состав хищных беспозвоночных. Разброс величин $\delta^{13}\text{C}$ животных был равен 14,8‰ (от –28,5‰ до –13,7‰). Во всех категориях хищников, кроме сенокосцев, медианные зна-

чения $\delta^{13}\text{C}$ в экспериментальной группе значимо превосходили значения в контрольной (U-критерий Манна – Уитни, $p > 0,05$, рисунок 6.2). Наиболее высокие значения и наибольший разброс значений $\delta^{13}\text{C}$ зафиксирован у стафилинид (таблица 6.2).

Таблица 6.2. Хищники, получившие изотопную метку в эксперименте, и их величины $\delta^{13}\text{C}$. Экологические группы: 1 – педобионты и герпетобионты, 2 – тамнобионты (по данным определителя Тыщенко, 1971); α – доля углерода, происходящего из кукурузы.

| Отряд | Семейство | Вид | Экологическая группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | α , ‰ |
|----------------|----------------|-----------------------------------|----------------------|---------------------------|--------------|
| Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. A | 1 | -13,65 | 83 |
| Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. B | 1 | -14,97 | 75 |
| Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. C | 1 | -17,59 | 59 |
| Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mengei</i> | 2 | -18,07 | 56 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Neriere clathrata</i> | 2 | -18,32 | 54 |
| Aranei | Theridiidae | <i>Theridion</i> sp. | 2 | -19,50 | 47 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Neriere clathrata</i> | 2 | -19,65 | 46 |
| Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | 1 | -20,46 | 41 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Helophora insignis</i> | 2 | -20,55 | 40 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes cristatus</i> | 1 | -20,76 | 39 |
| Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. C | 1 | -21,37 | 35 |
| Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | 1 | -21,75 | 33 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | 1 | -22,27 | 30 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes cristatus</i> | 1 | -22,29 | 29 |
| Aranei | Linyphiidae | <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | 1 | -22,60 | 27 |
| Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. A | 1 | -22,89 | 26 |

Порог получения метки превысили значения $\delta^{13}\text{C}$ 16 особей (28% проанализированных образцов), их список приведён в таблице 6.2. На рисунке 6.3 показаны доли особей, получивших метку, относительно всех особей хищников каждой из пяти категорий. Среди всех сенокосцев ни у одной особи не была зафиксирована метка, во всех других категориях меченые особи были. Доля получивших метку наземных пауков (тамнобионтов) была сравнительно невелика (пять из 22), однако соотношение числа особей с меткой и всех особей в экспериментальной группе значимо отличалось от нуля.

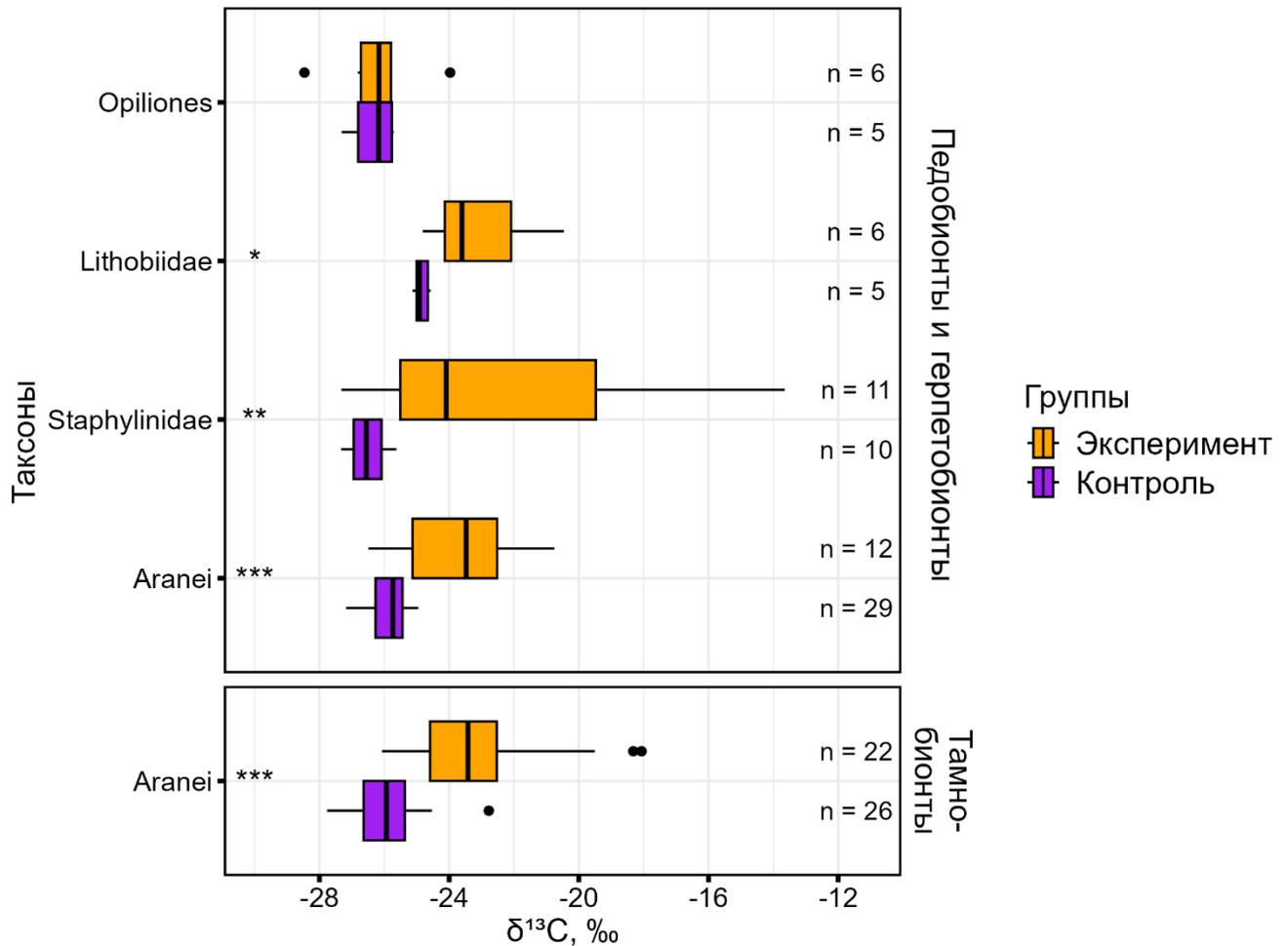


Рисунок 6.2. Величины $\delta^{13}\text{C}$ хищников, собранных на экспериментальных (с внесением изотопной метки – кукурузы) и контрольных (без метки) участках. Показаны медианы, квартили 1 и 3, диапазон без выбросов и выбросы. Хищники разделены на пять категорий (подробности см. в разделе 6.1). Значимость различий контрольных и экспериментальных групп, тест Манна – Уитни: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Доля углерода, полученного из кукурузы различными хищниками (α), приведена в таблице 6.2 для особей с наиболее высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ (т.е. несомненно получивших метку), а для всех образцов с экспериментальных площадок – на рисунке 6.4 и в таблице ПЗ.3. Медианные значения α во всех группах, кроме сенокосцев, находятся в окрестности 20%, но отдельные образцы имеют гораздо более высокие показатели. Наибольшее значение α (83%) зафиксировано для одной из особей стафилинид из экспериментальной группы. Среди тамнобионтных пауков, получивших метку согласно принятому порогу, величина α варьирует от 40% до 56%.

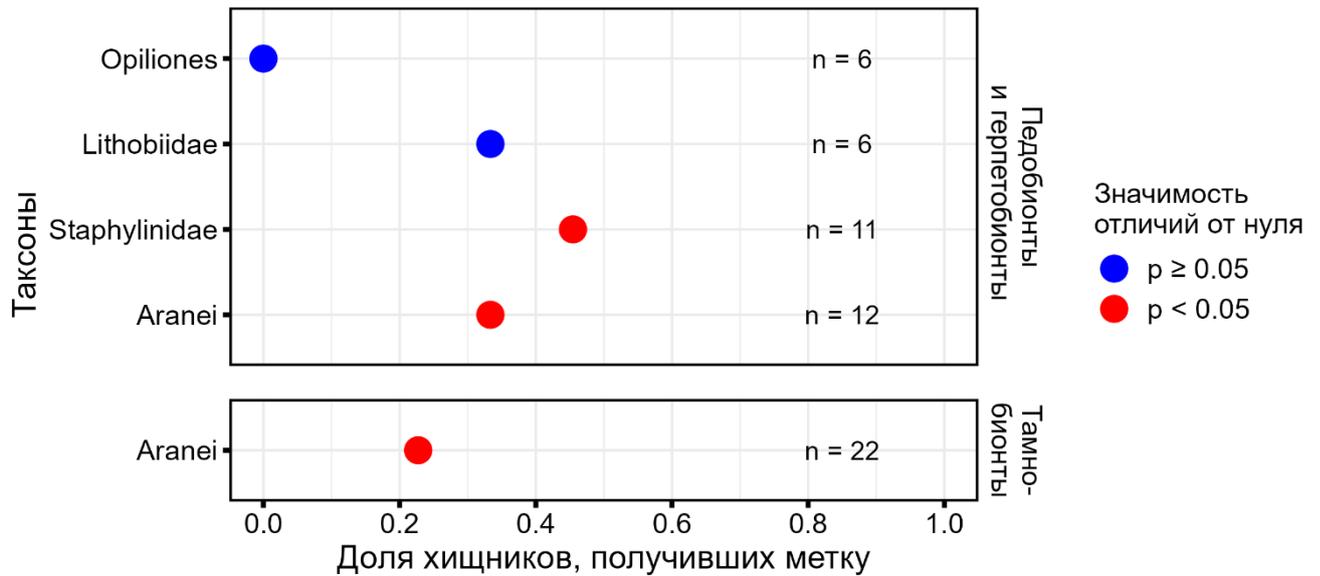


Рисунок 6.3. Доля хищников, получивших метку, от числа всех собранных хищников на экспериментальных площадках (подробности об определении порогового значения $\delta^{13}\text{C}$ см. в разделе 6.1). Хищники разделены по пяти категориям (см. выше). Значимость отличия доли от нулевой (точный тест Фишера) указана цветом маркеров.

6.3. Обсуждение

Изотопная метка, внесённая в виде обогащенного ^{13}C детрита, была воспринята хищниками из различных таксонов: котянками, стафилинидами, а также пауками, причём как почвенными и подстилочными, так и обитающими на растениях – строго в наземном ярусе. Исключение среди хищников составили сенокосцы, ни один из которых в пределах исследованной небольшой ($n = 6$) выборки не получил метку, а медианные значения $\delta^{13}\text{C}$ в контрольной и экспериментальной группах не различались. Мы предполагаем, что это может быть связано с их всеядностью: разные виды сенокосцев могут питаться не только животными, но и грибами и растительными материалами (Михайлов, 2014).

Состав двукрылых, пойманных на экспериментальных и контрольных площадках, подтверждает, что в наземно-воздушной среде в исследуемом лесу встречается немало насекомых, личинки которых развивались в почве. С почвой оказалось связано большинство видов и особей всех двукрылых (Ferrar, 1987). Только два таксона развиваются не в почвенной среде: *Agromyzidae* и *Hirroboscidae*, представленные единичными экземплярами. Таким образом, двукрылые могли служить ключевыми агентами переноса метки из разлагающегося растительного материала в почве к хищникам-генералистам в наземной среде.

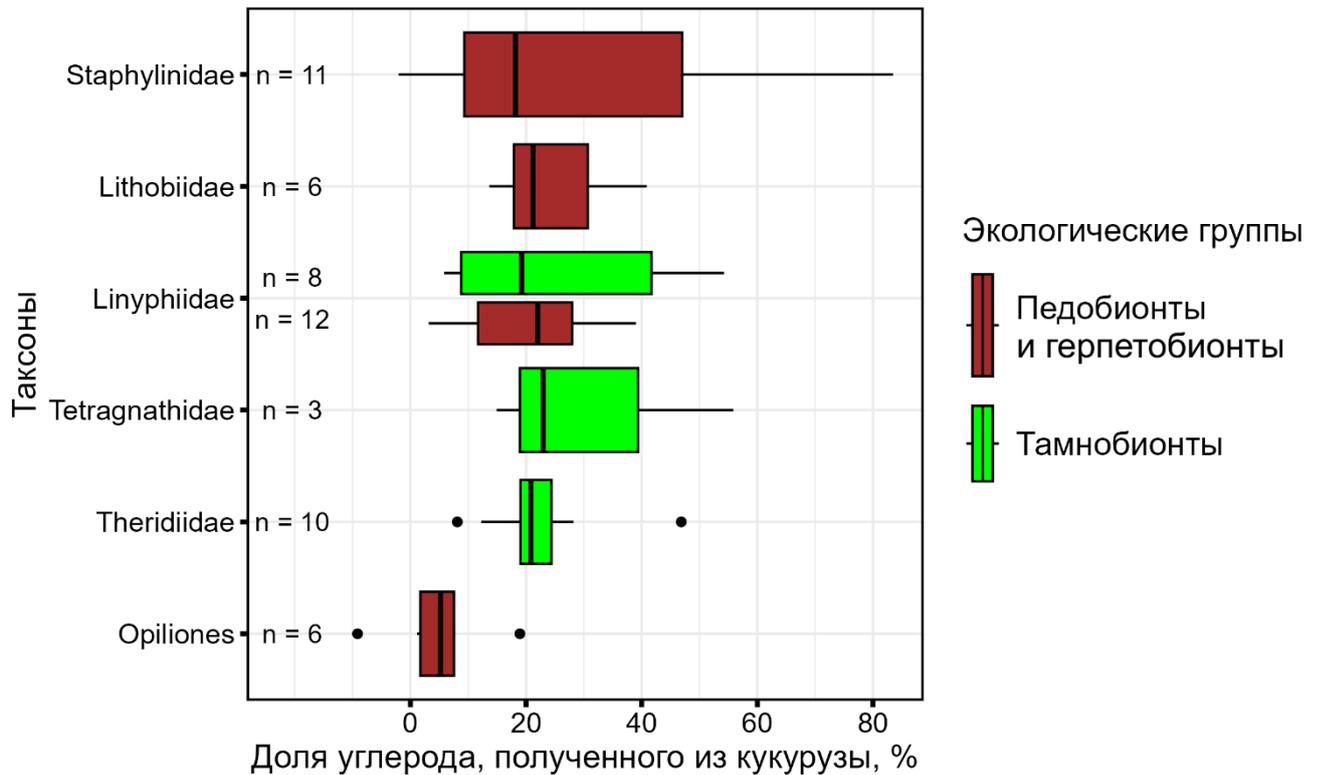


Рисунок 6.4. Значения α – доли «кукурузного» углерода в телах хищников с экспериментальных площадок (подробности о вычислениях см. в разделе 6.1). Показаны медианы, 1 и 3 квартили, диапазон без выбросов и выбросы. Хищники разделены по семействам (кроме сенокосцев), цветом показаны экологические группы по преимущественным средам обитания.

Все пауки, получившие метку, обитающие как на растениях, так и на почве, являются тенетниками (по данным определителя Тыщенко, 1971). Большинство из них (семь из девяти особей) относится к семейству Linyphiidae, которое было представлено в сборах наиболее широко среди всех семейств пауков (40 особей из 90 проанализированных). Возможно, высокая доля линифиид среди пауков с меткой объясняется особенностями их биологии: для них типичны так называемые крышеобразные тенета, или покровные сети, главной частью которых является поллог, расположенный параллельно поверхности почвы, часто на небольшой высоте (Тыщенко, 1971). Такая конструкция, вероятно, хорошо подходит для улавливания насекомых, связанных с почвой. Отчасти это подтверждается тем, что в сети линифиид попадает немало очевидно почвенных животных, в первую очередь коллембол (Harwood et al., 2003). Высокая доля двукрылых вообще и двукрылых-детритофагов в частности была отмечена среди жертв паука рода *Linyphia* (Nentwig, 1983), что подтверждается данными анализа кишечной ДНК различных линифиид (Cuff et al., 2022; Zuev et al., 2020) и моделями, основанными на изотопном составе углерода и азота (Sanders et al., 2015).

Рассчитанные значения α для ряда хищников превысили 30%, но необходимо отметить неизбежную неточность этого показателя. Так, два хищника из экспериментальной группы показали отрицательные значения α (-2% у стафилиниды и -9% у сенокосца, см. таблицу ПЗ.3 и рисунок 6.4). Это может быть объяснено тем, что в модели смешивания были использованы средние значения $\delta^{13}\text{C}$ без учёта их дисперсии, а также не учитывались возможные изменения изотопного состава детрита в результате деятельности микроорганизмов-деструкторов. Однако отметим, что величина α хищников, несомненно получивших метку (таблица 6.2), была не менее 26%.

В модели смешивания в качестве источника «местного» углерода мы учитывали детритофагов, питавшихся естественным опадом, но не фитофагов, питавшихся живыми C_3 -растениями. Реальные значения $\delta^{13}\text{C}$ фитофагов обычно на 2-3‰ ниже, чем детритофагов, поскольку, хотя изотопный состав углерода живых растений и их отмерших частей близок, фитофаги не подвержены детритному сдвигу (Perkins et al., 2018; Potapov et al., 2019b). Из этого следует, что рассчитанные значения α представляют собой лишь минимальную оценку доли в питании хищников вещества, происходящего из детритной пищевой сети.

Содержание органического углерода в верхнем горизонте (до 30 см) дерново-подзолистых почв составляет 3-10 кг м⁻² (Чернова и др., 2020). Количество внесённой кукурузы составило примерно 3 кг м⁻² сухого веса, или около 1,0-1,5 кг м⁻² углерода, то есть количество кукурузного углерода составляло 10-50% от количества естественного углерода почвы. Несмотря на его относительно низкое содержание, включение материала кукурузы в пищевую сеть происходило активно.

Таким образом, мы экспериментально продемонстрировали включение детритной субсидии в наземную пищевую сеть. 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, кустарниковом и древесном ярусе. Около 20% наземных пауков-тенетников получили метку, и в их телах, согласно оценке, 40-56% углерода приходилось на кукурузу. Углерод кукурузы составлял небольшую часть (не более трети) всего углерода почвы, включая растительный опад на её поверхности, поэтому наши оценки доли «детритного» вещества в телах пауков, очевидно, сильно занижены. Прямое масштабирование невозможно, но учитывая полученные результаты, есть все основания полагать, что связанные с почвой ресурсы составляют не менее 50% добычи наземных пауков в исследованной экосистеме.

Заключение

Целью данной работы мы ставили исследование и количественную оценку явлений, связанных с феноменом переноса вещества и энергии из почвенных детритных пищевых сетей в наземные, и такие оценки удалось получить. В потоке вылетающих из почвы насекомых наибольшую долю составляли двукрылые, их численность в период наиболее активного вылета в различных экосистемах варьировала от единиц до десятков экземпляров в сутки на 1 м². В лесу умеренной зоны наименьшие показатели вылета зафиксированы в апреле-мае, наибольшие – в июне-июле. Биомассу двукрылых, покидающих почву леса умеренной зоны за год, мы оцениваем как 130-430 мг с. в. м⁻², что на порядок меньше интенсивности «артроподного дождя» – потока членистоногих из наземной среды на почву (впрочем, часть этого потока составляют вылетевшие из почвы насекомые, Rozanova et al., 2022). Значения $\delta^{13}\text{C}$ и особенно $\delta^{15}\text{N}$ тканей двукрылых, вылетающих из почвы в лесу умеренной зоны, показали высокие разбросы в пределах отряда, отдельных семейств и видов, что отражает трофическое разнообразие и пластичность в выборе пищевых объектов личинками этих насекомых. Однако в среднем значения $\delta^{15}\text{N}$ вылетающих из почвы мух оказались очень высоки, а значения $\delta^{13}\text{C}$ были типичными для детритофагов.

В эксперименте с пластилиновыми моделями было показано, что наземные хищники повреждают модели дождевых червей с частотой от 0,01 раз на модель в сутки в лесу умеренной зоны и горной тундре до 0,12 раз на модель в сутки в тропическом лесу, что превосходит частоту повреждений моделей наземных фитофагов – гусениц на растениях. Наиболее активной группой хищников в лесах оказались членистоногие, а в горной тундре – млекопитающие. Эти экспериментальные результаты подтверждают многочисленные наблюдения потребления дождевых червей разнообразными наземными хищниками, а также феномен увеличения напряженности биотических отношений от высоких к умеренным широтам (Roslin et al., 2019).

Эксперимент с внесением в почву изотопной метки показал, что детритную субсидию получают как хищники почвы и подстилки (жуки-стафилиниды, косянки, почвенные пауки), так и обитатели наземной среды (пауки-тенетники травянистого и кустарникового ярусов). Доля кукурузного углерода в телах наземных пауков, получивших изотопную метку, составила 40-56%. С учётом относительно небольшой доли внесённого органического вещества (кукурузы) от общего содержания органического углерода в почве эти цифры дают основание полагать, что связанные с почвой ресурсы составляют не менее половины добычи наземных пауков в экосистеме леса умеренной зоны.

Необходимость учёта потока вещества и энергии в виде животных, перемещающихся из почвенной среды в наземную, лишь относительно недавно стала активно обсуждаться в профильной экологической литературе. Многие связанные с этим потоком явления всё ещё описаны на

уровне регистрации феномена или отдельных измерений, и дать количественную оценку биомассы и энергии, выходящей из почвы во всём мире, на данный момент не представляется возможным. Попытки интегрировать модели пищевых сетей двух ярусов имеются (Jochum, Eisenhauer, 2022; Potapov, 2022), но носят в основном теоретический характер. Наша работа даёт новые данные, которые приблизят реалистичные количественные оценки функциональной роли детритной субсидии в разных экосистемах. В частности, мы обнаружили феномен ^{15}N -обогащения вылетающих из почвы двукрылых, который можно использовать для идентификации детритной субсидии и, предположительно, оценки доли таких насекомых в питании наземных хищников, однако для разработки этого вопроса необходимы дальнейшие массовые исследования. Мы также продемонстрировали, что для изучения вертикальных трофических связей между ярусами экосистемы можно использовать очень простые инструменты, такие как пластилиновые модели детритофагов.

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 Ceratopogonidae 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%.

Список литературы

- Аничкин А. Е., Беляева Н. В., Довгоброд И. Г., Швейнкова Ю. Б., Тиунов А. В.* Почвенное население муссонных тропических лесов заповедников Кат Тьен и Би Дуп-Нуй Ба (Южный Вьетнам) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2007. Т. 5. С. 598–607.
- Бей-Биенко Г. Я.* Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. Москва – Ленинград: Наука, 1964.
- Бей-Биенко Г. Я.* Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Часть 1. Ленинград: Наука, 1969.
- Бей-Биенко Г. Я.* Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Часть 2. Ленинград: Наука, 1970.
- Беляева Н. В., Тиунов А. В.* Термиты (Isoptera) в лесных экосистемах национального парка Кат Тьен (южный Вьетнам) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2010. Т. 4. С. 442–450.
- Боровичёв Е. А., Виравчева Л. Л., Гончарова О. А., Давыдов Д. А., Иванова Л. А., Королёва Н. Е., Мелехин А. В.* Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина. Путеводитель. Апатиты: Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина, 2021.
- Виталь А. Д.* Растительный покров полуострова Киндо // Материалы IV научной конференции ББС МГУ (11-12 августа 1999 г.). Москва: Русский университет, 1999. С. 90–91.
- Гильяров М. С.* Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Москва: Наука, 1964.
- Гильяров М. С.* Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. Москва: Наука, 1983.
- Гильяров М. С., Криволицкий Д. А.* Определитель обитающих в почве клещей (Sarcoptiformes). Москва: Наука, 1975.
- Гланц С.* Медико-биологическая статистика. Москва: Практика, 1998.
- Горбунов Р. В., Кузнецов А. Н., Лебедев Я. О., Горбунова Т. Ю., Котлов И. П., Хой Н. Д.* О некоторых особенностях структуры и функционирования горных тропических лесных ландшафтов Центрального Вьетнама и необходимости создания ландшафтно-экологического стационара // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2018. Т. 3. № 3 (7). С. 43–67.
- Гудолл Дж.* Шимпанзе в природе: поведение / под ред. Л. А. Фирсова. Москва: Мир, 1992.
- Дашдамиров С., Шаваллер В.* Ложноскорпионы (Arachnida Pseudoscorpiones) фауны Кавказа // Arthropoda Selecta. 1992. Т. 1. № 4. С. 31–72.
- Децереvская О. А., Авилов В. К., Динь Б. З., Чан К. Х., Курбатова Ю. А.* Современный климат национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам): использование климатических данных для экологических исследований // Геофизические процессы и биосфера. 2013. Т. 12. № 2. С. 5–33.
- Дылис Н. В.* Биогеоэкологические исследования в широколиственно-еловых лесах. Москва: Наука, 1971.
- Захаров А. А.* Муравьи на границе наземного и почвенного блоков лесного ценоза // Русский энтотомологический журнал. 2012. Т. 21. № 2. С. 219–222.

Зуев А. Г., Розанова О. Л., Цуриков С. М., Панченко П. Л., Ершова М. А., Смолярова Д. Д., Кривошеина М. Г., Александрова А. В., Ивницкий С. Б., Малеева Ю. В., Тиунов А. В. 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. С. 485–494.

Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховольский В. Г. Популяционная динамика лесных насекомых. Москва: Наука, 2001.

Королёва Н. Е., Копеина Е. И., Данилова А. Д., Химич Ю. Р. Экологическая тропа, или Тропа Географов, Гольцовые пустыни плато Вудъяврчорр, Грибы горы Вудъяврчорр. Маршруты для природно-познавательного туризма на территории Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН в Хибинских горах (Мурманская область). Санкт-Петербург: Типография ООО «Лесник», 2022.

Кривошеина М. Г. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2012.

Кривошеина Н. П., Кривошеина М. Г. Определитель двукрылых насекомых подотряда Brachycera – Orthorrhapha по личинкам. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2015.

Кузнецов А. Н., Кузнецова С. П., Лыонг Ф. Растительность горных массивов Би Дуп и Хон Ба – южной оконечности меридионального гималайского хребта Чыонг Шон // Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам / под ред. Л. П. Корзуна, В. В. Рожнова, М. В. Калякина. Москва – Ханой: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 9–115.

Леонов В. Д., Рахлеева А. А. Состав и распределение сообществ микроартропод в ландшафтно-экологическом профиле высотной поясности горы Вудъяврчорр (Мурманская область, хибинские горы) // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. 2011. Т. 25. С. 376–382.

Летопись погоды в Москве [Электронный ресурс] // 12 декабря 2025 (дата обращения). <http://www.pogodaiklimat.ru/history/27612.htm>.

Мамаев Б. М., Медведев Л. Н., Правдин Ф. Н. Определитель насекомых европейской части СССР. Москва: Просвещение, 1976.

Михайлов К. Г. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 1. Введение. Малые отряды. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014.

Переверзев В. Н. Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2010. Т. 5. С. 548–557.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Ленинград: Наука: Ленинградское отделение, 1983.

Рыбалов Л. Б. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев, почвенных беспозвоночных и медведей в тайге северной Карелии (Костомукшский заповедник) // Муравьи и защита леса: Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума, Москва, 27–31 августа 2022 года. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2022. С. 38–43.

Сергеева Т. К. Изучение хищничества почвообитающих проволочников серологическим методом // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 10. С. 1510–1513.

- Стриганова Б. Р., Рыбалов Л. Б. Особенности животного населения почв Московской области. Москва: Наука, 1994.
- Тиунов А. В. Влияние нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* на пространственное распределение и таксономическую структуру почвенных сообществ // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 2. С. 269–274.
- Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. Т. 4. С. 475–489.
- Тиунов А. В. Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2011.
- Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР. Ленинград: Наука, 1971.
- Федотова З. А. Фауна, трофические связи и распространение галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся в колониях клещей (Acarina) // Вестник защиты растений. 2016. Т. 3. № 89. С. 174–175.
- Хонинова Э. В., Карпущина Е. А. Черноольховые леса на особо охраняемых территориях г. Москвы // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: экология и безопасность жизнедеятельности. 2015. Т. 1. С. 35–39.
- Хохлова О. С., Мякшина Т. Н., Кузнецов А. Н., Губин С. В. Морфогенетические особенности почв национального парка Кат Тьен, Южный Вьетнам // Почвоведение. 2017. Т. 2. С. 176–194.
- Черенков С. Е., Губенко И. Ю., Тиунов А. В., Кузьмичёв А. Ю. Факторы, определяющие пространственную структуру поселения дроздов (*Turdus*) в условиях высокой мозаичности леса // Зоологический журнал. 1995. Т. 74. № 2. С. 104–119.
- Чернова О. В., Рыжова И. М., Подвезенная М. А. Оценка запасов органического углерода лесных почв в региональном масштабе // Почвоведение. 2020. Т. 3. С. 340–350.
- Шиленкова О. Л., Тиунов А. В. Освоение подвижного углерода почвы тропическими дождевыми червями *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 12. С. 1397–1403.
- Akar H., Osgood E. A. Emergence trap and collecting apparatus for capture of insects emerging from soil // Entomological News. 1987. V. 98. № 1. P. 35–39.
- Altmüller R. Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum) // Pedobiologia. 1979. V. 19. № 4. P. 245–278.
- Aoki C., Lopes F. S., De Oliveira A. M. R., De Souza F. D. L., Marques M. R. Nutrient flux associated with the emergence of *Quesada gigas* Olivier (Hemiptera: Cicadidae) in an urban ecosystem // Neotropical Entomology. 2011. V. 40. № 4. P. 436–439.
- Bardgett R. D. The ecology of soil: From communities to ecosystems. Oxford: Oxford University Press, 2025.
- Barker G. M., Efford M. G. Predatory gastropods as natural enemies of terrestrial gastropods and other invertebrates // Natural enemies of terrestrial molluscs / G. M. Barker (ed.). Wallingford, UK: CABI Publishing, 2004. P. 279–403.

- Bar-On Y. M., Phillips R., Milo R.* The biomass distribution on Earth // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2018. V. 115. № 25. P. 6506–6511.
- Bateman P. W., Fleming P. A., Wolfe A. K.* A different kind of ecological modelling: The use of clay model organisms to explore predator–prey interactions in vertebrates // Journal of Zoology. 2017. V. 301. № 4. P. 251–262.
- Baubet E., Ropert-Coudert Y., Brandt S.* Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) // Wildlife Research. 2003. V. 30. № 2. P. 179–186.
- Bengtson S.-A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S.* Effect of bird predation on lumbricid populations // Oikos. 1976. V. 27. № 1. P. 9–12.
- Berg Å.* Food resources and foraging success of Curlews *Numenius arquata* in different farmland habitats // Ornis Fennica. 1993. V. 70. № 1. P. 22–31.
- Bignell D. E., Roisin Y., Lo N.* Biology of termites: A modern synthesis. Dordrecht: Springer, 2011.
- Birkhofer K., Bylund H., Dalin P., Ferlian O., Gagic V., Hambäck P. A., Klapwijk M., Mestre L., Roubinet E., Schroeder M., Stenberg J. A., Porcel M., Björkman C., Jonsson M.* Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies // Ecology and Evolution. 2017. V. 7. № 6. P. 1942–1953.
- Birkhofer K., Wise D. H., Scheu S.* Subsidy from the detrital food web, but not microhabitat complexity, affects the role of generalist predators in an aboveground herbivore food web // Oikos. 2008. V. 117. № 4. P. 494–500.
- Blackshaw R. P.* Studies on *Artioposthia triangulata* (Dendy) (Tricladida: Terricola), a predator of earthworms // Annals of Applied Biology. 1990. V. 116. № 1. P. 169–176.
- Blackshaw R. P.* Mortality of the earthworm *Eisenia fetida* (Savigny) presented to the terrestrial planarian *Artioposthia triangulata* (Dendy) (Tricladida: Terricola) // Annals of Applied Biology. 1991. V. 118. № 3. P. 689–694.
- Blakemore R. J., Csuzdi C., Ito M. T., Kaneko N., Kawaguchi T., Schilthuisen M.* Taxonomic status and ecology of Oriental *Pheretima darnleiensis* (Fletcher, 1886) and other earthworms (Oligochaeta: Megascolecidae) from Mt Kinabalu, Borneo // Zootaxa. 2007. V. 1613. P. 23–44.
- Blume H.-P., Brümmer G. W., Fleige H., Horn R., Kandeler E., Kögel-Knabner I., Kretzschmar R., Stahr K., Wilke B.-M.* Soil organisms and their habitat // Scheffer/Schachtschabel Soil Science. Berlin, Heidelberg: Springer, 2016. P. 87–122.
- Borin A., Herlitzius H.* Fluctuations of diptera larvae in soil from a spruce forest in relation to climatic factors // Biology and Fertility of Soils. 1987. V. 5. № 1. P. 41–48.
- Bouché M. B.* Étude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux // Ecologie et Biologie du Sol. 1976. V. 13. № 2. P. 261–281.
- Brown B. V.* Sampling methods for adult flies (Diptera) // Measuring arthropod biodiversity: A handbook of sampling methods / J. C. Santos, G. W. Fernandes (ed.). Cham: Springer Nature Switzerland, 2021. P. 187–204.
- Brown D. S., Jarman S. N., Symondson W. O. C.* Pyrosequencing of prey DNA in reptile faeces: Analysis of earthworm consumption by slow worms // Molecular Ecology Resources. 2012. V. 12. № 2. P. 259–266.

- Callaham M. A., Whiles M. R., Meyer C. K., Brock B. L., Charlton R. E. Feeding ecology and emergence production of annual cicadas (Homoptera: Cicadidae) in tallgrass prairie // *Oecologia*. 2000. V. 123. № 4. P. 535–542.
- Casanova C. A soil emergence trap for collections of phlebotomine sand flies // *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2001. V. 96. № 2. P. 273–275.
- Cerdá X., Dejean A. Predation by ants on arthropods and other animals // *Predation in the Hymenoptera: An evolutionary perspective* / C. Poldori (ed.). Kerala: Transworld Research Network, 2011. P. 39–78.
- Chaabane K., Josens G., Loreau M. Quantitative assessment of consumption by *Abax ater* Villers (Coleoptera, Carabidae) // *Pedobiologia*. 1993. V. 37. P. 291–302.
- Chaabane K., Loreau M., Josens G. Individual and population energy budgets of *Abax ater* (Coleoptera, Carabidae) // *Annales Zoologici Fennici*. 1996. V. 33. P. 97–108.
- Christensen O. M., Mather J. G. Long-term study of growth in the New Zealand flatworm *Arthurdendyus triangulatus* under laboratory conditions // *Pedobiologia*. 2001. V. 45. № 6. P. 535–549.
- Cleary G. P., Corner L. A. L., O’Keeffe J., Marples N. M. Diet of the European badger (*Meles meles*) in the Republic of Ireland: A comparison of results from an analysis of stomach contents and rectal faeces // *Mammalian Biology*. 2011. V. 76. № 4. P. 470–475.
- Colbourne R., Powlesland R. G. Diet of the Stewart island brown kiwi (*Apteryx australis lawryi*) at Scollay’s flat, southern Stewart island // *New Zealand Journal of Ecology*. 1988. V. 11. P. 99–104.
- Collins N. M. Populations, age structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera: Macrotermitinae) // *The Journal of Animal Ecology*. 1981. V. 50. № 1. P. 293.
- Cope G. C., Campbell J. W., Grodsky S. M., Ellis J. D. Evaluation of nest-site selection of ground-nesting bees and wasps (Hymenoptera) using emergence traps // *The Canadian Entomologist*. 2019. V. 151. № 2. P. 260–271.
- Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore B., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A. L. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Overview and key results // *Global Change Biology*. 1999. V. 5. № S1. P. 1–15.
- Crone E. R., Sauer E. L., Herrick B. M., Drake D., Preston D. L. Effects of invasive jumping worms (*Amyntas* spp.) on microhabitat and trophic interactions of native herpetofauna // *Biological Invasions*. 2022. V. 24. № 8. P. 2499–2512.
- Cruise A., Hatano E., Watson D. W., Schal C. Comparison of techniques for sampling adult necrophilous insects from pig carcasses // *Journal of Medical Entomology*. 2018. V. 55. № 4. P. 947–954.
- Cuff J. P., Tercel M. P. T. G., Drake L. E., Vaughan I. P., Bell J. R., Orozco-terWengel P., Müller C. T., Symondson W. O. C. Density-independent prey choice, taxonomy, life history, and web characteristics determine the diet and biocontrol potential of spiders (Linyphiidae and Lycosidae) in cereal crops // *Environmental DNA*. 2022. V. 4. № 3. P. 549–564.
- Culliney T. W., Grace J. K. Prospects for the biological control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae), with special reference to *Coptotermes formosanus* // *Bulletin of Entomological Research*. 2000. V. 90. № 1. P. 9–21.

- Curry J. P. Factors affecting the abundance of earthworms in soils // *Earthworm Ecology* / C. A. Edwards (ed.). Boca Raton: CRC Press, 2004. P. 91–113.
- Dagan U., Izhaki I. Vegetation structure governs nest predation in three types of conifer forest habitats // *European Journal of Forest Research*. 2020. V. 139. № 5. P. 721–729.
- Darwin C. The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. London: John Murray, 1881.
- Davis C. A., Vohs P. A. Role of macroinvertebrates in spring diet and habitat use of sandhill cranes // *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies*. 1993. P. 81–86.
- De Figueirêdo R. E. C. R., Vasconcellos A., Policarpo I. S., Alves R. R. N. Edible and medicinal termites: A global overview // *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 2015 11:1. 2015. V. 11. № 1. P. 1–7.
- De Vasconcelos M. F., Hoffmann D., De Araújo M. C., Vasconcelos P. N. Bird-termite interactions in Brazil: A review with perspectives for future studies // *Biota Neotropica*. 2015. V. 15. № 1. P. e20140035.
- Dejean A., Schatz B., Orivel J., Beugnon G. Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms (Annelida) // *Sociobiology*. 1999. V. 34. № 3.
- Dial K. P., Vaughan T. A. Opportunistic predation on alate termites in Kenya // *Biotropica*. 1987. V. 19. № 2. P. 187.
- Doi H., Kikuchi E., Takagi S., Shikano S. Changes in carbon and nitrogen stable isotopes of chironomid larvae during growth, starvation and metamorphosis // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 2007. V. 21. № 6. P. 997–1002.
- Ducey P. K., McCormick M., Davidson E. Natural history observations on *Bipalium* cf. *vagum* Jones and Sterrer (Platyhelminthes: Tricladida), a terrestrial broadhead planarian new to North America // *Southeastern Naturalist*. 2007. V. 6. № 3. P. 449–460.
- Dunham A. E. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest // *Oikos*. 2008. V. 117. № 4. P. 571–579.
- Dybas H. S., Davis D. D. A population census of seventeen-year periodical cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Magicicada*) // *Ecology*. 1962. V. 43. № 3. P. 432–444.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. *Biology and ecology of earthworms*. New York, NY: Springer US, 2022.
- Esselstyn J. A., Achmadi A. S., Rowe K. C. Evolutionary novelty in a rat with no molars // *Biology Letters*. 2012. V. 8. № 6. P. 990–993.
- Feng L., Arvidsson F., Smith H. G., Birkhofer K. Fallows and permanent grasslands conserve the species composition and functional diversity of carabid beetles and linyphiid spiders in agricultural landscapes // *Insect Conservation and Diversity*. 2021. V. 14. № 6. P. 825–836.
- Ferrante M., Barone G., Kiss M., Bozóné-Borbáth E., Lövei G. L. Ground-level predation on artificial caterpillars indicates no enemy-free time for lepidopteran larvae // *Community Ecology*. 2017. V. 18. № 3. P. 280–286.
- Ferrar P. *A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorhapha* (Part 1: text; Part 2: figures). Leiden/Copenhagen: E.J. Brill/Scandinavian Science Press, 1987.

- Frouz J.* Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: A review of ecological requirements and response to disturbance // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 1999. V. 74. № 1–3. P. 167–186.
- Frouz J., Srovátka O.* The effect of peat meadow drainage on soil dwelling dipteran communities — a preliminary report // *Dipterologica Bohemoslovaca*. 1995. V. 7. P. 47–54.
- Geisen S., Briones M. J. I., Gan H., Behan-Pelletier V. M., Friman V. P., De Groot G. A., Hannula S. E., Lindo Z., Philippot L., Tiunov A. V., Wall D. H.* A methodological framework to embrace soil biodiversity // *Soil Biology and Biochemistry*. 2019. V. 136. P. 107536.
- Getman-Pickering Z. L., Soltis G. J., Shamash S., Gruner D. S., Weiss M. R., Lill J. T.* Periodical cicadas disrupt trophic dynamics through community-level shifts in avian foraging // *Science*. 2023. V. 382. № 6668. P. 320–324.
- Gongalsky K. B.* Soil macrofauna: Study problems and perspectives // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. V. 159. P. 108281.
- Goßmann A., Ambrozová L., Cizek L., Drag L., Georgiev K., Neudam L., Perlik M., Seidel D., Thorn S.* Habitat openness and predator abundance determine predation risk of warningly colored longhorn beetles (Cerambycidae) in temperate forest // *Journal of Insect Science*. 2023. V. 23. № 2. P. 16–17.
- Grabmaier A., Heigl F., Eisenhauer N., Heijden M. G. A. van der, Zaller J. G.* Stable isotope labelling of earthworms can help deciphering belowground–aboveground interactions involving earthworms, mycorrhizal fungi, plants and aphids // *Pedobiologia*. 2014. V. 57. № 4–6. P. 197–203.
- Granval P., Muys B.* Predation on earthworms by terrestrial vertebrates // *Proceedings of the Congress of the International Union of Game Biologists, XXII Congress / N. Botev (ed.)*. Sofia: Pensoft, 1996. P. 480–491.
- Gruar D., Peach W., Taylor R.* Summer diet and body condition of Song Thrushes *Turdus philomelos* in stable and declining farmland populations // *Ibis*. 2003. V. 145. № 4. P. 637–649.
- Gunther K. A., Shoemaker R. R., Frey K. L., Haroldson M. A., Cain S. L., Manen F. T. Van, Fortin J. K.* Dietary breadth of grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem // *Ursus*. 2014. V. 25. № 1. P. 60–72.
- Hairston N. G., Hairston N. G.* Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions // *The American Naturalist*. 1993. V. 142. № 3. P. 379–411.
- Halaj J., Cady A. B.* Diet composition and significance of earthworms as food of harvestmen (Arachnida: Opiliones) // *The American Midland Naturalist*. 2000. V. 143. № 2. P. 487–491.
- Halaj J., Wise D. H.* Impact of a detrital subsidy on trophic cascades in a terrestrial grazing food web // *Ecology*. 2002. V. 83. № 11. P. 3141–3151.
- Haraguchi T. F., Uchida M., Shibata Y., Tayasu I.* Contributions of detrital subsidies to aboveground spiders during secondary succession, revealed by radiocarbon and stable isotope signatures // *Oecologia* 2012 171:4. 2012. V. 171. № 4. P. 935–944.
- Hartley J. C.* The life history of *Trocheta subviridis* Dutrochet // *The Journal of Animal Ecology*. 1962. V. 31. № 3. P. 524.
- Harwood J. D., Sunderland K. D., Symondson W. O. C.* Web-location by linyphiid spiders: Prey-specific aggregation and foraging strategies // *Journal of Animal Ecology*. 2003. V. 72. № 5. P. 745–756.

- Hausdorf B.* Rapid increase in knowledge about the distribution of introduced predatory *Testacella* species (Gastropoda: Stylommatophora) in North America by community scientists // *Biological Invasions*. 2023. V. 25. № 9. P. 2717–2725.
- Healey I. N., Russell-Smith A.* The extraction of fly larvae from woodland soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 1970. V. 2. № 2. P. 119–129.
- Hertzog L. R., Ebeling A., Weisser W. W., Meyer S. T.* Plant diversity increases predation by ground-dwelling invertebrate predators // *Ecosphere*. 2017. V. 8. № 11. P. e01990.
- Hirai T., Matsui M.* Diet Composition of the Indian Rice Frog, *Rana limnocharis*, in Rice Fields of Central Japan // *Current Herpetology*. 2001. V. 20. № 2. P. 97–103.
- Hishi T., Hyodo F., Saitoh S., Takeda H.* The feeding habits of collembola along decomposition gradients using stable carbon and nitrogen isotope analyses // *Soil Biology and Biochemistry*. 2007. V. 39. № 7. P. 1820–1823.
- Holland J. M., Reynolds C. J. M.* The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land // *Pedobiologia*. 2003. V. 47. № 2. P. 181–191.
- Hölldobler B., Wilson E. O.* *The Ants*. Cambridge, MA: Belknap Press, 1990.
- Hou Z., Li Q., Yang M., Liu Y., Wei C.* Ecology of *Meimuna mongolica* (Hemiptera: Cicadidae) nymphs: Instars, morphological variation, vertical distribution and population density, host-plant selection, and emergence phenology // *Journal of Insect Science*. 2015. V. 15. № 1. P. 42.
- Hövemeyer K.* Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkstein: Production an Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung insbesondere der Larven // *Pedobiologia*. 1984. V. 26. № 1. P. 1–15.
- Hövemeyer K.* Abundance patterns in terrestrial dipteran communities // *Pedobiologia*. 1999. V. 43. № 1. P. 28–43.
- Howard R. W., Jones S. C., Mauldin J. K., Beal R. H.* Abundance, distribution, and colony size estimates for *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southern Mississippi // *Environmental Entomology*. 1982. V. 11. № 6. P. 1290–1293.
- Howe A., Lövei G. L., Nachman G.* Dummy caterpillars as a simple method to assess predation rates on invertebrates in a tropical agroecosystem. // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2009. V. 131. P. 325–329.
- Huang X., Chen S. C.* Humans perceive but animals don't: Pitfalls in using plasticine models for assessing biotic interactions // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2025. V. 292. № 2057.
- Humbert J.-F., Henry C.* Studies on the prevalence and the transmission of lung and stomach nematodes of the wild boar (*Sus scrofa*) in France // *Journal of Wildlife Diseases*. 1989. V. 25. № 3. P. 335–341.
- Hunt H. W., Coleman D. C., Ingham E. R., Ingham R. E., Elliott E. T., Moore J. C., Rose S. L., Reid C. P. P., Morley C. R.* The detrital food web in a shortgrass prairie // *Biology and Fertility of Soils* 1987 3:1. 1987. V. 3. № 1. P. 57–68.
- Hvam A., Toft S.* Prey preference and consumption by some non-specialist harvestman species (Arachnida: Opiliones) // *Arachnology*. 2008. V. 14. № 4. P. 198–205.

- Hyodo F., Matsumoto T., Takematsu Y., Kamoi T., Fukuda D., Nakagawa M., Itioka T.* The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios // *Journal of Tropical Ecology*. 2010a. V. 26. № 2. P. 205–214.
- Hyodo F., Matsumoto T., Takematsu Y., Itioka T.* Dependence of diverse consumers on detritus in a tropical rain forest food web as revealed by radiocarbon analysis // *Functional Ecology*. 2015. V. 29. № 3. P. 423–429.
- Hyodo F., Itioka T., Hashimoto Y., Meleng P., Tokuda M., Nakayama H., Gumal M. T., Tachi T.* A pilot study on the isotopic characterization of feeding habits of Diptera in a tropical rain forest // *Food Webs*. 2024. V. 40. P. e00360.
- Hyodo F., Kohzu A., Tayasu I.* Linking aboveground and belowground food webs through carbon and nitrogen stable isotope analyses // *Ecological Research* 2010 25:4. 2010b. V. 25. № 4. P. 745–756.
- Iturriaga M., Armas L. F. de.* Predation on earthworms (Oligochaeta) by cuban brown anoles, *Anolis sagrei* (Squamata: Dactyloidae) // *IRCF Reptiles & Amphibians*. 2019. V. 26. № 1. P. 49–50.
- Jabot F., Auger G., Bonnal P., Pizaine M., Roncoroni M., Revaillet S., Pottier J.* Use of massive DNA barcoding to monitor biodiversity: A test on forest soil macrofauna // *Forest Ecology and Management*. 2025. V. 595. P. 123004.
- Jelaska L. Š., Symondson W. O. C.* Predation on epigeic, endogeic and anecic earthworms by carabids active in spring and autumn // *Periodicum biologorum*. 2016. V. 118. № 3. P. 281–289.
- Jochum M., Eisenhauer N.* Out of the dark: Using energy flux to connect above- and belowground communities and ecosystem functioning // *European Journal of Soil Science*. 2022. V. 73. № 1. P. e13154.
- Jones D. T., Loader S. P., Gower D. J.* Trophic ecology of East African caecilians (Amphibia: Gymnophiona), and their impact on forest soil invertebrates // *Journal of Zoology*. 2006. V. 269. № 1. P. 117–126.
- Judas M.* Predator-pressure on earthworms: Field experiments in a beechwood // *Pedobiologia*. 1989. V. 33. № 5. P. 339–354.
- Kaufmann R., Fuchs M., Gosterxeier N.* The soil fauna of an alpine glacier foreland: Colonization and succession // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2002. V. 34. № 3. P. 242–250.
- Kilpatrick J. W., Schoof H. F.* Fly production in treated and untreated privies // *Public Health Reports*. 1956. V. 71. № 8. P. 787–796.
- King R. A., Vaughan I. P., Bell J. R., Bohan D. A., Symondson W. O. C.* Prey choice by carabid beetles feeding on an earthworm community analysed using species- and lineage-specific PCR primers // *Molecular Ecology*. 2010. V. 19. № 8. P. 1721–1732.
- Krivosheina M. G.* Advantages of emergence method, modified for laboratory conditions, for the investigation of soil Diptera (Insecta) // *Russian Entomological Journal*. 2012. V. 21. № 2. P. 139–142.
- 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.
- Kruuk H., Parish T.* Food, food availability and weight of badgers (*Meles meles*) in relation to agricultural changes // *The Journal of Applied Ecology*. 1985. V. 22. № 3. P. 705.

- Laking A. E., Li Z., Goossens E., Miñarro M., Beukema W., Lens L., Bonte D., Verheyen K., Pasmans F., Martel A. Salamander loss alters litter decomposition dynamics // *Science of The Total Environment*. 2021. V. 776. P. 145994.
- Landry J. S., Parrott L. Could the lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead to consequential landscape-scale effects? // *Ecosphere*. 2016. V. 7. № 3. P. e01265.
- Lee S.-M., Lee E.-J. Diet of the wild boar (*Sus scrofa*): Implications for management in forest-agricultural and urban environments in South Korea // *PeerJ*. 2019. V. 7. P. e7835.
- Legal L. “Lepidoptera flies”, but not always... Interactions of caterpillars and chrysalis with soil // *Diversity* 2023, Vol. 15, Page 27. 2022. V. 15. № 1. P. 27.
- Lillico S., Cosens D., Gibson P. Studies of the behaviour of *Artioposthia triangulata* (Platyhelminthes; Tricladida), a predator of earthworms // *Journal of Zoology*. 1996. V. 238. № 3. P. 513–520.
- Liu Y., Chen Y., Wang N., Qin H., Zhang L., Zhang S. The global prevalence of parasites in non-biting flies as vectors: A systematic review and meta-analysis // *Parasites & Vectors* 2023 16:1. 2023. V. 16. № 1. P. 25-.
- Loreau M. Le régime alimentaire de *Abax ater* Vill. (Coleoptera, Carabidae) // *Acta Oecologica/Oecologia Generalis*. 1983. V. 4. № 3. P. 253–263.
- Lövei G. L., Ferrante M. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions // *Insect Science*. 2017. V. 24. № 4. P. 528–542.
- Low P. A., Sam K., McArthur C., Posa M. R. C., Hochuli D. F. Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: Guidelines for best practice // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2014. V. 152. № 2. P. 120–126.
- Luken J. O., Kalisz P. J. Soil disturbance by the emergence of periodical cicadas // *Soil Science Society of America Journal*. 1989. V. 53. № 1. P. 310–313.
- Lund E. E., Wehr E. E., Elli D. J. Earthworm transmission of *Heterakis* and *Histomonas* to turkeys and chickens // *The Journal of Parasitology*. 1966. V. 52. № 5. P. 899–902.
- Macdonald D. W. The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, *Lumbricus terrestris* // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1980. V. 52. № 2. P. 171–200.
- Macdonald D. W. Predation on earthworms by terrestrial vertebrates // *Earthworm Ecology* / J. E. Satchell (ed.). London, New York: Chapman and Hall, 1983. P. 393–414.
- Madsen T. Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? // *Oikos*. 1987. V. 48. № 3. P. 265.
- Mamaev B. M., Krivosheina N. P. The larvae of the gall miges / J. C. Roscam (ed.). London: CRC Press, 2023.
- Manlick P. J., Cook J. A., Newsome S. D. The coupling of green and brown food webs regulates trophic position in a montane mammal guild // *Ecology*. 2023. V. 104. № 2. P. e3949.
- Mann K. H. The ecology of the British freshwater leeches // *The Journal of Animal Ecology*. 1955. V. 24. № 1. P. 119.

- Marcello G. J., Wilder S. M., Meikle D. B.* Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape // *Journal of Animal Ecology*. 2008. V. 77. № 1. P. 41–46.
- Marshall S. A.* Flies: the natural history & diversity of Diptera. New York: Firefly Books, 2012.
- Martay B., Pearce-Higgins J. W.* Opening a can of worms: Can the availability of soil invertebrates be indicated by birds? // *Ecological Indicators*. 2020. V. 113. P. 106222.
- Martinez Q., Lebrun R., Achmadi A. S., Esselstyn J. A., Evans A. R., Heaney L. R., Miguez R. P., Rowe K. C., Fabre P. H.* Convergent evolution of an extreme dietary specialisation, the olfactory system of worm-eating rodents // *Scientific Reports* 2018 8:1. 2018. V. 8. № 1. P. 1–13.
- Mather J. G., Christensen O.* Surface migration of earthworms in grassland // *Pedobiologia*. 1992. V. 36. № 1. P. 51–57.
- Mattson D. J., French M. G., French S. P.* Consumption of earthworms by Yellowstone grizzly bears // *Ursus*. 2002. V. 13. P. 105–110.
- McLeod J. H.* Note on a staphylinid (Coleoptera) predator of earthworms // *The Canadian Entomologist*. 1954. V. 86. № 5. P. 236–236.
- Mill A. E.* Observations on brazilian termite alate swarms and some structures used in the dispersal of reproductives (Isoptera: Termitidae) // *Journal of Natural History*. 1983. V. 17. № 3. P. 309–320.
- Miyashita T., Takada M., Shimazaki A.* Experimental evidence that aboveground predators are sustained by underground detritivores // *Oikos*. 2003. V. 103. № 1. P. 31–36.
- Moeed A.* Birds and their food resources at Christchurch International Airport, New Zealand // *New Zealand Journal of Zoology*. 1976. V. 3. № 4. P. 373–390.
- Molleman F., Remmel T., Sam K.* Phenology of predation on insects in a tropical forest: Temporal variation in attack rate on dummy caterpillars // *Biotropica*. 2016. V. 48. № 2. P. 229–236.
- Morrill W. L.* Production and flight of alate red imported fire ants // *Environmental Entomology*. 1974. V. 3. № 2. P. 265–271.
- Morrill W. L., Whitcomb W. H.* A trap for alate imported fire ants // *Journal of Economic Entomology*. 1972. V. 65. № 4. P. 1194–1195.
- Morris D. E., Cloutier C.* Biology of the predatory fly *Coenosia tigrina* (Fab.) (Diptera: Anthomyiidae): reproduction, development, and larval feeding on earthworms in the laboratory // *The Canadian Entomologist*. 1987. V. 119. № 4. P. 381–393.
- Moulton L. A.* Using stable isotopes and visual gut examination to determine the diet composition of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) in western Oregon vegetable row crops // 2011.
- Mundie J. H.* Emergence traps for aquatic insects // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*. 1956. V. 7. № 1. P. 1–13.
- Namba T., Ohdachi S. D.* Top-down cascade effects of the long-clawed shrew (*Sorex unguiculatus*) on the soil invertebrate community in a cool-temperate forest // *Mammal Study*. 2016. V. 41. № 3. P. 119–130.
- Nentwig W.* The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae) // *Oecologia*. 1983. V. 56. № 1. P. 132–139.

- Nielsen B. O., Nielsen L. B., Axelsen J., Elmegaard N.* Winter abundance of soil Diptera larvae in arable soil // *Pedobiologia*. 1994. V. 38. № 3. P. 208–221.
- Nielsen B. O., Nielsen L. B.* Seasonal aspects of sciarid emergence in arable land (Diptera: Sciaridae) // *Pedobiologia*. 2004. V. 48. № 3. P. 231–244.
- Nielsen B. O., Nielsen L. B.* Soil Diptera of a beech stand and an arable field: A comparison of dipteran emergence in neighbouring sites // *Pedobiologia*. 2007. V. 51. № 1. P. 33–43.
- Nielsen L. B., Nielsen B. O.* Density and phenology of soil gallmidges (Diptera: Cecidomyiidae) in arable land // *Pedobiologia*. 2002. V. 46. № 1. P. 1–14.
- Nimalrathna T. S., Solina I. D., Mon A. M., Pomoim N., Bhadra S., Zvereva E. L., Sam K., Nakamura A.* Estimating predation pressure in ecological studies: Controlling bias imposed by using sentinel plasticine prey // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2023. V. 171. № 1. P. 56–67.
- Nowlin W. H., González M. J., Vanni M. J., Stevens M. H. H., Fields M. W., Valente J. J.* Allochthonous subsidy of periodical cicadas affects the dynamics and stability of pond communities // *Ecology*. 2007. V. 88. № 9. P. 2174–2186.
- Nutting W. L., Haverty M. I.* Seasonal production of alates by five species of termites in an Arizona desert grassland // *Sociobiology*. 1976. V. 2. № 2. P. 145–153.
- Nuutinen V., Butt K. R.* The mating behaviour of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) // *Journal of Zoology*. 1997. V. 242. № 4. P. 783–798.
- Nyffeler M., Moor H., Foelix R. F.* Spiders feeding on earthworms // *The Journal of Arachnology*. 2001. V. 29. № 1. P. 119–124.
- Nyffeler M., Lapinski W., Snyder A., Birkhofer K.* Spiders feeding on earthworms revisited: Consumption of giant earthworms in the tropics // *Journal of Arachnology*. 2017. V. 45. № 2. P. 242–247.
- Nyffeler M., Birkhofer K.* An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community // *The Science of Nature*. 2017. V. 104. P. 30.
- Oelbermann K., Langel R., Scheu S.* Utilization of prey from the decomposer system by generalist predators of grassland // *Oecologia*. 2008. V. 155. № 3. P. 605–617.
- Oelbermann K., Scheu S.* Trophic guilds of generalist feeders in soil animal communities as indicated by stable isotope analysis ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Bulletin of Entomological Research*. 2010. V. 100. № 5. P. 511–520.
- Ogren R. E.* Predation behaviour of land planarians // *Hydrobiologia: The International Journal of Aquatic Sciences*. 1995. V. 305. № 1. P. 105–111.
- Ogren R. E., Sheldon J. K.* Ecological observations on the land planarian *Bipalium pennsylvanicum* Ogren, with references to phenology, reproduction, growth rate and food niche // *Journal of the Pennsylvania Academy of Science*. 1991. V. 65. № 1. P. 3–9.
- Okoye K., Hosseini S.* Mann–Whitney U test and Kruskal–Wallis H test statistics in R // *R Programming*. 2024. P. 225–246.
- Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T.* Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis // *Ecological Research*. 2009. V. 24. № 6. P. 1351–1359.

- Onrust J., Loonstra A. H. J., Schmaltz L. E., Verkuil Y. I., Hooijmeijer J. C. E. W., Piersma T. Detection of earthworm prey by Ruff *Philomachus pugnax* // *Ibis*. 2017. V. 159. № 3. P. 647–656.
- Onrust J., Piersma T. The hungry worm feeds the bird // *Earth, worms & birds*. Groningen: University of Groningen, 2017. P. 153–161.
- Opaev A., Gogoleva S., Palko I., Nguyen V. T., Rozhnov V. Annual acoustic dynamics are associated with seasonality in a monsoon tropical forest in South Vietnam // *Ecological Indicators*. 2021. V. 122. P. 107269.
- Orłowski G., Książkiewicz-Parulska Z., Karg J., Bocheński M., Jerzak L., Zub K. Using soil from pellets of White Storks *Ciconia ciconia* to assess the number of earthworms (Lumbricidae) consumed as primary and secondary prey // *Ibis*. 2016. V. 158. № 3. P. 587–597.
- Ozerov A. L., Krivosheina M. G. A review of the genus *Scathophaga* Meigen, 1803 (Diptera: Scathophagidae) of Russia // *Russian Entomological Journal*. 2021. V. 30. № 2. P. 201–246.
- Paluh D. J., Hantak M. M., Saporito R. A. A test of aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*: the importance of movement in clay model experiments // *Journal of Herpetology*. 2014. V. 48. № 2. P. 249–254.
- Paoletti M. G., Dufour D. L. Edible invertebrates among Amazonian Indians: a critical review of disappearing knowledge // *Ecological implications of minilivestock: potential of instocks, rodents, frogs and snails* / M. G. Paoletti (ed.). Enfield, New Hampshire: Science Publishers Inc., 2005. P. 289–338.
- Papp L., Darvàs B. Contributions to a Manual of palaeartic Diptera. Vol. 1. General and Applied Dipterology. Budapest: Science Herald, 2000.
- Park J., Kim W., Ha J., Lee S. im, Jablonski P. G. Sundering of earthworms by the Fairy Pitta (*Pitta nympha*): an unexplored strategy of prey preparation for brood provisioning by avian vermivores // *Journal of Ornithology* 2021 163:2. 2021. V. 163. № 2. P. 565–573.
- Passaseo A., Pétremand G., Rochefort S., Castella E. Pollinator emerging from extensive green roofs: wild bees (Hymenoptera, Antophila) and hoverflies (Diptera, Syrphidae) in Geneva (Switzerland) // *Urban Ecosystems*. 2020. V. 23. № 5. P. 1079–1086.
- Perkins M. J., Inger R., Bearhop S., Sanders D. Multichannel feeding by spider functional groups is driven by feeding strategies and resource availability // *Oikos*. 2018. V. 127. № 1. P. 23–33.
- Pernetta J. C. Bioenergetics of British shrews in grassland // *Acta theriologica*. 1976. V. 21. P. 481–497.
- Petersen H., Luxton M. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // *Oikos*. 1982. V. 39. № 3. P. 288.
- Phillips S., Piel A. K., Stewart F. A., Oelze V. M. A chimpanzee's time to feast: seasonality of *Macrotermes flight* hole activity and alate dispersal flights detected by termite-fishing experiments and camera traps in the Issa Valley, Tanzania // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2023. V. 11. P. 1289433.
- Pigozzi G. The diet of the European badger in a Mediterranean coastal area // *Acta Theriologica*. 1991. V. 36. № 3–4. P. 293–306.
- Pinto-da-Rocha R., Machado G., Giribet G. Harvestmen: The biology of Opiliones. Cambridge and London: Harvard University Press, 2007.

- Pollierer M. M., Larsen T., Potapov A., Brückner A., Heethoff M., Dyckmans J., Scheu S.* Compound-specific isotope analysis of amino acids as a new tool to uncover trophic chains in soil food webs // *Ecological Monographs*. 2019. V. 89. № 4. P. e01384.
- Pomeroy D. E.* The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda // *The Journal of Applied Ecology*. 1977. V. 14. № 2. P. 465.
- Portman Z. M., Brokaw J., Cariveau D. P.* Methods for interpreting emergence trap specimen data for the study of ground nesting bees (Hymenoptera: Anthophila) // *Authorea Preprints*. 2022.
- Potapov A. M., Semenina E. E., Kurakov A. V., Tiunov A. V.* 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. V. 28. № 6. P. 1069–1079.
- Potapov A.A., Semenina E.E., Korotkevich A.Y., Kuznetsova N.A., Tiunov A.V.* Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. // *Soil Biology and Biochemistry*. 2016. V. 101. P. 20–31.
- Potapov A. M., Scheu S., Tiunov A. V.* Trophic consistency of supraspecific taxa in below-ground invertebrate communities: Comparison across lineages and taxonomic ranks // *Functional Ecology*. 2019a. V. 33. № 6. P. 1172–1183.
- Potapov A. M., Tiunov A. V., Scheu S.* Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biological Reviews*. 2019b. V. 94. № 1. P. 37–59.
- Potapov A. M., Rozanova O. L., Semenina E. E., Leonov V. D., Belyakova O. I., Bogatyreva V. Yu., Degtyarev M. I., Esaulov A. S., Korotkevich A. Yu., Kudrin A. A., Malysheva E. A., Mazei Y. A., Tsirikov S. M., Zuev A. G., Tiunov A. V.* Size compartmentalization of energy channeling in terrestrial belowground food webs // *Ecology*. 2021. V. 102. № 8. P. e03421.
- Potapov A. M., Beaulieu F., Birkhofer K., Bluhm S. L., Degtyarev M. I., Devetter M., Goncharov A. A., Gongalsky K. B., Klärner B., Korobushkin D. I., Liebke D. F., Maraun M., Mc Donnell R. J., Pollierer M. M., Schaefer I., Shrubovych J., Semenyuk I. I., Sendra A., Tuma J., et al.* Feeding habits and multi-functional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews*. 2022a. V. 97. № 3. P. 1057–1117.
- Potapov A. M., Sun X., Barnes A. D., Briones M. J., Brown G. G., Cameron E. K., Chang C.-H., Cortet J., Eisenhauer N., Franco A. L., Fujii S., Geisen S., Guerra C., Gongalsky K. B., Haimi J., Handa I. T., Janion-Sheepers C., Karaban K., Lindo Z., et al.* Global monitoring of soil animal communities using a common methodology // *Soil Organisms*. 2022b. V. 94. № 1. P. 55–68.
- Potapov A. M.* Multifunctionality of belowground food webs: resource, size and spatial energy channels // *Biological Reviews*. 2022. V. 97. № 4. P. 1691–1711.
- Potapov A. M., Drescher J., Darras K., Wenzel A., Janotta N., Nazarrreta R., Kasmiatun, Laurent V., Mawan A., Utari E. H., Pollierer M. M., Rembold K., Widyastuti R., Buchori D., Hidayat P., Turner E., Grass I., Westphal C., Tschardtke T., et al.* Rainforest transformation reallocates energy from green to brown food webs // *Nature*. 2024. V. 627. № 8002. P. 116–122.
- Putman R. J.* Diet of pine martens *Martes martes* L. in west Scotland // *Journal of Natural History*. 2000. V. 34. № 5. P. 793–797.
- Rabe D. L., Prince H. H., Beaver D. L.* Feeding-site selection and foraging strategies of American woodcock // *The Auk*. 1983. V. 100. P. 711–716.

- Ransom T. S.* Earthworms, as ecosystem engineers, influence multiple aspects of a salamander's ecology // *Oecologia* 2010 165:3. 2010. V. 165. № 3. P. 745–754.
- R Core Team.* R: a language and environment for statistical computing // 2024.
- Redford K. H.* Ants and termites as food // *Current Mammalogy* / H. H. Genoways (ed.). Boston, MA: Springer, 1987. P. 349–399.
- Reid B., Ordish R. G., Harrison M.* An analysis of the gizzard contents of 50 north island brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*, and notes on feeding observations // *New Zealand Journal of Ecology*. 1982. V. 5. P. 76–85.
- Reiss K. Z.* Feeding in myrmecophagous mammals // *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates* / K. Schwenk (ed.). Cambridge, MA: Academic Press, 2000. P. 459–485.
- Reshetnikov A. N., Korobushkin D. I., Gongalsky K. B., Korotkevich A. Y., Selskaya A. N., Kotov A. A., Tiunov A. V.* Trophic positions and niche segregation of two anuran species in the ecosystem of a forest lake // *Hydrobiologia*. 2021. V. 848. № 20. P. 4801–4814.
- Reynolds J. C., Aebischer N. J.* Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes* // *Mammal Review*. 1991. V. 21. № 3. P. 97–122.
- Reynolds J. W.* Earthworms utilized by the American woodcock // *Proceedings of the Woodcock Symposium*. 1977. V. 6. P. 161–169.
- Reynolds J. W.* Earthworm (Annelida: Oligochaeta) parasites, parasitoids and predators: a review // *Megadrilogica*. 2021. V. 26. № 4. P. 51–60.
- Riggs L. G. A., Bommarco R.* Subsidy type and quality determine direction and strength of trophic cascades in arthropod food webs in agroecosystems // *Journal of Applied Ecology*. 2019. V. 56. № 8. P. 1982–1991.
- Rojas B., Rautiala P., Mappes J.* Differential detectability of polymorphic warning signals under varying light environments // *Behavioural Processes*. 2014. V. 109. P. 164–172.
- Rosenberg Y., Bar-On Y. M., Fromm A., Ostikar M., Shoshany A., Giz O., Milo R.* The global biomass and number of terrestrial arthropods // *Science Advances*. 2023. V. 9. № 5.
- Roslin T., Hardwick B., Novotny V., Petry W. K., Andrew N. R., Asmus A., Barrio I. C., Basset Y., Boesing A. L., Bonebrake T. C., Cameron E. K., Dáttilo W., Donoso D. A., Drozd P., Gray C. L., Hik D. S., Hill S. J., Hopkins T., Huang S., et al.* Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations // *Science*. 2017. V. 356. № 6339. P. 742–744.
- Rößler D. C., Pröhl H., Lötters S.* The future of clay model studies // *BMC Zoology*. 2018. V. 3. № 1. P. 6.
- Ross L. K.* Jumping spider feeding on an earthworm // *Peckhamia*. 2008. V. 71. № 1. P. 1–2.
- Rozanova O. L., Tsurikov S. M., Tiunov A. V., Semenina E. E.* Arthropod rain in a temperate forest: Intensity and composition // *Pedobiologia*. 2019. V. 75. P. 52–56.
- Rozanova O. L., Tsurikov S. M., Krivosheina M. G., Tanasevitch A. V., Fedorenko D. N., Leonov V. D., Timokhov A. V., Tiunov A. V., Semenina E. E.* The isotopic signature of the “arthropod rain” in a temperate forest // *Scientific Reports*. 2022. V. 12. № 1. P. 321.

- Rozanova O. L., Tsurikov S. M., Kudrin A. A., Leonov V. D., Krivosheina M. G., Fedorenko D. N., Tanasevitch A. V., Rybalov L. B., Tiunov A. V.* Incorporation of the ^{15}N -labeled simulated arthropod rain in the soil food web // *Oecologia*. 2024. V. 205. № 3–4. P. 587–596.
- Sam K., Rimmel T., Molleman F.* Material affects attack rates on dummy caterpillars in tropical forest where arthropod predators dominate: an experiment using clay and dough dummies with green colourants on various plant species // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2015. V. 157. № 3. P. 317–324.
- Sampedro L., Domínguez J.* Stable isotope natural abundances ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the earthworm *Eisenia fetida* and other soil fauna living in two different vermicomposting environments // *Applied Soil Ecology*. 2008. V. 38. № 2. P. 91–99.
- Samuels J. X.* Cranial morphology and dietary habits of rodents // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2009. V. 156. № 4. P. 864–888.
- Sanders D., Vogel E., Knop E.* Individual and species-specific traits explain niche size and functional role in spiders as generalist predators // *Journal of Animal Ecology*. 2015. V. 84. № 1. P. 134–142.
- Sardiñas H. S., Kremen C.* Evaluating nesting microhabitat for ground-nesting bees using emergence traps // *Basic and Applied Ecology*. 2014. V. 15. № 2. P. 161–168.
- Schaefer M.* The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget // *Oecologia*. 1990. V. 82. № 1. P. 128–136.
- Schemske D. W., Mittelbach G. G., Cornell H. V., Sobel J. M., Roy K.* Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. V. 40. P. 245–269.
- Scheu S.* Plants and generalist predators as links between the below-ground and above-ground system // *Basic and Applied Ecology*. 2001. V. 2. № 1. P. 3–13.
- Schmidt O., Ostle N. J.* Tracing nitrogen derived from slurry in earthworms using $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ stable isotope ratios at natural abundances // *Applied Soil Ecology*. 1999. V. 12. № 1. P. 7–13.
- Schmidt O., Scrimgeour C. M., Handley L. L.* Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field // *Soil Biology and Biochemistry*. 1997. V. 29. № 9–10. P. 1301–1308.
- Scott T., Bradley R. L., Bourgault P.* Non-native earthworms increase the abundance and diet quality of a common woodland salamander in its northern range // *Biological Invasions*. 2023. V. 26. № 1. P. 187–200.
- Seeber J., Rief A., Heller K., Meyer E.* Emergence rates of dipterans in high alpine soils with special emphasis on the Sciaridae (Insecta: Nematocera) // *Mitteilungen der Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*. 2012. V. 18. P. 367–370.
- Shimazaki A., Miyashita T.* Abundance and taxonomic composition of insects emerging from soil to above-ground ecosystems in forests // *Edaphologia*. 2000. V. 65. P. 5–12.
- Shin H. M., Kim J., Jin S. D., Won H. Y., Park S.* Diet composition of the Korean wild boar *Sus scrofa coreanus* (Suidae) at Mt. Jeombongsan, Korea // *Journal of Ecology and Environment*. 2020. V. 44. № 1. P. 1–12.
- Shrubb M.* Farming influences on the food and hunting of kestrels // *Bird Study*. 1980. V. 27. № 2. P. 109–115.

- Shvarts E. A., Chernyshev N. V., Popov I. Y.* Do shrews have an impact on soil invertebrates in Eurasian forests? // *Ecoscience*. 1997. V. 4. № 2. P. 158–162.
- Sidorovich V. F., Rotenko I. I., Krasko D. A.* Badger *Meles meles* spatial structure and diet in an area of low earthworm biomass and high predation risk // *Annales Zoologici Fennici*. 2011. V. 48. № 1. P. 1–16.
- Silva I. S., Lucena E. F., Moura F. M. S., Vasconcellos A.* Termite flights seasonally promote nutrient pulses in the Caatinga dry forest in northeastern Brazil // *Applied Soil Ecology*. 2021. V. 166. P. 104066.
- Simon C., Cooley J. R., Karban R., Sota T.* Advances in the evolution and ecology of 13- and 17-year periodical cicadas // *Annual Review of Entomology*. 2022. V. 67. № Volume 67, 2022. P. 457–482.
- Sitvarin M. I., Rypstra A. L., Harwood J. D.* Linking the green and brown worlds through nonconsumptive predator effects // *Oikos*. 2016. V. 125. № 8. P. 1057–1068.
- Skidmore P.* The biology of the Muscidae of the world // *Series Entomologica*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, 1985.
- 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.
- Steffan S. A., Chikaraishi Y., Dharampal P. S., Pauli J. N., Guédot C., Ohkouchi N.* Unpacking brown food-webs: Animal trophic identity reflects rampant microbivory // *Ecology and Evolution*. 2017. V. 7. № 10. P. 3532–3541.
- Steinwandter M., Rief A., Scheu S., Traugott M., Seeber J.* Structural and functional characteristics of high alpine soil macro-invertebrate communities // *European Journal of Soil Biology*. 2018. V. 86. P. 72–80.
- Stevens N. B., Rodman S. M., O’Keeffe T. C., Jasper D. A.* The use of the biodiverse parasitoid Hymenoptera (Insecta) to assess arthropod diversity associated with topsoil stockpiled for future rehabilitation purposes on Barrow Island, Western Australia // *Records of the Western Australian Museum, Supplement*. 2013. V. 83. № 1. P. 355.
- Sugiura S.* Prey preference and gregarious attacks by the invasive flatworm *Platydemus manokwari* // *Biological Invasions*. 2009. V. 12. № 6. P. 1499–1507.
- Sunderland K. D.* Quantitative methods for detecting invertebrate predation occurring in the field // *Annals of Applied Biology*. 1988. V. 112. № 1. P. 201–224.
- Sun Z., Liu X., Sun L., Song C.* Earthworm as a potential protein resource // *Ecology of Food Nutrition*. 1997. V. 36. № 2–4. P. 221–236.
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M.* Decomposition in terrestrial ecosystems. Berkeley: University of California Press, 1979.
- Symondson W. O. C., Glen D. M., Erickson M. L., Liddell J. E., Langdon C. J.* Do earthworms help to sustain the slug predator *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) within crops? Investigations using monoclonal antibodies // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9. № 9. P. 1279–1292.
- Taber S. W.* Fire ants. College Station: Texas A & M University Press, 2000.

- Tayasu I., Abe T., Eggleton P., Bignell D. E.* Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: An indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding // *Ecological Entomology*. 1997. V. 22. № 3. P. 343–351.
- Taylor D. B., Friesen K., Zhu J.* Precipitation and Temperature Effects on Stable Fly (Diptera: Muscidae) Population Dynamics // *Environmental Entomology*. 2017. V. 46. № 3. P. 434–439.
- Thieltges D. W., Goedknecht M. A., O'Dwyer K., Senior A. M., Kamiya T.* Parasites and stable isotopes: a comparative analysis of isotopic discrimination in parasitic trophic interactions // *Oikos*. 2019. V. 128. № 9. P. 1329–1339.
- Thomson A.* The ecology of *Pollenia rudis* (Diptera: Calliphoridae) and its host earthworms (Lumbricidae), with special reference to the host-parasite relationship between *P. rudis* and *Eisenia rosea* // 1972.
- Thorne B. L.* Alate production and sex ratio in colonies of the neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera; Termitidae) // *Oecologia*. 1983. V. 58. № 1. P. 103–109.
- Tibbets T. M., Wheeless L. A., Rio C. M. Del.* Isotopic enrichment without change in diet: an ontogenetic shift in $\delta^{15}\text{N}$ during insect metamorphosis // *Functional Ecology*. 2008. V. 22. № 1. P. 109–113.
- Toju H., Baba Y. G.* DNA metabarcoding of spiders, insects, and springtails for exploring potential linkage between above- and below-ground food webs // *Zoological Letters* 2018 4:1. 2018. V. 4. № 1. P. 1–12.
- Tomita K., Hiura T.* Brown bear digging for cicada nymphs: a novel interaction in a forest ecosystem // *Ecology*. 2020. V. 101. № 3. P. e02899.
- Tomita K. M., Manlick P. J., Makoto K., Fujii S., Hyodo F., Miyashita T., Tsunoda T.* The underappreciated roles of aboveground vertebrates on belowground communities // *Trends in Ecology and Evolution*. 2025. V. 40. № 4. P. 364–374.
- Tormala T.* Evaluation of five methods of sampling field layer arthropods, particularly the leafhopper community, in grassland // *Annales Entomologici Fennici*. 1982. V. 48. № 1. P. 1–16.
- Torres J. A., Thomas R., Leal M., Gush T.* Ant and termite predation by the tropical blindsnake *Typhlops platycephalus* // *Insectes Sociaux*. 2000. V. 47. № 1. P. 01–06.
- Traugott M.* The prey spectrum of larval and adult *Cantharis* species in arable land: An electrophoretic approach // *Pedobiologia*. 2003. V. 47. № 2. P. 161–169.
- Tsunoda T., Hyodo F., Sugiura D., Kaneko N., Suzuki S. N.* How can we quantitatively study insects whose larvae live beneath the forest floor? A case study at an experimental long-term log-removal site in Japan // *Entomological Science*. 2019. V. 22. № 3. P. 275–282.
- Tsurikov S. M., Goncharov A. A., Tiunov A. V.* Intra-body variation and ontogenetic changes in the isotopic composition ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of beetles (Coleoptera) // *Entomological Review*. 2015. V. 95. № 3. P. 326–333.
- Tuma J., Eggleton P., Fayle T. M.* Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage // *Biological Reviews*. 2020. V. 95. № 3. P. 555–572.
- Turnock W. J.* A Trap for insects emerging from the soil // *The Canadian Entomologist*. 1957. V. 89. № 10. P. 455–456.

Vinogradov D. D., Smagin A. S., Belova O. A., Tsurikov S. M., Karganova G. G., Tiunov A. V. Identification of soil-dwelling predators of tick nymphs (Acari: Ixodidae) by stable isotope labeling // *Journal of Medical Entomology*. 2024. V. 61. № 2. P. 512–516.

Virgin E. E., King R. B. What does the snake eat? Breadth, overlap, and non-native prey in the diet of three sympatric Natricine snakes // *Herpetological Conservation and Biology*. 2019. V. 14. № 1. P. 132.

Virgós E., Mangas J. G., Blanco-Aguiar J. A., Garrote G., Almagro N., Viso R. P. Food habits of European badgers (*Meles meles*) along an altitudinal gradient of Mediterranean environments: a field test of the earthworm specialization hypothesis // *Canadian Journal of Zoology*. 2011. V. 82. № 1. P. 41–51.

Vitousek P. M., Ehrlich P. R., Ehrlich A. H., Matson P. A. Human appropriation of the products of photosynthesis // *BioScience*. 1986. V. 36. № 6. P. 368–373.

Von Berg K., Thies C., Tscharrntke T., Scheu S. Changes in herbivore control in arable fields by detrital subsidies depend on predator species and vary in space // *Oecologia* 2010 163:4. 2010. V. 163. № 4. P. 1033–1042.

Von Tschirnhaus M. The taxonomy of species globally described in or formerly included in the genus *Elachiptera* and new combinations with *Lasiochaeta* and *Gampsocera* (Diptera: Chloropidae) // *Zoosystematica Rossica*. 2017. V. 26. № 2. P. 337–368.

Wallwork J. A. Ecology of soil animals. London: McGraw-Hill, 1970.

Walton B. M. Salamanders in forest-floor food webs: Environmental heterogeneity affects the strength of top-down effects // *Pedobiologia*. 2005. V. 49. № 5. P. 381–393.

Walton B. M., Tsatiris D., Rivera-Sostre M. Salamanders in forest-floor food webs: Invertebrate species composition influences top-down effects // *Pedobiologia*. 2006. V. 50. № 4. P. 313–321.

Wardle D. A., Bardgett R. D., Klironomos J. N., Setälä H., Putten W. H. Van Der, Wall D. H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota // *Science*. 2004. V. 304. № 5677. P. 1629–1633.

Whiles M. R., Callahan M. A. J., Meyer C. K., Brock B. L., Charlton R. E. Emergence of periodical cicadas (*Magicicada cassini*) from a Kansas riparian forest: densities, biomass and nitrogen flux // *The American Midland Naturalist*. 2001. V. 145. № 1. P. 176–187.

Wikars L. O., Sahlin E., Ranius T. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce // *The Canadian Entomologist*. 2005. V. 137. № 3. P. 304–324.

Williams K. S., Simon C. The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas // *Annual Review of Entomology*. 1995. V. 40. № 1. P. 269–295.

Wilson E. O., Hölldobler B. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005. V. 102. № 21. P. 7411–7414.

Wise D. H., Moldenhauer D. M., Halaj J. Using stable isotopes to reveal shifts in prey consumption by generalist predators // *Ecological Applications*. 2006. V. 16. № 3. P. 865–876.

Wolkovich E. M., Allesina S., Cottingham K. L., Moore J. C., Sandin S. A., Mazancourt C. De. Linking the green and brown worlds: The prevalence and effect of multichannel feeding in food webs // *Ecology*. 2014. V. 95. № 12. P. 3376–3386.

- WorldClim [Электронный ресурс] // 12 декабря 2025 (дата обращения). <https://worldclim.org>.
- Wroot A. J. A quantitative method for estimating the amount of earthworm (*Lumbricus terrestris*) in animal diets // *Oikos*. 1985. V. 44. № 2. P. 239.
- Wyman R. L. Experimental assessment of salamanders as predators of detrital food webs: Effects on invertebrates, decomposition and the carbon cycle // *Biodiversity and Conservation*. 1998. V. 7. № 5. P. 641–650.
- Xu M., Shang H. Contribution of soil respiration to the global carbon equation // *Journal of Plant Physiology*. 2016. V. 203. P. 16–28.
- Yalden D. W., Warburton A. B. The diet of the Kestrel in the Lake District // *Bird Study*. 1979. V. 26. № 3. P. 163–170.
- Yang L. H. Periodical cicadas as resource pulses in North American forests // *Science*. 2004. V. 306. № 5701. P. 1565–1567.
- Yi H., Ferlian O., Gauzens B., Rebollo R., Scheu S., Amyntas A., Ciobanu M., Potapov A., Salamon J. A., Eisenhauer N. Belowground energy fluxes determine tree diversity effects on above- and below-ground food webs // *Current Biology*. 2025. V. 35. № 8. P. 1870–1882.
- Zaitzev A. I. Fungus gnats of the fauna of Russia and adjacent regions. Part 1. Moscow: Nauka, 1994.
- Zenkova I. V., Rapoport I. B. Species richness and high altitude distribution of earthworms in the Khibiny Massive (Murmansk Region) // *Advances in Earthworm Taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta)*. Proceedings of the 6th International Oligochaete Taxonomy Meeting (6th IOTM), Palmeira de Faro, Portugal, 22-25 April, 2013 / T. Pavlicek et al. (ed.). Heidelberg: Kasperek Verlag, 2013. P. 141–151.
- Zhao C., Griffin J. N., Wu X., Sun S. Predatory beetles facilitate plant growth by driving earthworms to lower soil layers // *Journal of Animal Ecology*. 2013. V. 82. № 4. P. 749–758.
- Zuev A., Heidemann K., Leonov V., Schaefer I., Scheu S., Tanasevitch A., Tiunov A., Tsurikov S., Potapov A. Different groups of ground-dwelling spiders share similar trophic niches in temperate forests // *Ecological Entomology*. 2020. V. 45. № 6. P. 1346–1356.
- Zuev A. G., Alexandrova A. V., Litvinskiy V. A., Pravdolyubova E. S., Tiunov A. V. Saprotrophic-mycorrhizal divide in stable isotope composition throughout the whole fungus: from mycelium to hymenophore // *Mycorrhiza*. 2025. V. 35. № 2. P. 1–10.
- Zvereva E. L., Castagneyrol B., Cornelissen T., Forsman A., Hernández-Agüero J. A., Klemola T., Paolucci L., Polo V., Salinas N., Theron K. J., Xu G., Zverev V., Kozlov M. V. Opposite latitudinal patterns for bird and arthropod predation revealed in experiments with differently colored artificial prey // *Ecology and Evolution*. 2019. V. 9. № 24. P. 14273–14285.

Приложения

**Приложение 1. Численность и биомасса членистоногих,
пойманных с помощью эмерджентных ловушек**

Таблица П1.1. Биомасса взрослых двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек (О1-О5, К1-К5) на двух площадках в Хибинах (Мурманская область) в 2023 году.

| Подотряд | Семейство | Биомасса двукрылых, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | |
|----------------|-----------------|--|-----|------|------|------|----------------|-----|-----|------|-----|
| | | Олуговелая | | | | | Кустарничковая | | | | |
| | | О1 | О2 | О3 | О4 | О5 | К1 | К2 | К3 | К4 | К5 |
| Nematocera | Cecidomyiidae | 6 | 99 | 17 | 45 | 33 | 11 | 4 | 1 | 6 | |
| Nematocera | Ceratopogonidae | 8 | | 3 | 9 | 5 | | | 40 | | |
| Nematocera | Chironomidae | 12 | 15 | 19 | | 5 | | 2 | | 8 | 2 |
| Nematocera | Psychodidae | | | | | | 6 | | | | |
| Nematocera | Sciaridae | 26 | 196 | 79 | 95 | 121 | 150 | 56 | 110 | 64 | 37 |
| Brachycera | Calliphoridae | | | 6957 | 995 | | | | | 3320 | |
| Brachycera | Chloropidae | | 11 | 26 | | | 12 | | | | |
| Brachycera | Empididae | | | | | | | 152 | | | |
| Brachycera | Hybotidae | | | 26 | | | 54 | | | | 63 |
| Brachycera | Muscidae | 37 | 252 | 127 | 108 | 601 | 58 | 175 | 155 | 334 | 58 |
| Brachycera | Phoridae | 32 | 110 | 84 | 133 | 279 | 139 | 177 | 149 | 102 | 83 |
| Brachycera | Sphaeroceridae | | | 6 | 156 | 38 | 6 | | | | |
| Diptera, всего | | 121 | 683 | 7344 | 1541 | 1082 | 436 | 567 | 455 | 3834 | 243 |

Таблица П1.3. Численность членистоногих, пойманных с помощью эмерджентных ловушек (Ч1-Ч3, М1-М3, А1-А4) на трёх площадках на Белом море (Карелия) в 2022 году. Для насекомых с полным превращением учтены стадии развития: Im – имаго, L – личинки.

| Отряд | Подотряд | Семейство | Вид | Численность членистоногих, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | |
|-------------|------------|-----------------|--------------------------------|--|-----|-----|---------|-----|-----|---------------|-----|-----|-----|--|
| | | | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | | |
| | | | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 | |
| Diptera, Im | Nematocera | Bibionidae | Bibionidae gen. sp. | | | | | | | | 2,6 | | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | 6,0 | 1,3 | 3,3 | 2,4 | 3,4 | 8,5 | 0,6 | 0,8 | 0,6 | 1,5 | |
| Diptera, Im | Nematocera | Cecidomyiidae | <i>Peromyia</i> sp. | | 0,1 | | | | | | | | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Ceratopogonidae | Ceratopogonidae gen. sp. | | | 0,1 | | | | 0,4 | | | 0,6 | |
| Diptera, Im | Nematocera | Chironomidae | Chironomidae gen. sp. | 0,2 | 0,3 | 0,5 | | | 0,3 | 0,1 | 0,4 | 0,3 | 1,2 | |
| Diptera, Im | Nematocera | Culicidae | Culicidae gen. sp. | | | | | | | | | 0,1 | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Mycetophilidae | <i>Mycetophila</i> sp. | 1,3 | | | | | | | 0,3 | | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Mycetophilidae | Mycetophilidae gen. sp. | | 1,3 | 1,2 | 0,1 | 0,9 | 0,6 | 0,1 | | 0,2 | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Mycetophilidae | <i>Sciophila varia</i> | 0,1 | | | | | | | | | | |
| Diptera, Im | Nematocera | Psychodidae | Psychodidae gen. sp. | | | | | | | | 0,1 | | 0,1 | |
| Diptera, Im | Nematocera | Sciaridae | Sciaridae gen. sp. | 2,9 | 1,8 | 1,9 | 0,7 | 0,4 | 0,6 | 2,1 | 7,3 | 6,1 | 1,4 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Agromyzidae | Agromyzidae gen. sp. | | | | | | | | | | 0,1 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Anthomyiidae | Anthomyiidae gen. spp. | | | | | | | 0,6 | 0,1 | 0,1 | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Anthomyiidae | <i>Pegomyia</i> sp. | | | | | | | 0,5 | | 0,1 | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Chloropidae | Chloropidae gen. sp. | | | | | | | 0,1 | | | 1,7 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Chloropidae | <i>Elachiptera brevipennis</i> | | | | | | | | | | 0,2 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Empididae | Empididae gen. sp. | | 0,4 | | | | | | | | | |

| Отряд | Подотряд | Семейство | Вид | Численность членистоногих, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | |
|-------------|------------|----------------|------------------------------|--|-----|-----|---------|-----|-----|---------------|-----|------|------|-----|
| | | | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | | |
| | | | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Fanniidae | <i>Fannia</i> sp. | | | | | | | | 0,1 | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Heleomyzidae | Heleomyzidae gen. sp. | 0,1 | | | | | | | | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Hippoboscidae | Hippoboscidae gen. sp. | | | | | | | | | | | 0,1 |
| Diptera, Im | Brachycera | Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | 0,3 | | | | 0,3 | | | 0,1 | 0,1 | 0,1 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Hybotidae | Hybotidae gen. spp. | 0,3 | 0,1 | 0,1 | | | | | 0,2 | | 0,6 | 0,1 |
| Diptera, Im | Brachycera | Lauxaniidae | Lauxaniidae gen. spp. | | | | | | | | 0,3 | | 0,1 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | <i>Coenosia</i> sp. | | | | | 0,2 | | | | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | <i>Helina</i> sp. | | | | | | | | | | 0,1 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | Muscidae gen. sp. | | | | 0,1 | | | | | 0,2 | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | <i>Phaonia subventa</i> | | | | | | | | | | 0,1 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | <i>Tricops nigrifrons</i> | | | | | | | | 0,1 | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Muscidae | <i>Tricops semicinereus</i> | | | | | | | | 0,1 | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Phoridae | Phoridae gen. spp. | 6,7 | 6,9 | 3,7 | 3,1 | 1,0 | 2,2 | 16,8 | 9,1 | 27,4 | 14,3 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Psilidae | Psilidae gen. sp. | | | | | | | 11,4 | | 0,1 | 2,3 | |
| Diptera, Im | Brachycera | Rhagionidae | <i>Rhagio scolopaceus</i> | | 0,1 | | | | | | | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Scathophagidae | <i>Scathophaga litorea</i> | | | | | | | 0,6 | | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | 0,4 | | | 0,1 | | 0,1 | | | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Sphaeroceridae | <i>Leptocera</i> sp. | 0,1 | | | | | 0,1 | | 0,2 | | | |
| Diptera, Im | Brachycera | Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. sp. | | 0,5 | | | | | 1,8 | | 0,1 | 0,3 | |

| Отряд | Подотряд | Семейство | Вид | Численность членистоногих, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | |
|--------------------|----------|-----------------------------|-----|--|------|------|---------|-----|------|---------------|------|------|------|
| | | | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | |
| | | | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 |
| Diptera, Im, всего | | | | 18,4 | 12,8 | 10,8 | 6,5 | 6,2 | 12,4 | 38,6 | 18,6 | 36,1 | 23,9 |
| Coleoptera, Im | | | | 0,1 | | | 0,3 | | 0,1 | 0,3 | 0,1 | 0,3 | 1,5 |
| Hymenoptera, Im | | Кроме Formicidae и Vespidae | | 3,9 | 2,6 | 3,0 | 1,6 | 1,2 | 0,7 | 10,4 | 1,8 | 2,9 | 9,5 |
| Hymenoptera, Im | | Formicidae | | | | | | 0,1 | | | | 0,2 | 0,1 |
| Lepidoptera, Im | | | | | | 0,2 | | | | 0,3 | | | 0,1 |
| Lepidoptera, L | | | | 0,1 | | | | | | | 0,2 | | 0,1 |
| Thysanoptera | | | | 0,9 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 0,1 | 0,1 | 0,5 | 0,6 | 0,4 | 1,1 |
| Collembola | | | | | | + | | | | | + | | + |
| Aranei | | | | | | | | 0,1 | | | | 0,1 | |
| "Acari" | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Таблица П1.4. Биомасса отдельных морфовидов двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек (Ч1-Ч3, М1-М3, А1-А4) на трёх площадках на Белом море (Карелия) в 2022 году.

| Подотряд | Семейство | Вид | Биомасса двукрылых, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | |
|------------|-----------------|--------------------------------|--|-----|-----|---------|-----|-----|---------------|------|-----|-----|--|
| | | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | | |
| | | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 | |
| Nematocera | Bibionidae | Bibionidae gen. sp. | | | | | | | | 3239 | | | |
| Nematocera | Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | 130 | 16 | 91 | 44 | 50 | 142 | 26 | 40 | 31 | 43 | |
| Nematocera | Cecidomyiidae | <i>Peromyia</i> sp. | | 1 | | | | | | | | | |
| Nematocera | Ceratopogonidae | Ceratopogonidae gen. sp. | | | 4 | | | | 14 | | | 21 | |
| Nematocera | Chironomidae | Chironomidae gen. sp. | 2 | 26 | 26 | | | 13 | 41 | 7 | 95 | 282 | |
| Nematocera | Culicidae | Culicidae gen. sp. | | | | | | | | | 46 | | |
| Nematocera | Mycetophilidae | <i>Mycetophila</i> sp. | 296 | | | | | | | 95 | | | |
| Nematocera | Mycetophilidae | Mycetophilidae gen. sp. | | 310 | 261 | 33 | 240 | 110 | 21 | | 45 | | |
| Nematocera | Mycetophilidae | <i>Sciophila varia</i> | 92 | | | | | | | | | | |
| Nematocera | Psychodidae | Psychodidae gen. sp. | | | | | | | | 4 | | 17 | |
| Nematocera | Sciaridae | Sciaridae gen. sp. | 97 | 59 | 138 | 36 | 25 | 28 | 115 | 296 | 401 | 122 | |
| Brachycera | Agromyzidae | Agromyzidae gen. sp. | | | | | | | | | | 13 | |
| Brachycera | Anthomyiidae | Anthomyiidae gen. spp. | | | | | | | 349 | 28 | 65 | | |
| Brachycera | Anthomyiidae | <i>Pegomyia</i> sp. | | | | | | | 299 | | 120 | | |
| Brachycera | Chloropidae | Chloropidae gen. sp. | | | | | | | 20 | | | 148 | |
| Brachycera | Chloropidae | <i>Elachiptera brevipennis</i> | | | | | | | | | | 16 | |
| Brachycera | Empididae | Empididae gen. sp. | | 71 | | | | | | | | | |
| Brachycera | Fanniidae | <i>Fannia</i> sp. | | | | | | | 84 | | | | |
| Brachycera | Heleomyzidae | Heleomyzidae gen. sp. | 89 | | | | | | | | | | |
| Brachycera | Hippoboscidae | Hippoboscidae gen. sp. | | | | | | | | | | 79 | |

| Подотряд | Семейство | Вид | Биомасса двукрылых, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | |
|----------------|----------------|------------------------------|--|------|-----|---------|-----|-----|---------------|------|------|------|
| | | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | |
| | | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 |
| Brachycera | Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | 55 | | | | 56 | | 24 | 15 | 27 | |
| Brachycera | Hybotidae | Hybotidae gen. spp. | 256 | 9 | 12 | | | | 16 | | 324 | 75 |
| Brachycera | Lauxaniidae | Lauxaniidae gen. spp. | | | | | | | 96 | | 12 | |
| Brachycera | Muscidae | <i>Coenosia</i> sp. | | | | | 190 | | | | | |
| Brachycera | Muscidae | <i>Helina</i> sp. | | | | | | | | | 394 | |
| Brachycera | Muscidae | Muscidae gen. sp. | | | | 207 | | | | 592 | | |
| Brachycera | Muscidae | <i>Phaonia subventa</i> | | | | | | | | | 201 | |
| Brachycera | Muscidae | <i>Tricops nigritens</i> | | | | | | | 88 | | | |
| Brachycera | Muscidae | <i>Tricops semicinereus</i> | | | | | | | 107 | | | |
| Brachycera | Phoridae | Phoridae gen. spp. | 549 | 543 | 275 | 237 | 65 | 160 | 1310 | 774 | 2211 | 1136 |
| Brachycera | Psilidae | Psilidae gen. sp. | | | | | | | 3070 | | 44 | 480 |
| Brachycera | Rhagionidae | <i>Rhagio scolopaceus</i> | | 614 | | | | | | | | |
| Brachycera | Scathophagidae | <i>Scathophaga litorea</i> | | | | | | | 116 | | | |
| Brachycera | Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | 255 | | | 37 | | 41 | | | | |
| Brachycera | Sphaeroceridae | <i>Leptocera</i> sp. | 12 | | | | | 12 | | 39 | | |
| Brachycera | Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. sp. | | 130 | | | | | 251 | | 21 | 29 |
| Diptera, всего | | | 1833 | 1777 | 808 | 594 | 627 | 506 | 9284 | 1890 | 4037 | 2459 |

Таблица П1.5. Численность и биомасса (M – среднее, SD – стандартное отклонение) семейств двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках на Белом море (Карелия) в 2022 году, данные усреднены по площадкам.

| Семейство | Численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | Биомасса, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | |
|-----------------|--|------|-------------------|------|-------------------------|------|--|-----|-------------------|-----|-------------------------|------|
| | Черничная, n = 3 | | Моховая, n = 3 | | Антропогенная, n = 4 | | Черничная, n = 3 | | Моховая, n = 3 | | Антропогенная, n = 4 | |
| | M | SD | M | SD | M | SD | M | SD | M | SD | M | SD |
| Agromyzidae | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | 3 | 7 |
| Anthomyiidae | | | | | 0,35 | 0,51 | | | | | 215 | 300 |
| Bibionidae | | | | | 0,65 | 1,30 | | | | | 810 | 1620 |
| Cecidomyiidae | 3,57 | 2,31 | 4,77 | 3,27 | 0,88 | 0,36 | 79 | 58 | 79 | 55 | 35 | 8 |
| Ceratopogonidae | 0,03 | 0,06 | | | 0,25 | 0,30 | 1 | 2 | | | 9 | 10 |
| Chironomidae | 0,33 | 0,15 | 0,10 | 0,17 | 0,50 | 0,48 | 18 | 14 | 4 | 8 | 106 | 123 |
| Chloropidae | | | | | 0,50 | 0,93 | | | | | 46 | 79 |
| Culicidae | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | 11 | 23 |
| Empididae | 0,13 | 0,23 | | | | | 24 | 41 | | | | |
| Fanniidae | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | 21 | 42 |
| Heleomyzidae | 0,03 | 0,06 | | | | | 30 | 51 | | | | |
| Hippoboscidae | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | 20 | 39 |
| Hybotidae | 0,27 | 0,29 | 0,10 | 0,17 | 0,30 | 0,28 | 110 | 173 | 19 | 32 | 120 | 156 |
| Lauxaniidae | | | | | 0,10 | 0,14 | | | | | 27 | 46 |
| Muscidae | | | 0,10 | 0,10 | 0,15 | 0,10 | | | 132 | 115 | 345 | 297 |
| Mycetophilidae | 1,30 | 0,10 | 0,53 | 0,40 | 0,15 | 0,13 | 320 | 64 | 128 | 105 | 40 | 41 |
| Phoridae | 5,77 | 1,79 | 2,10 | 1,05 | 16,90 | 7,70 | 456 | 156 | 154 | 86 | 1358 | 611 |
| Psilidae | | | | | 3,45 | 5,41 | | | | | 898 | 1464 |

| Семейство | Численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | Биомасса, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | |
|----------------|--|------|-------------------|------|-------------------------|------|--|-----|-------------------|----|-------------------------|------|
| | Черничная, n = 3 | | Моховая, n = 3 | | Антропогенная, n = 4 | | Черничная, n = 3 | | Моховая, n = 3 | | Антропогенная, n = 4 | |
| | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Psychodidae | | | | | 0,05 | 0,06 | | | | | 5 | 8 |
| Rhagionidae | 0,03 | 0,06 | | | | | 205 | 354 | | | | |
| Scathophagidae | | | | | 0,15 | 0,30 | | | | | 29 | 58 |
| Sciaridae | 2,20 | 0,61 | 0,57 | 0,15 | 4,23 | 2,91 | 98 | 40 | 30 | 6 | 233 | 140 |
| Sphaeroceridae | 0,33 | 0,29 | 0,10 | 0,10 | 0,60 | 0,80 | 132 | 133 | 30 | 27 | 85 | 111 |
| Diptera, всего | 13,33 | 3,88 | 8,17 | 3,23 | 28,20 | 9,47 | 1473 | 576 | 576 | 63 | 4417 | 3369 |

Таблица П1.6. Численность двукрылых, выделенных из почвенных проб с помощью термоэлектродов на Белом море. Приведены данные по десяти отдельным пробам.

| Отряд | Семейство | Численность, экз. м ⁻² | | | | | | | | | |
|----------------|---------------|-----------------------------------|-----|-----|---------|-----|-----|---------------|-----|----|----|
| | | Черничная | | | Моховая | | | Антропогенная | | | |
| | | Ч1 | Ч2 | Ч3 | М1 | М2 | М3 | А1 | А2 | А3 | А4 |
| Diptera | Cecidomyiidae | | 100 | 100 | 200 | 100 | 700 | | 100 | | |
| Diptera | Chironomidae | | 400 | | | | | | | | |
| Diptera, всего | | 0 | 500 | 100 | 200 | 100 | 700 | 0 | 100 | 0 | 0 |

Таблица П1.7. Биомасса различных семейств двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек за три серии сборов в трёх типах леса в Малинках (Москва) в 2022 году. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник.

| Семейство | Средняя биомасса, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | Биомасса, сумма за три сбора, мкг с. в. | Биомасса, сумма за три сбора, % |
|-----------------|--|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|---|---------------------------------|
| | Апрель-май | | | Июль | | | Сентябрь | | | | |
| | С, n = 4 | Е, n = 3 | Ч, n = 3 | С, n = 3 | Е, n = 4 | Ч, n = 3 | С, n = 3 | Е, n = 3 | Ч, n = 4 | | |
| Agromyzidae | | | | | | | | | 8,0 | 320 | 0,1 |
| Anisopodidae | | | 102,9 | | | | 455,9 | 123,1 | 8,6 | 20798 | 7,3 |
| Anthomyiidae | | | 127,1 | | | | | | | 3812 | 1,3 |
| Calliphoridae | | | | | | | | | 69,7 | 2787 | 1,0 |
| Cecidomyiidae | 1,8 | | | 50,8 | 108,2 | 41,4 | 3,2 | | 0,4 | 7278 | 2,5 |
| Ceratopogonidae | | | | 4,2 | 4,2 | 58,6 | | | 0,5 | 2070 | 0,7 |
| Chironomidae | 119,5 | 7,3 | 98,3 | | | 14,0 | | | 1,9 | 8447 | 3,0 |
| Chloropidae | | | 15,3 | | 3,2 | | | | | 589 | 0,2 |
| Dolichopodidae | | | | 81,3 | 67,7 | 169,9 | | | | 10245 | 3,6 |
| Drosophilidae | | | 5,7 | | | | | | | 172 | 0,1 |
| Empididae | | | | | 2,5 | | | 3,3 | | 198 | 0,1 |
| Fanniidae | | | | | 79,0 | 650,6 | | | 30,5 | 23897 | 8,4 |
| Hybotidae | | | | | 78,4 | 3,4 | | | | 3239 | 1,1 |
| Limoniidae | | | | 651,3 | 12,3 | 147,8 | | | 15,2 | 25070 | 8,8 |
| Lonchopteridae | | | | | | 3,4 | | | | 102 | 0,0 |
| Muscidae | | | | 210,0 | 116,7 | 383,8 | | | 109,3 | 26849 | 9,4 |

| Семейство | Средняя биомасса, мкг с. в. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | Биомасса, сумма за три сбора, мкг с. в. | Биомасса, сумма за три сбора, % |
|----------------|--|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|--|---------------------------------------|
| | Апрель-май | | | Июль | | | Сентябрь | | | | |
| | С, n = 4 | Е, n = 3 | Ч, n = 3 | С, n = 3 | Е, n = 4 | Ч, n = 3 | С, n = 3 | Е, n = 3 | Ч, n = 4 | | |
| Mycetophilidae | | | | 38,2 | 461,6 | | | 12,5 | 2,3 | 20079 | 7,0 |
| Phoridae | 39,0 | 97,5 | 39,9 | 313,4 | 295,7 | 532,8 | 61,8 | 151,3 | 144,3 | 55061 | 19,3 |
| Psychodidae | | | | 3,0 | 24,5 | 64,8 | | | 0,7 | 3042 | 1,1 |
| Rhagionidae | | | | | 27,5 | | | | | 1100 | 0,4 |
| Scatopsidae | | | | 1,7 | | 8,3 | | | | 300 | 0,1 |
| Sciaridae | | 3,7 | 10,5 | 149,9 | 80,5 | 41,2 | 21,2 | 29,0 | 17,4 | 11578 | 4,1 |
| Sciomyzidae | | | | | | 27,2 | | | | 816 | 0,3 |
| Sepsidae | | | | | | 11,7 | | | | 350 | 0,1 |
| Sphaeroceridae | | 2,5 | | 132,3 | 62,7 | 1590,2 | | | 50,1 | 56258 | 19,7 |
| Syrphidae | | | | | | 32,6 | | | | 977 | 0,3 |
| Diptera, всего | 160,3 | 111,0 | 399,8 | 1636,0 | 1424,6 | 3781,6 | 542,0 | 319,3 | 458,7 | 285434 | 100,0 |

Таблица П1.8. Численность семейств двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек за три серии сборов в трёх типах леса в Малинках (Москва) в 2022 году. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник. М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Семейство | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|--|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|
| | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Anisopodidae | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | | 0,53 | 0,40 | 0,17 | 0,21 | 0,03 | 0,05 |
| Cecidomyiidae | 0,25 | 0,24 | | | | | 1,17 | 0,49 | 2,93 | 1,48 | 1,73 | 0,47 | 0,17 | 0,12 | | | 0,03 | 0,05 |
| Ceratopogonidae | | | | | | | 0,17 | 0,15 | 0,30 | 0,42 | 2,43 | 0,40 | | | | | 0,03 | 0,05 |
| Chironomidae | 3,10 | 1,80 | 0,20 | 0,26 | 1,77 | 0,99 | | | | | 0,4 | 0,36 | | | | | 0,17 | 0,19 |
| Limoniidae | | | | | | | 2,10 | 2,39 | 0,03 | 0,05 | 0,30 | 0,10 | | | | | 0,07 | 0,10 |
| Mycetophilidae | | | | | | | 0,30 | 0,26 | 0,65 | 1,17 | | | | | 0,03 | 0,06 | 0,03 | 0,05 |
| Psychodidae | | | | | | | 0,10 | 0,10 | 0,03 | 0,05 | 1,03 | 0,50 | | | | | 0,03 | 0,05 |
| Scatopsidae | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | 0,17 | 0,29 | | | | | | |
| Sciaridae | | | 0,03 | 0,06 | 0,13 | 0,12 | 3,23 | 0,15 | 2,00 | 1,12 | 0,80 | 0,36 | 0,30 | 0,10 | 0,53 | 0,32 | 0,43 | 0,46 |
| Nematocera, всего | 3,35 | 2,04 | 0,23 | 0,32 | 1,97 | 1,22 | 7,10 | 3,61 | 5,93 | 4,29 | 6,87 | 2,49 | 1,00 | 0,62 | 0,73 | 0,59 | 0,83 | 1,00 |
| Anthomyiidae | | | | | 0,10 | 0,10 | | | | | | | | | | | | |
| Agromyzidae | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 |
| Calliphoridae | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,10 |
| Chloropidae | | | | | 0,10 | 0,10 | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | |
| Drosophilidae | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | |
| Dolichopodidae | | | | | | | 0,07 | 0,12 | 0,13 | 0,15 | 0,37 | 0,15 | | | | | | |
| Empididae | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | 0,03 | 0,06 | | |
| Fanniidae | | | | | | | | | 0,08 | 0,15 | 0,53 | 0,84 | | | | | 0,03 | 0,05 |
| Hybotidae | | | | | | | | | 0,50 | 0,14 | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| Lonchopteridae | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| Muscidae | | | | | | | 0,20 | 0,20 | 0,05 | 0,10 | 0,17 | 0,29 | | | | | 0,03 | 0,05 |
| Phoridae | 0,53 | 0,25 | 0,70 | 0,70 | 0,43 | 0,06 | 4,60 | 3,51 | 4,45 | 0,68 | 8,50 | 1,80 | 0,70 | 0,26 | 0,97 | 0,12 | 2,07 | 1,20 |

| Семейство | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|--|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|-------|----------|------|----------|------|----------|------|
| | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Rhagionidae | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | |
| Sciomyzidae | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | |
| Sepsidae | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | |
| Sphaeroceridae | | | 0,03 | 0,06 | | | 1,17 | 0,35 | 0,63 | 0,19 | 18,53 | 8,54 | | | | | 0,20 | 0,13 |
| Syrphidae | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| Brachycera, всего | 0,53 | 0,25 | 0,73 | 0,76 | 0,67 | 0,32 | 6,03 | 4,18 | 5,90 | 1,56 | 28,33 | 12,03 | 0,70 | 0,26 | 1,00 | 0,17 | 2,43 | 1,58 |
| Diptera, всего | 3,88 | 2,01 | 0,97 | 1,00 | 2,63 | 0,87 | 13,13 | 4,99 | 11,83 | 1,36 | 35,20 | 8,02 | 1,70 | 0,44 | 1,73 | 0,40 | 3,27 | 1,63 |

Таблица П1.9. Численность видов двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек за три серии сборов в трёх типах леса в Малинках (Москва) в 2022 году. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник. М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Семейство | Вид | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------|---|--|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| “NEMATOCERA” | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | | | | | | | | | | | | | 0,53 | 0,40 | 0,17 | 0,21 | 0,03 | 0,05 |
| | <i>Sylvicola zetterstedti</i> | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | | | | | | | |
| Cecidomyiidae | <i>Asynapta strobi</i> | | | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,06 | | | 0,03 | 0,05 |
| | <i>Camptomyia drymophila</i> | | | | | | | | | 0,05 | 0,10 | | | | | | | | |
| | <i>Parepidosis arcuata</i> | | | | | | | | | 0,1 | 0,2 | | | 0,03 | 0,06 | | | | |
| | <i>Peromyia diadema</i> | | | | | | | | | 0,13 | 0,19 | | | | | | | | |
| | <i>Peromyia bicolor</i> | 0,25 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Peromyia</i> spp. | | | | | | | 0,13 | 0,23 | | | | | | | | | | |
| | <i>Porricondyla</i> sp. | | | | | | | | | 0,13 | 0,25 | | | | | | | | |
| | <i>Trisopsis</i> sp. | | | | | | | | | 0,65 | 1,30 | | | | | | | | |
| | Cecidomyiidae gen. spp. | | | | | | | 1,03 | 0,40 | 1,88 | 0,61 | 1,73 | 0,47 | 0,07 | 0,12 | | | | |
| Ceratopogonidae | <i>Culicoides</i> sp. | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| | <i>Forcipomyia pallida</i> | | | | | | | 0,03 | 0,06 | 0,18 | 0,21 | 2,43 | 0,40 | | | | | | |
| | Ceratopogonidae gen. spp. | | | | | | | 0,13 | 0,15 | 0,13 | 0,25 | | | | | | | | |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | 1,85 | 1,21 | 0,20 | 0,26 | 0,83 | 0,55 | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | 1,20 | 0,82 | | | 0,93 | 0,86 | | | | | 0,17 | 0,29 | | | | | | |
| | <i>Limnophyes minimus</i> | | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,19 | |
| | Chironomidae gen. spp. | 0,05 | 0,10 | | | | | | | | | 0,23 | 0,40 | | | | | | |
| Limoniidae | <i>Cheilotrichia neglecta</i> | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| | <i>Dicranophragma separatum</i> | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,12 | | | | | | |
| | <i>Hoplolabis vicina</i> | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| | <i>Ilisia maculata</i> | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | |
| | <i>Molophilus cinereifrons</i> | | | | | | | 1,97 | 2,17 | | | 0,07 | 0,06 | | | | | | |

| Семейство | Вид | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|-----------------------------------|--|----|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|--|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | | |
| | | C, n = 4 | | E, n = 3 | | Ч, n = 3 | | C, n = 3 | | E, n = 4 | | Ч, n = 3 | | C, n = 3 | | E, n = 3 | | Ч, n = 4 | | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | |
| | Limoniidae gen. spp. | | | | | | | 0,13 | 0,23 | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| Mycetophilidae | <i>Boletina trivittata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| | <i>Cordyla fissa</i> | | | | | | | | | 0,10 | 0,20 | | | | | | | | | |
| | <i>Mycetophila fungorum</i> | | | | | | | 0,30 | 0,26 | 0,55 | 0,97 | | | | | 0,03 | 0,06 | | | |
| Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| | <i>Psychoda</i> spp. | | | | | | | 0,10 | 0,10 | | | 1,03 | 0,50 | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| Scatopsidae | <i>Anapausis inermis</i> | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,29 | | | | | | | |
| | <i>Holoplaga bullata</i> | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | | | | | | | | | | | | | 0,27 | 0,12 | 0,40 | 0,46 | | | |
| | <i>Bradysia</i> spp. | | | | | | | | | 0,43 | 0,85 | | | | | | | 0,43 | 0,46 | |
| | <i>Corynoptera inexpectata</i> | | | | | | | | | 0,43 | 0,85 | | | | | | | | | |
| | <i>Corynoptera trepida</i> | | | 0,03 | 0,06 | 0,13 | 0,12 | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Corynoptera</i> sp. | | | | | | | | | | | 0,80 | 0,36 | | | 0,13 | 0,23 | | | |
| | <i>Epidapus gracilis</i> | | | | | | | | | 0,18 | 0,35 | | | | | | | | | |
| | <i>Scatopsiara atomaria</i> | | | | | | | | | 0,13 | 0,25 | | | | | | | | | |
| | <i>Schwenckfeldina carbonaria</i> | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | |
| | <i>Sciara</i> sp. | | | | | | | | | | 0,05 | 0,10 | | | | | | | | |
| | Sciaridae gen. spp. | | | | | | | 3,23 | 0,15 | 0,80 | 1,60 | | | | | | | | | |
| BRACHYCERA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Anthomyiidae | <i>Pegomya rubivora</i> | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | | | | | | | | |
| | Anthomyiidae gen. sp. | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | |
| Agromyzidae | Agromyzidae gen. sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | |
| Calliphoridae | <i>Pollenia griseotomentosa</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,10 | |
| Chloropidae | <i>Elachiptera diastema</i> | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Elachiptera tuberculifera</i> | | | | | 0,07 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | |
| | Chloropidae gen. sp. | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| Drosophilidae | <i>Scaptomyza flava</i> | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | |

| Семейство | Вид | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|------------------------------------|--|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|------|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | | |
| | | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | 0,30 | 0,17 | | | | | | | |
| | <i>Dolichopus wahlbergi</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | |
| | <i>Dolichopus</i> spp. | | | | | | | 0,03 | 0,06 | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| | <i>Teuchophorus nigricosta</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | |
| | Dolichopodidae gen. spp. | | | | | | | | | 0,10 | 0,14 | | | | | | | | | |
| Empididae | <i>Phylodromia melanocephala</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | 0,03 | 0,06 | | | | |
| Fanniidae | <i>Fannia speciosa</i> | | | | | | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | |
| | <i>Fannia similis</i> | | | | | | | | | 0,08 | 0,15 | 0,53 | 0,84 | | | | | | | |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | | | | | | | | | 0,45 | 0,21 | | | | | | | | | |
| | <i>Hybos grossipes</i> | | | | | | | | | 0,05 | 0,10 | | | | | | | | | |
| | <i>Platypalpus candicans</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | |
| Lonchopteridae | <i>Lonchoptera lutea</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | |
| Muscidae | <i>Coenosia rufipalpis</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| | <i>Musca</i> sp. | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,29 | | | | | | | |
| | <i>Phaonia rufiventris</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | 0,03 | 0,05 | | |
| | Muscidae gen. spp. | | | | | | | 0,20 | 0,20 | | | | | | | | | | | |
| Phoridae | <i>Megaselia subtumida</i> | | | | | 0,10 | 0,17 | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Megaselia lata</i> | 0,53 | 0,25 | 0,53 | 0,59 | 0,27 | 0,21 | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Megaselia brevicostalis</i> | | | | | | | | | | | | | 0,43 | 0,40 | 0,53 | 0,12 | 0,60 | 0,71 | |
| | <i>Megaselia woodi</i> | | | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,12 | 0,30 | 0,10 | | | |
| | <i>Megaselia ciliata</i> | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,21 | 0,10 | 0,10 | 0,30 | 0,45 | |
| | <i>Megaselia scalaris</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | | |
| | <i>Megaselia</i> spp. | | | | | | | | | 1,05 | 2,10 | | | | | 0,03 | 0,06 | 1,13 | 0,64 | |
| | <i>Phalacrotophora berlinensis</i> | | | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | | | | | | |
| | <i>Phora artifrons</i> | | | 0,13 | 0,06 | 0,07 | 0,12 | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | 0,03 | 0,05 |
| | <i>Phora dubia</i> | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phora</i> spp. | | | | | | | | | | | | 8,50 | 1,80 | | | | | | | |

| Семейство | Вид | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|-------------------------------|--|-----|----------|------|----------|-----|----------|------|----------|------|----------|------|----------|-----|----------|-----|----------|------|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | | C, n = 4 | | E, n = 3 | | Ч, n = 3 | | C, n = 3 | | E, n = 4 | | Ч, n = 3 | | C, n = 3 | | E, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| | <i>Gymnophora arcuata</i> | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | |
| | Phoridae gen. spp. | | | | | | | 4,50 | 3,54 | 3,38 | 2,34 | | | | | | | | |
| Rhagionidae | <i>Rhagio lineola</i> | | | | | | | | | 0,03 | 0,05 | | | | | | | | |
| Sciomyzidae | <i>Pherbellia albocostata</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| | <i>Pherbellia griseola</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| Sepsidae | <i>Sepsis fulgens</i> | | | | | | | | | | | 0,07 | 0,12 | | | | | | |
| Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,20 | 0,13 |
| | <i>Leptocera fontinalis</i> | | | | | | | | | 0,15 | 0,24 | 0,07 | 0,12 | | | | | | |
| | <i>Leptocera</i> sp. | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | | | | | | | 0,40 | 0,69 | 0,48 | 0,10 | 18,47 | 8,43 | | | | | | |
| | Sphaeroceridae gen. spp. | | | | | | | 0,77 | 0,75 | | | | | | | | | | |
| Syrphidae | <i>Episyrphus balteatus</i> | | | | | | | | | | | 0,03 | 0,06 | | | | | | |
| Diptera, не определённые | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Diptera, всего | | 3,9 | 2,0 | 1,0 | 1,0 | 2,6 | 0,9 | 13,1 | 5,0 | 11,8 | 1,4 | 35,2 | 8,0 | 1,7 | 0,4 | 1,7 | 0,4 | 3,3 | 1,6 |
| Число видов в пробе | | 4 | 1 | 4 | 2 | 6 | 2 | 10 | 3 | 12 | 4 | 14 | 2 | 6 | 1 | 5 | 2 | 7 | 4 |

Таблица П1.10. Численность семейств двукрылых, выделенных на термоэлектрорах из почвенных проб (три серии сборов) в трёх типах леса в Малинках (Москва) в 2022 году. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник. М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Семейство | Почвенные пробы, численность, экз. м ⁻² | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|--|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|
| | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Cecidomyiidae | 75 | 96 | 267 | 153 | 133 | 153 | 33 | 58 | 400 | 673 | | | 33 | 58 | 233 | 115 | 25 | 50 |
| Ceratopogonidae | | | | | | | | | | | 100 | 100 | | | | | 125 | 189 |
| Chironomidae | 25 | 50 | 33 | 58 | 167 | 58 | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Limoniidae | | | | | 67 | 58 | 67 | 58 | | | 33 | 58 | 33 | 58 | | | | |
| Psychodidae | | | | | | | 33 | 58 | | | 33 | 58 | | | | | | |
| Sciaridae | | | | | 67 | 115 | 67 | 58 | | | 133 | 153 | 33 | 58 | 33 | 58 | | |
| Tipulidae | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| Trichoceridae | | | | | | | | | | | 200 | 173 | | | | | 25 | 50 |
| Nematocera, всего | 100 | 146 | 300 | 210 | 467 | 441 | 200 | 231 | 400 | 673 | 500 | 541 | 133 | 231 | 267 | 173 | 175 | 289 |
| Asilidae | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| Drosophilidae | | | | | | | | | 25 | 50 | | | 33 | 58 | | | | |
| Dolichopodidae | 75 | 50 | | | 100 | 100 | | | | | 33 | 58 | 33 | 58 | | | 75 | 50 |
| Empididae | | | 33 | 58 | | | | | | | | | 33 | 58 | 67 | 115 | 25 | 50 |
| Hybotidae | | | 100 | 100 | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| Muscidae | | | | | | | | | 25 | 50 | | | | | 33 | 58 | | |
| Rhagionidae | 25 | 50 | | | 33 | 58 | | | | | 33 | 58 | 33 | 58 | | | 25 | 50 |
| Syrphidae | | | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Brachycera, всего | 100 | 100 | 167 | 215 | 167 | 215 | | | 50 | 100 | 67 | 115 | 167 | 289 | 100 | 173 | 125 | 150 |
| Не определённые | | | | | 67 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| Diptera, всего | 200 | 115 | 467 | 58 | 700 | 173 | 200 | 200 | 450 | 645 | 567 | 416 | 300 | 100 | 367 | 252 | 300 | 200 |

Таблица П1.11. Численность видов двукрылых, выделенных на термоэлектрорах из почвенных проб (три серии сборов) в трёх типах леса в Малинках (Москва) в 2022 году. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник. М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Семейство | Вид | Почвенные пробы, численность, экз. м ⁻² | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------|---------------------------------|--|----|----------|----|----------|-----|----------|----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|----|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| “NEMATOCERA” | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cecidomyiidae | <i>Camptomyia drymophila</i> | | | | | | | | | 50 | 100 | | | | | | | | |
| | <i>Campylomyza</i> sp. | | | | | | | | | | | | | | 67 | | | | |
| | <i>Parepidosis ulmicorticis</i> | | | 67 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Parepidosis</i> sp. | | | 67 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Peromyia diadema</i> | | | | | | | | | 300 | 600 | | | | | | | | |
| | <i>Peromyia monilis</i> | | | | | | | | | | | | | | 100 | 173 | | | |
| | <i>Peromyia</i> spp. | 50 | 58 | 67 | 58 | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Trisopsis</i> sp. | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | |
| | <i>Xylopriona atra</i> | 25 | 50 | 33 | 58 | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| | Cecidomyiidae gen. spp. | | | 33 | 58 | 67 | 115 | | | 50 | 100 | | | 33 | 58 | 67 | 58 | 25 | 50 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia</i> sp. | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | |
| | <i>Palpomyia</i> sp. | | | | | | | | | | | 67 | 58 | | | | | | |
| | Ceratopogonidae gen. spp. | | | | | | | | | | | | | | | | 125 | 189 | |
| Chironomidae | Chironomidae gen. spp. | 25 | 50 | 33 | 58 | 167 | 58 | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Limoniidae | <i>Austrolimnopia ochracea</i> | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Helius</i> sp. | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | |
| | <i>Ilisia maculata</i> | | | | | | | 33 | 58 | | | | | 33 | 58 | | | | |
| | <i>Ormosia</i> sp. | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| | Limoniidae gen. spp. | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> spp. | | | | | | | 33 | 58 | | | 33 | 58 | | | | | | |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> spp. | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | |
| | Sciaridae gen. spp. | | | | | 67 | 115 | 33 | 58 | | | 133 | 153 | 33 | 58 | 33 | 58 | | |
| Tipulidae | <i>Nephrotoma appendiculata</i> | | | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| Trichoceridae | <i>Trichocera annulata</i> | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | | | |
| | <i>Trichocera hiemalis</i> | | | | | | | | | | | 167 | 153 | | | | | | |

| Семейство | Вид | Почвенные пробы, численность, экз. м ⁻² | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|-----------------------------------|--|-----|----------|----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|----------|-----|
| | | Апрель-май | | | | | | Июль | | | | | | Сентябрь | | | | | |
| | | С, n = 4 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 4 | | Ч, n = 3 | | С, n = 3 | | Е, n = 3 | | Ч, n = 4 | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| | <i>Trichocera</i> sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | 25 | 50 |
| BRACHYCERA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Asilidae | <i>Asilus crabroniformis</i> | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| Drosophilidae | <i>Drosophila</i> sp. | | | | | | | | | 25 | 50 | | | | | | | | |
| | Drosophilidae gen. sp. | | | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Dolichopodi- dae | <i>Dolichopus</i> spp. | 50 | 58 | | | 100 | 100 | | | | | 33 | 58 | 33 | 58 | | | 75 | 50 |
| | <i>Neurigona</i> sp. | 25 | 50 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Empididae | <i>Phyllodromia melanocephala</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | 25 | 50 |
| | <i>Phyllodromia</i> sp. | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| | Empididae gen. spp. | | | | | | | | | | | | | 33 | 58 | 67 | 115 | | |
| Hybotidae | <i>Ocydromia glabricula</i> | | | 67 | 58 | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| | Hybotidae gen. sp. | | | 33 | 58 | | | | | | | | | | | | | | |
| Muscidae | <i>Helina pubiseta</i> | | | | | | | | | 25 | 50 | | | | | 33 | 58 | | |
| Rhagionidae | <i>Rhagio scolopaceus</i> | 25 | 50 | | | 33 | 58 | | | | | 33 | 58 | | | | | 25 | 50 |
| | <i>Rhagio tringarius</i> | | | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Syrphidae | <i>Volucella</i> sp. | | | | | | | | | | | | | 33 | 58 | | | | |
| Diptera, не определённые | | | | | | 67 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| Diptera, всего | | 200 | 115 | 467 | 58 | 700 | 173 | 200 | 200 | 450 | 645 | 567 | 416 | 300 | 100 | 367 | 252 | 300 | 200 |
| Число видов в пробе | | 2 | 1 | 5 | 1 | 5 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 4 | 3 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |

Таблица П1.12. Численность различных таксонов насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек за шесть серий сборов на площадке Ельник в Малинках (Москва) в 2023 году. М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Таксон | % от всех двукрылых | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | |
|-----------------|---------------------|--|------|------|------|-------|------|-------|------|--------|------|----------|------|
| | | Апрель | | Май | | Июнь | | Июль | | Август | | Сентябрь | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Agromyzidae | 0,05 | | | 0,01 | 0,03 | 0,03 | 0,05 | | | | | | |
| Anisopodidae | 1,91 | 0,14 | 0,11 | 0,40 | 0,28 | 0,15 | 0,14 | 0,08 | 0,08 | 0,50 | 0,18 | 0,71 | 0,47 |
| Calliphoridae | 0,02 | | | | | | | | | 0,02 | 0,05 | | |
| Cecidomyiidae | 10,61 | 0,26 | 0,53 | 0,68 | 0,42 | 1,97 | 1,08 | 5,58 | 1,46 | 2,39 | 1,32 | 0,09 | 0,15 |
| Ceratopogonidae | 1,18 | | | | | 0,05 | 0,12 | 0,33 | 0,49 | 0,83 | 0,84 | | |
| Chironomidae | 6,22 | 4,06 | 4,00 | 1,11 | 1,18 | 0,12 | 0,18 | 0,57 | 0,63 | 0,56 | 0,44 | 0,03 | 0,04 |
| Chloropidae | 0,03 | | | 0,03 | 0,07 | | | | | | | | |
| Culicidae | 0,01 | | | 0,01 | 0,03 | | | | | | | | |
| Dolichopodidae | 0,26 | | | 0,01 | 0,03 | 0,20 | 0,24 | 0,05 | 0,05 | | | | |
| Drosophilidae | 1,34 | | | 0,10 | 0,10 | 0,07 | 0,05 | 0,08 | 0,12 | 0,48 | 0,71 | 0,65 | 0,56 |
| Dryomyzidae | 0,07 | | | | | | | 0,03 | 0,08 | 0,04 | 0,06 | | |
| Fanniidae | 0,77 | 0,03 | 0,04 | | | 0,75 | 0,57 | 0,02 | 0,04 | | | | |
| Heleomyzidae | 0,33 | | | 0,06 | 0,10 | 0,03 | 0,05 | 0,02 | 0,04 | 0,11 | 0,12 | 0,13 | 0,13 |
| Hybotidae | 1,06 | | | 0,18 | 0,19 | 0,40 | 0,32 | 0,52 | 0,35 | | | | |
| Limoniidae | 0,46 | | | 0,38 | 0,38 | 0,07 | 0,12 | 0,02 | 0,04 | 0,02 | 0,05 | | |
| Macroceridae | 0,07 | | | 0,04 | 0,07 | 0,03 | 0,05 | | | | | | |
| Muscidae | 0,48 | | | 0,01 | 0,03 | 0,12 | 0,12 | 0,22 | 0,35 | 0,15 | 0,13 | | |
| Mycetophilidae | 2,22 | 0,07 | 0,06 | 0,31 | 0,17 | 0,18 | 0,19 | 0,82 | 0,93 | 0,52 | 0,45 | 0,40 | 0,23 |
| Phoridae | 27,92 | 0,67 | 0,29 | 2,13 | 1,33 | 9,07 | 2,19 | 8,32 | 4,53 | 7,63 | 2,04 | 1,06 | 0,39 |
| Psychodidae | 2,29 | | | 0,11 | 0,15 | 0,15 | 0,23 | 0,37 | 0,34 | 1,57 | 1,07 | 0,17 | 0,15 |
| Sciaridae | 40,66 | 1,76 | 1,05 | 1,11 | 0,77 | 19,45 | 7,14 | 13,20 | 2,67 | 1,35 | 0,69 | 5,17 | 2,76 |

| Таксон | % от всех двукрылых | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | | | | | | | |
|--|---------------------|--|------|------|------|-------|------|-------|------|--------|------|----------|------|
| | | Апрель | | Май | | Июнь | | Июль | | Август | | Сентябрь | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD | М | SD |
| Sphaeroceridae | 2,03 | 0,03 | 0,04 | 0,15 | 0,18 | 0,17 | 0,14 | 1,58 | 1,15 | 0,13 | 0,16 | 0,04 | 0,06 |
| Syrphidae | 0,03 | | | 0,01 | 0,03 | | | 0,02 | 0,04 | | | | |
| Diptera, всего | 100,00 | 7,01 | 3,38 | 6,85 | 1,74 | 33,00 | 8,94 | 31,82 | 5,50 | 16,30 | 2,70 | 8,44 | 2,10 |
| Нymenoptera, кроме Formicidae и Vespidae | – | 0,42 | 0,32 | 1,63 | 0,63 | 3,92 | 0,99 | 2,78 | 1,21 | 2,56 | 0,51 | 0,78 | 0,25 |
| Formicidae | – | 0,03 | 0,04 | 0,01 | 0,03 | 0,05 | 0,08 | | | 0,04 | 0,09 | | |
| Vespidae | – | | | 0,01 | 0,03 | | | | | 0,02 | 0,05 | | |
| Coleoptera | – | 0,29 | 0,18 | 0,25 | 0,11 | 1,47 | 0,84 | 0,33 | 0,22 | 0,06 | 0,06 | 0,05 | 0,09 |

Таблица П1.13. Численность различных таксонов насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках в Бидупе (2023, влажный сезон). М – средние, SD – стандартные отклонения.

| Отряд | Семейство | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ⁻² сут. ⁻¹ | | | | | |
|--------------|-----------------------------|--|-------|----------|------|-------------|------|
| | | Холмовая | | Ручьевая | | Непентесная | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD |
| Diptera | Всего | 46,89 | 12,80 | 52,22 | 7,60 | 14,78 | 7,00 |
| Diptera | Cecidomyiidae | 4,22 | 1,73 | 6,27 | 2,63 | 2,67 | 1,44 |
| Diptera | Ceratopogonidae | 24,00 | 9,84 | 20,89 | 8,77 | 0,00 | 0,00 |
| Diptera | Chironomidae | 16,44 | 6,74 | 15,67 | 6,58 | 0,00 | 0,00 |
| Diptera | Мycetophilidae | 0,11 | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 0,44 | 0,24 |
| Diptera | Phoridae | 0,78 | 0,32 | 0,42 | 0,18 | 5,78 | 3,12 |
| Diptera | Sciaridae | 0,78 | 0,32 | 5,22 | 2,19 | 4,56 | 2,46 |
| Diptera | Прочие | 0,56 | 0,23 | 3,76 | 1,58 | 1,33 | 0,72 |
| Hymenoptera | Кроме Formicidae и Vespidae | 0,44 | 0,22 | 2,56 | 2,56 | 1,67 | 1,67 |
| Coleoptera | Всего | 0,22 | 0,44 | 1,22 | 1,83 | 1,78 | 1,78 |
| Lepidoptera | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,22 | 0,09 | 0,00 | 0,00 |
| “Homoptera” | Всего | 0,11 | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,06 |
| Thysanoptera | Всего | 0,22 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 0,22 | 0,12 |
| Isotpera | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,06 |
| “Blattodea” | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,11 | 0,05 | 0,00 | 0,00 |
| Collembola | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,89 | 1,02 |
| Aranei | Всего | 0,11 | 0,05 | 0,11 | 0,05 | 0,11 | 0,06 |

Таблица П1.14. Численность различных таксонов насекомых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек на трёх площадках в Катъене. М – средние, SD – стандартные отклонения. СС – сухой сезон (2022, приведена только общая численность двукрылых), ВС – влажный сезон (2023, приведена численность различных таксонов).

| Отряд | Семейство | Эмерджентные ловушки, численность, экз. м ² сут. ⁻¹ | | | | | |
|--------------|-----------------------------|---|------|-------|-------|-----------|------|
| | | Лагерстремия | | Фигус | | Приречная | |
| | | М | SD | М | SD | М | SD |
| Diptera | Всего, ВС | 16,67 | 4,51 | 23,10 | 7,60 | 17,35 | 6,85 |
| Diptera | Всего, СС | 13,36 | 6,56 | 26,89 | 9,35 | 7,12 | 4,92 |
| Diptera | Cecidomyiidae | 9,27 | 7,57 | 21,17 | 12,96 | 4,28 | 2,17 |
| Diptera | Ceratopogonidae | 0,14 | 0,39 | 0,56 | 0,79 | 0,00 | 0,00 |
| Diptera | Chironomidae | 0,27 | 0,21 | 0,50 | 0,08 | 0,16 | 0,35 |
| Diptera | Мycetophilidae | 0,06 | 0,16 | 0,22 | 0,31 | 0,00 | 0,00 |
| Diptera | Phoridae | 0,16 | 0,12 | 0,06 | 0,08 | 0,16 | 0,17 |
| Diptera | Psychodidae | 0,58 | 0,60 | 0,56 | 0,16 | 0,47 | 1,04 |
| Diptera | Scatopsidae | 0,19 | 0,55 | 0,78 | 1,10 | 0,00 | 0,00 |
| Diptera | Sciaridae | 2,24 | 3,31 | 4,61 | 5,42 | 1,17 | 1,20 |
| Diptera | Прочие | 0,45 | 1,09 | 0,61 | 0,55 | 0,89 | 1,63 |
| Diptera | Личинки | 0,04 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Hymenoptera | Кроме Formicidae и Vespidae | 1,22 | 0,49 | 1,67 | 0,47 | 0,78 | 0,67 |
| Hymenoptera | Formicidae бескрылые | 0,00 | 0,00 | 0,39 | 0,55 | 0,00 | 0,00 |
| Hymenoptera | Formicidae крылатые | 0,80 | 0,32 | 0,11 | 0,00 | 0,23 | 0,28 |
| Coleoptera | Всего | 0,38 | 0,38 | 0,39 | 0,39 | 0,34 | 0,34 |
| Lepidoptera | Всего | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,06 |
| Heteroptera | Всего | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,05 |
| “Homoptera” | Всего | 0,29 | 0,17 | 1,17 | 0,24 | 0,07 | 0,10 |
| Thysanoptera | Всего | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Psocodea | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Orthoptera | Всего | 0,04 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,05 |
| Phasmatodea | Всего | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Blattodea | Всего | 0,09 | 0,04 | 0,17 | 0,08 | 0,00 | 0,00 |
| Collembola | Всего | 0,11 | 0,27 | 0,28 | 0,39 | 0,13 | 0,14 |
| Acari | Всего | 0,20 | 0,09 | 0,06 | 0,08 | 0,04 | 0,10 |
| Aranei | Всего | 0,07 | 0,09 | 0,06 | 0,08 | 0,04 | 0,10 |

Приложение 2. Экологические группы двукрылых

Таблица П2.1. Виды, типы питания и среды развития двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек во всех исследованных экосистемах. По литературным данным. Среда обитания личинок: П – почва и подстилка, Н – наземно-воздушная среда, В – водная среда, Л – литораль. Типы питания личинок: М – мицетофаги, М* – миксомицетофаги, Н – некрофаги, П – паразиты, С – сапрофаги (в том числе копрофаги), Ф – фитофаги, Х – хищники.

| Семейство | Вид | Экология личинок | | Источники |
|-----------------|---|------------------|-----------|---------------------------|
| | | Среда | Питание | |
| “NEMATOCERA” | | | | |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Sylvicola zetterstedti</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| Bibionidae | Bibionidae gen. sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| Cecidomyiidae | <i>Asynapta strobi</i> | П | М? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Camptomyia drymophila</i> | П | С, М | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Campylomyza</i> sp. | П | М? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Parepidosis arcuata</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Parepidosis ulmicorticis</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Parepidosis</i> sp. | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Peromyia diadema</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Peromyia bicolor</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Peromyia monilis</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Peromyia</i> spp. | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Porricondyla</i> sp. | П | С, М | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | <i>Trisopsis</i> sp. | П | Х? | Федотова, 2016 |
| | <i>Xylopriona atra</i> | П | С? | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| | Cecidomyiidae gen. spp. | П, Н, В | С, Ф, Х | Мамаев, Krivosheina, 2023 |
| Ceratopogonidae | <i>Culicoides</i> sp. | П | Х, Н | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Forcipomyia pallida</i> | П | С? | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Forcipomyia</i> sp. | П | С? | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Palpomyia</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | Ceratopogonidae gen. spp. | П, В | С, Х, Н | Кривошеина, 2012 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | П | С? | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | П | С? | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Limnophyes minimus</i> | П | неизв. | Кривошеина, 2012 |
| | Chironomidae gen. spp. | П, В | С, реже Ф | Кривошеина, 2012 |
| Culicidae | Culicidae gen. spp. | В | С, Ф | Кривошеина, 2012 |
| Limoniidae | <i>Austrolimnopila ochracea</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Cheilotrichia neglecta</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |

| Семейство | Вид | Экология личинок | | Источники |
|---------------------|-----------------------------------|------------------|------------------|------------------------------|
| | | Среда | Питание | |
| | <i>Dicranophragma separatum</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Helius</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Hoplolabis vicina</i> | П | С? | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Ilisia maculata</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Molophilus cinereifrons</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Ormosia</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | Limoniidae gen. spp. | П, В | С, реже Х | Кривошеина, 2012 |
| Mycetophilidae | <i>Boletina trivittata</i> | П | М, С | Zaitzev, 1994 |
| | <i>Cordyla fissa</i> | П | М | Zaitzev, 1994 |
| | <i>Mycetophila fungorum</i> | П | М | Zaitzev, 1994 |
| | <i>Mycetophila</i> sp. | П | М | Zaitzev, 1994 |
| | <i>Sciophila varia</i> | П | М | Zaitzev, 1994 |
| | Mycetophilidae gen. sp. | П | М, С | Zaitzev, 1994 |
| Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Psychoda</i> spp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | Psychodidae gen. spp. | П, В | С | Кривошеина, 2012 |
| Scatopsidae | <i>Anapausis inermis</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Holoplagia bullata</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | Scatopsidae gen. sp. | П, В | С | Кривошеина, 2012 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Bradysia</i> spp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Corynoptera inexpectata</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Corynoptera trepida</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Corynoptera</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Epidapus gracilis</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Scatopsiara atomaria</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Schwenckfeldina carbonaria</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Sciara</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| Sciaridae gen. spp. | П | С | Кривошеина, 2012 | |
| Tipulidae | <i>Nephrotoma appendiculata</i> | П | С, Ф | Кривошеина, 2012 |
| Trichoceridae | <i>Trichocera annulata</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Trichocera hiemalis</i> | П | С | Кривошеина, 2012 |
| | <i>Trichocera</i> sp. | П | С | Кривошеина, 2012 |
| BRACHYCERA | | | | |
| Anthomyiidae | <i>Pegomya rubivora</i> | Н | Ф | Ferrar, 1987 |
| | <i>Pegomya</i> sp. | Н | Ф | Ferrar, 1987 |
| | Anthomyiidae gen. spp. | П | С, М, реже Ф | Ferrar, 1987 |
| Agromyzidae | Agromyzidae gen. spp. | Н | Ф | Ferrar, 1987 |
| Asilidae | <i>Asilus crabroniformis</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |

| Семейство | Вид | Экология личинок | | Источники |
|----------------|-----------------------------------|------------------|---------|------------------------------|
| | | Среда | Питание | |
| Calliphoridae | <i>Pollenia griseotomentosa</i> | П | П | Ferrar, 1987 |
| | Calliphoridae gen. spp. | П | Х, П, Н | Ferrar, 1987 |
| Chloropidae | <i>Elachiptera diastema</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Elachiptera tuberculifera</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Elachiptera brevipennis</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | Chloropidae gen. sp. | П, Н | С, Ф | Ferrar, 1987 |
| Drosophilidae | <i>Scaptomyza flava</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Drosophila</i> sp. | П | С | Ferrar, 1987 |
| | Drosophilidae gen. sp. | П, Н | С | Ferrar, 1987 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Dolichopus wahlbergi</i> | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Dolichopus</i> spp. | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Neurigona</i> sp. | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Teuchophorus nigricosta</i> | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | Dolichopodidae gen. spp. | П | Х? | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| Empididae | <i>Phyllodromia melanocephala</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Phyllodromia</i> sp. | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | Empididae gen. spp. | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| Fanniidae | <i>Fannia speciosa</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Fannia similis</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Fannia</i> sp. | П | С | Ferrar, 1987 |
| Heleomyzidae | Heleomyzidae gen. sp. | П | С | Marshall, 2012 |
| Hippoboscidae | Hippoboscidae gen. sp. | Н | П | Marshall, 2012 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Hybos grossipes</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Ocydromia glabricula</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Platypalpus candicans</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | Hybotidae gen. spp. | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| Lauxaniidae | Lauxaniidae gen. spp. | П | С, М | Marshall, 2012 |
| Lonchopteridae | <i>Lonchoptera lutea</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| Muscidae | <i>Coenosia rufipalpis</i> | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Coenosia</i> sp. | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Helina pubiseta</i> | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Helina</i> sp. | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Musca</i> sp. | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phaonia rufiventris</i> | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phaonia subventa</i> | П | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Tricops nigritens</i> | П | Х? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Tricops semicinereus</i> | П | Х? | Ferrar, 1987 |
| | Muscidae gen. spp. | П, Н | С, Х | Ferrar, 1987 |

| Семейство | Вид | Экология личинок | | Источники |
|----------------|-------------------------------------|-------------------|----------------|------------------------------|
| | | Среда | Питание | |
| Phoridae | <i>Megaselia subtumida</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia lata</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia brevicostalis</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia woodi</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia ciliata</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia scalaris</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Megaselia</i> spp. | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phalacrotophora berolinensis</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phora artifrons</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phora dubia</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Phora</i> spp. | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | <i>Gymnophora arcuata</i> | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | Phoridae gen. spp. | П | С, М, Х, П, Н? | Ferrar, 1987 |
| | Psilidae | Psilidae gen. sp. | П, Н | Ф |
| Rhagionidae | <i>Rhagio lineola</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Rhagio scolopaceus</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| | <i>Rhagio tringarius</i> | П | Х | Кривошеина, Кривошеина, 2015 |
| Scathophagidae | <i>Scathophaga litorea</i> | Л | С | Ozerov, Krivosheina, 2021 |
| Sciomyzidae | <i>Pherbellia albocostata</i> | П | Х, П | Ferrar, 1987 |
| | <i>Pherbellia griseola</i> | П | Х, П | Ferrar, 1987 |
| Sepsidae | <i>Sepsis fulgens</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Leptocera fontinalis</i> | П | М* | Ferrar, 1987 |
| | <i>Leptocera</i> sp. | П | С | Ferrar, 1987 |
| | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | П | С | Ferrar, 1987 |
| | Sphaeroceridae gen. spp. | П | С | Ferrar, 1987 |
| Syrphidae | <i>Episyrphus balteatus</i> | Н | Х | Ferrar, 1987 |
| | <i>Volucella</i> sp. | П | Н | Ferrar, 1987 |

Приложение 3. Результаты изотопного анализа

Таблица ПЗ.1. Изотопный состав (измеренные и нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) всех образцов тканей двукрылых, пойманных с помощью эмерджентных ловушек в Малинках (Москва) в 2022 году. Процедура нормализации описана в Главе 4. Площадки сборов: С – сосняк, Е – ельник, Ч – Черноольшаник.

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|-----------------|-----------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Е | Е1 | -26,81 | 8,20 | -26,81 | 8,20 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Е | Е3 | -27,03 | 7,13 | -27,03 | 7,13 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Е | Е3 | -26,91 | 10,37 | -26,91 | 10,37 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Е | Е3 | -25,38 | 9,89 | -25,38 | 9,89 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Е | Е3 | -24,03 | -0,11 | -24,03 | -0,11 |
| Cecidomyiidae | <i>Camptomyia drymophila</i> | Июль | Е | Е3 | -20,79 | 1,19 | -20,79 | 1,19 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -24,92 | 8,51 | -24,92 | 8,51 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -25,93 | 7,06 | -25,93 | 7,06 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -24,89 | 8,85 | -24,89 | 8,85 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -24,21 | 6,31 | -24,21 | 6,31 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -29,20 | 0,18 | -29,20 | 0,18 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -23,58 | 6,46 | -23,58 | 6,46 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -23,73 | 6,30 | -23,73 | 6,30 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -23,79 | 4,22 | -23,79 | 4,22 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -25,26 | 0,85 | -25,26 | 0,85 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -23,19 | 0,59 | -23,19 | 0,59 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -23,99 | 0,27 | -23,99 | 0,27 |
| Cecidomyiidae | <i>Peromyia diadema</i> | Июль | Е | Е4 | -25,82 | 1,83 | -25,82 | 1,83 |
| Cecidomyiidae | <i>Porricondyla</i> sp. | Июль | Е | Е3 | -24,94 | 3,79 | -24,94 | 3,79 |
| Cecidomyiidae | <i>Trisopsis</i> sp. | Июль | Е | Е2 | -27,13 | 6,02 | -27,13 | 6,02 |
| Ceratopogonidae | Ceratopogonidae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -23,83 | 0,53 | -23,83 | 0,53 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Е | Е4 | -23,46 | 0,84 | -23,46 | 0,84 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Е | Е1 | -23,30 | 2,07 | -23,30 | 2,07 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Е | Е3 | -24,93 | 2,92 | -24,93 | 2,92 |
| Chloropidae | Chloropidae gen. sp. | Июль | Е | Е3 | -23,38 | 8,38 | -23,38 | 8,38 |
| Dolichopodidae | Dolichopodidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -25,63 | 7,51 | -25,63 | 7,51 |
| Dolichopodidae | Dolichopodidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -25,42 | 6,45 | -25,42 | 6,45 |
| Dolichopodidae | Dolichopodidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -25,40 | 6,44 | -25,40 | 6,44 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|-----------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Dolichopodidae | Dolichopodidae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -25,00 | 9,08 | -25,00 | 9,08 |
| Dolichopodidae | <i>Dolichopus</i> spp. | Июль | Е | Е2 | -24,64 | 7,86 | -24,64 | 7,86 |
| Empididae | <i>Phyllodromia melanocephala</i> | Июль | Е | Е1 | -25,36 | 4,46 | -25,36 | 4,46 |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | Июль | Е | Е1 | -26,13 | 6,01 | -26,13 | 6,01 |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | Июль | Е | Е1 | -26,16 | 3,87 | -26,16 | 3,87 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е1 | -24,64 | 5,24 | -24,64 | 5,24 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е1 | -24,53 | 5,74 | -24,53 | 5,74 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е2 | -24,34 | 5,66 | -24,34 | 5,66 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е2 | -24,53 | 5,79 | -24,53 | 5,79 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е4 | -23,63 | 4,56 | -23,63 | 4,56 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | Июль | Е | Е4 | -23,61 | 4,96 | -23,61 | 4,96 |
| Limoniidae | Limoniidae gen. spp. | Июль | Е | Е1 | -21,03 | 12,06 | -21,03 | 12,06 |
| Mycetophilidae | <i>Cordyla fissa</i> | Июль | Е | Е1 | -24,23 | 15,22 | -24,23 | 15,22 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е1 | -24,41 | 7,29 | -24,41 | 7,29 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е1 | -22,25 | 2,68 | -22,25 | 2,68 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е1 | -24,05 | 4,49 | -24,05 | 4,49 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е1 | -21,68 | 7,06 | -21,68 | 7,06 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е1 | -23,23 | 9,16 | -23,23 | 9,16 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | Е | Е3 | -24,26 | 10,24 | -24,26 | 10,24 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Сент | Е | Е1 | -25,90 | 6,24 | -25,90 | 6,24 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Е | Е1 | -25,28 | 9,66 | -25,28 | 9,66 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Е | Е2 | -23,82 | 10,83 | -23,82 | 10,83 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Е | Е3 | -25,13 | 8,71 | -25,13 | 8,71 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Е | Е3 | -24,95 | 13,04 | -24,95 | 13,04 |
| Phoridae | <i>Megaselia ciliata</i> | Сент | Е | Е3 | -27,06 | 5,28 | -27,06 | 5,28 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Е | Е1 | -26,86 | 7,68 | -26,86 | 7,68 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Е | Е2 | -24,70 | 7,05 | -24,70 | 7,05 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Е | Е3 | -25,84 | 6,98 | -25,84 | 6,98 |
| Phoridae | <i>Megaselia scalaris</i> | Июль | Е | Е3 | -27,43 | 4,94 | -27,43 | 4,94 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> spp. | Июль | Е | Е1 | -25,89 | 8,77 | -25,89 | 8,77 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е1 | -25,35 | 3,52 | -25,35 | 3,52 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е1 | -26,05 | 2,73 | -26,05 | 2,73 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е2 | -25,51 | 5,07 | -25,51 | 5,07 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е2 | -25,78 | 4,41 | -25,78 | 4,41 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е3 | -25,69 | 3,52 | -25,69 | 3,52 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|-------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | Е | Е3 | -25,44 | 4,35 | -25,44 | 4,35 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Апр-май | Е | Е1 | -26,26 | 0,94 | -26,26 | 0,94 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Апр-май | Е | Е2 | -24,70 | -1,61 | -24,70 | -1,61 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Апр-май | Е | Е3 | -26,75 | -0,07 | -26,75 | -0,07 |
| Phoridae | <i>Phora dubia</i> | Апр-май | Е | Е3 | -25,88 | -0,29 | -25,88 | -0,29 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -25,24 | 9,53 | -25,24 | 9,53 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -25,20 | 5,60 | -25,20 | 5,60 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е2 | -24,62 | 10,98 | -24,62 | 10,98 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -25,02 | 9,34 | -25,02 | 9,34 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е3 | -25,03 | 8,96 | -25,03 | 8,96 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -25,29 | 7,67 | -25,29 | 7,67 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -24,59 | 7,41 | -24,59 | 7,41 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -24,31 | 6,42 | -24,31 | 6,42 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | Сент | Е | Е1 | -26,19 | 1,96 | -26,19 | 1,96 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | Сент | Е | Е3 | -24,87 | 0,95 | -24,87 | 0,95 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> spp. | Июль | Е | Е1 | -24,88 | 3,52 | -24,88 | 3,52 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> spp. | Июль | Е | Е1 | -25,83 | 4,15 | -25,83 | 4,15 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera</i> spp. | Сент | Е | Е2 | -25,16 | 1,18 | -25,16 | 1,18 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera trepida</i> | Апр-май | Е | Е3 | -26,00 | 3,38 | -26,00 | 3,38 |
| Sciaridae | <i>Epidapus gracilis</i> | Июль | Е | Е2 | -25,54 | 3,76 | -25,54 | 3,76 |
| Sciaridae | <i>Sciara</i> sp. | Июль | Е | Е4 | -25,36 | 5,53 | -25,36 | 5,53 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -25,39 | 1,28 | -25,39 | 1,28 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -24,02 | 3,10 | -24,02 | 3,10 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -24,10 | 6,02 | -24,10 | 6,02 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | Е | Е4 | -23,51 | 3,66 | -23,51 | 3,66 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera fontinalis</i> | Июль | Е | Е4 | -25,49 | 7,09 | -25,49 | 7,09 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera fontinalis</i> | Июль | Е | Е4 | -25,74 | 5,16 | -25,74 | 5,16 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera fontinalis</i> | Июль | Е | Е4 | -25,96 | 7,16 | -25,96 | 7,16 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera</i> sp. | Апр-май | Е | Е1 | -28,48 | 11,64 | -28,48 | 11,64 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Е | Е2 | -25,27 | 3,80 | -25,27 | 3,80 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Е | Е2 | -23,57 | 4,72 | -23,57 | 4,72 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Е | Е2 | -25,91 | 10,71 | -25,91 | 10,71 |
| Agromyzidae | Agromyzidae gen. sp. | Сент | Ч | Ч4 | -31,35 | 2,04 | -30,31 | 1,96 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | Ч | Ч2 | -24,85 | 1,80 | -23,81 | 1,72 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola zetterstedti</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -28,06 | 17,04 | -27,02 | 16,96 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|-----------------|---|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Anthomyiidae | Anthomyiidae gen. sp. | Апр-май | Ч | Ч3 | -29,96 | 2,99 | -28,92 | 2,91 |
| Anthomyiidae | <i>Pegomya rubivora</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -29,66 | 3,19 | -28,62 | 3,11 |
| Calliphoridae | <i>Pollenia griseotomentosa</i> | Сент | Ч | Ч4 | -26,46 | 5,06 | -25,42 | 4,98 |
| Calliphoridae | <i>Pollenia griseotomentosa</i> | Сент | Ч | Ч4 | -26,27 | 6,57 | -25,23 | 6,49 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч1 | -24,61 | 3,63 | -23,57 | 3,55 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч1 | -27,44 | 4,01 | -26,40 | 3,93 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч2 | -25,90 | 3,69 | -24,86 | 3,61 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,95 | 3,91 | -24,91 | 3,83 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч3 | -27,74 | 2,14 | -26,70 | 2,06 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч1 | -26,22 | 2,03 | -25,18 | 1,95 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч1 | -26,86 | 4,03 | -25,82 | 3,95 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч1 | -27,04 | 4,06 | -26,00 | 3,98 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,25 | 3,83 | -25,21 | 3,75 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,19 | 3,75 | -25,15 | 3,67 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,52 | 3,98 | -25,48 | 3,90 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,30 | 3,39 | -25,26 | 3,31 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,55 | 4,36 | -25,51 | 4,28 |
| Chironomidae | Chironomidae gen. spp. | Июль | Ч | Ч2 | -26,65 | 5,08 | -25,61 | 5,00 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -25,70 | 2,96 | -24,66 | 2,88 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -27,40 | 3,03 | -26,36 | 2,95 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -25,92 | 2,16 | -24,88 | 2,08 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -26,85 | 3,61 | -25,81 | 3,53 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -26,85 | 3,09 | -25,81 | 3,01 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -26,76 | 3,31 | -25,72 | 3,23 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -27,79 | 2,35 | -26,75 | 2,27 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -27,42 | 2,31 | -26,38 | 2,23 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Июль | Ч | Ч1 | -27,42 | 4,72 | -26,38 | 4,64 |
| Chironomidae | <i>Limnophyes minimus</i> | Сент | Ч | Ч4 | -26,48 | 6,12 | -25,44 | 6,04 |
| Chloropidae | <i>Elachiptera diastema</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -28,35 | 9,85 | -27,31 | 9,77 |
| Chloropidae | <i>Elachiptera tuberculifera</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -25,42 | 12,21 | -24,38 | 12,13 |
| Chloropidae | <i>Elachiptera tuberculifera</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -25,85 | 10,57 | -24,81 | 10,49 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|---------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч1 | -25,76 | 7,08 | -24,72 | 7,00 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч1 | -24,80 | 7,73 | -23,76 | 7,65 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч2 | -25,90 | 5,79 | -24,86 | 5,71 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч2 | -27,19 | 5,59 | -26,15 | 5,51 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,44 | 6,43 | -25,40 | 6,35 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | Ч | Ч3 | -25,76 | 7,59 | -24,72 | 7,51 |
| Drosophilidae | <i>Scaptomyza flava</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -25,86 | 6,48 | -24,82 | 6,40 |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | Июль | Ч | Ч1 | -28,49 | 4,19 | -27,45 | 4,11 |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | Июль | Ч | Ч1 | -26,57 | 6,61 | -25,53 | 6,53 |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | Июль | Ч | Ч1 | -28,23 | 4,48 | -27,19 | 4,40 |
| Limoniidae | <i>Dicranophragma separatum</i> | Июль | Ч | Ч1 | -25,51 | 5,01 | -24,47 | 4,93 |
| Limoniidae | <i>Dicranophragma separatum</i> | Июль | Ч | Ч2 | -25,69 | 4,95 | -24,65 | 4,87 |
| Limoniidae | <i>Dicranophragma separatum</i> | Июль | Ч | Ч2 | -25,72 | 4,76 | -24,68 | 4,68 |
| Limoniidae | <i>Dicranophragma separatum</i> | Июль | Ч | Ч3 | -27,80 | 4,57 | -26,76 | 4,49 |
| Limoniidae | <i>Hoplolabis vicina</i> | Сент | Ч | Ч1 | -27,77 | 4,15 | -26,73 | 4,07 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,24 | 9,32 | -25,20 | 9,24 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,72 | 3,37 | -25,68 | 3,29 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,29 | 4,68 | -24,25 | 4,60 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -26,04 | 5,71 | -25,00 | 5,63 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -26,55 | 5,31 | -25,51 | 5,23 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -27,37 | 4,57 | -26,33 | 4,49 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -26,47 | 5,67 | -25,43 | 5,59 |
| Muscidae | <i>Phaonia rufiventris</i> | Сент | Ч | Ч1 | -24,46 | 3,53 | -23,42 | 3,45 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Ч | Ч1 | -25,23 | 11,78 | -24,19 | 11,70 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Ч | Ч1 | -25,79 | 10,55 | -24,75 | 10,47 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | Ч | Ч2 | -27,22 | 9,38 | -26,18 | 9,30 |
| Phoridae | <i>Megaselia ciliata</i> | Сент | Ч | Ч4 | -26,78 | 8,92 | -25,74 | 8,84 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -24,61 | 7,89 | -23,57 | 7,81 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -24,32 | 7,44 | -23,28 | 7,36 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -26,80 | 7,72 | -25,76 | 7,64 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | Ч | Ч3 | -26,00 | 5,82 | -24,96 | 5,74 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,55 | 9,77 | -25,51 | 9,69 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,52 | 8,95 | -25,48 | 8,87 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,58 | 9,02 | -25,54 | 8,94 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,53 | 8,83 | -25,49 | 8,75 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|-----------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,46 | 9,37 | -25,42 | 9,29 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч2 | -25,70 | 9,27 | -24,66 | 9,19 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч2 | -23,39 | 3,42 | -22,35 | 3,34 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч4 | -26,76 | 9,16 | -25,72 | 9,08 |
| Phoridae | <i>Megaselia</i> sp. | Сент | Ч | Ч4 | -26,19 | 11,29 | -25,15 | 11,21 |
| Phoridae | <i>Megaselia subtumida</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -25,95 | 8,75 | -24,91 | 8,67 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -26,54 | 12,58 | -25,50 | 12,50 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Сент | Ч | Ч2 | -25,67 | 15,82 | -24,63 | 15,74 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч1 | -25,96 | 8,85 | -24,92 | 8,77 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч1 | -23,52 | 11,26 | -22,48 | 11,18 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч2 | -25,41 | 8,58 | -24,37 | 8,50 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч2 | -25,21 | 10,39 | -24,17 | 10,31 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч2 | -26,11 | 12,44 | -25,07 | 12,36 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,92 | 8,90 | -24,88 | 8,82 |
| Phoridae | <i>Phora</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -26,15 | 9,58 | -25,11 | 9,50 |
| Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | Июль | Ч | Ч1 | -25,92 | 5,16 | -24,88 | 5,08 |
| Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | Июль | Ч | Ч1 | -26,24 | 4,47 | -25,20 | 4,39 |
| Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | Июль | Ч | Ч1 | -26,47 | 2,67 | -25,43 | 2,59 |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> sp. | Июль | Ч | Ч2 | -25,88 | 6,10 | -24,84 | 6,02 |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,89 | 4,45 | -24,85 | 4,37 |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,49 | 4,31 | -25,45 | 4,23 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> sp. | Сент | Ч | Ч1 | -26,45 | 4,62 | -25,41 | 4,54 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> sp. | Сент | Ч | Ч2 | -26,34 | 2,42 | -25,30 | 2,34 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> sp. | Сент | Ч | Ч2 | -25,74 | 2,10 | -24,70 | 2,02 |
| Sciaridae | <i>Bradysia</i> sp. | Сент | Ч | Ч4 | -26,32 | 2,99 | -25,28 | 2,91 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera</i> sp. | Июль | Ч | Ч1 | -24,78 | 3,73 | -23,74 | 3,65 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera</i> sp. | Июль | Ч | Ч2 | -24,46 | 3,37 | -23,42 | 3,29 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,74 | 2,53 | -24,70 | 2,45 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera</i> sp. | Июль | Ч | Ч3 | -25,99 | 3,06 | -24,95 | 2,98 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera trepida</i> | Апр-май | Ч | Ч1 | -26,69 | 2,65 | -25,65 | 2,57 |
| Sciaridae | <i>Corynoptera trepida</i> | Апр-май | Ч | Ч2 | -26,04 | 3,44 | -25,00 | 3,36 |
| Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | Сент | Ч | Ч1 | -24,96 | 11,87 | -23,92 | 11,79 |
| Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | Сент | Ч | Ч4 | -27,27 | 7,35 | -26,23 | 7,27 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera fontinalis</i> | Июль | Ч | Ч1 | -25,95 | 7,60 | -24,91 | 7,52 |
| Sphaeroceridae | <i>Leptocera fontinalis</i> | Июль | Ч | Ч1 | -28,53 | 7,63 | -27,49 | 7,55 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|-----------------|-----------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч1 | -27,39 | 11,60 | -26,35 | 11,52 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч1 | -27,30 | 9,55 | -26,26 | 9,47 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,75 | 9,01 | -25,71 | 8,93 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,54 | 9,59 | -25,50 | 9,51 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч2 | -26,85 | 7,19 | -25,81 | 7,11 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,48 | 8,86 | -25,44 | 8,78 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,37 | 7,67 | -25,33 | 7,59 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | Ч | Ч3 | -26,13 | 9,28 | -25,09 | 9,20 |
| Syrphidae | <i>Episyrphus balteatus</i> | Июль | Ч | Ч3 | -29,18 | 3,38 | -28,14 | 3,30 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С1 | -27,14 | 4,47 | -26,20 | 3,87 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С2 | -23,02 | 2,36 | -22,08 | 1,76 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С2 | -25,85 | 13,91 | -24,91 | 13,31 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С2 | -22,75 | 3,23 | -21,81 | 2,63 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С2 | -25,89 | 9,61 | -24,95 | 9,01 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С2 | -25,90 | 6,53 | -24,96 | 5,93 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С3 | -23,24 | 4,99 | -22,30 | 4,39 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С3 | -25,83 | 8,12 | -24,89 | 7,52 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С3 | -25,54 | -0,89 | -24,60 | -1,49 |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | Сент | С | С3 | -21,96 | 3,61 | -21,02 | 3,01 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С1 | -22,53 | 4,17 | -21,59 | 3,57 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,28 | 4,69 | -23,34 | 4,09 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -22,15 | 5,40 | -21,21 | 4,80 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -25,24 | 4,67 | -24,30 | 4,07 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,21 | 3,02 | -24,27 | 2,42 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С3 | -24,10 | 7,17 | -23,16 | 6,57 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Июль | С | С3 | -24,77 | 4,63 | -23,83 | 4,03 |
| Cecidomyiidae | Cecidomyiidae gen. spp. | Сент | С | С1 | -25,34 | 2,28 | -24,40 | 1,68 |
| Cecidomyiidae | <i>Parepidosis arcuata</i> | Сент | С | С2 | -26,43 | 3,99 | -25,49 | 3,39 |
| Cecidomyiidae | <i>Peromyia bicolor</i> | Апр-май | С | С1 | -26,84 | 1,83 | -25,90 | 1,23 |
| Cecidomyiidae | <i>Peromyia</i> spp. | Июль | С | С1 | -24,60 | 8,00 | -23,66 | 7,40 |
| Ceratopogonidae | Ceratopogonidae gen. spp. | Июль | С | С1 | -23,35 | 1,24 | -22,41 | 0,64 |
| Ceratopogonidae | <i>Forcipomyia pallida</i> | Июль | С | С2 | -23,95 | 1,91 | -23,01 | 1,31 |
| Chironomidae | Chironomidae gen. spp. | Апр-май | С | С1 | -25,57 | 3,08 | -24,63 | 2,48 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | С | С1 | -25,06 | 2,90 | -24,12 | 2,30 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | С | С1 | -24,92 | 2,57 | -23,98 | 1,97 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|---|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | С | С2 | -25,37 | 2,85 | -24,43 | 2,25 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | С | С3 | -24,93 | 2,26 | -23,99 | 1,66 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | Апр-май | С | С4 | -25,52 | 2,38 | -24,58 | 1,78 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | С | С1 | -24,95 | 2,10 | -24,01 | 1,50 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | С | С1 | -24,38 | 2,48 | -23,44 | 1,88 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | С | С2 | -23,50 | 2,74 | -22,56 | 2,14 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | С | С4 | -25,59 | 2,18 | -24,65 | 1,58 |
| Chironomidae | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | Апр-май | С | С4 | -25,20 | 1,60 | -24,26 | 1,00 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | Июль | С | С1 | -27,32 | 8,00 | -26,38 | 7,40 |
| Dolichopodidae | <i>Dolichopus</i> sp. | Июль | С | С1 | -23,60 | 8,45 | -22,66 | 7,85 |
| Limoniidae | Limoniidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,32 | 4,68 | -23,38 | 4,08 |
| Limoniidae | Limoniidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,42 | 5,26 | -23,48 | 4,66 |
| Limoniidae | Limoniidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,05 | 4,33 | -23,11 | 3,73 |
| Limoniidae | Limoniidae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,16 | 4,66 | -23,22 | 4,06 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -23,69 | 6,19 | -22,75 | 5,59 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -23,65 | 5,60 | -22,71 | 5,00 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -23,47 | 6,12 | -22,53 | 5,52 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -25,35 | 2,79 | -24,41 | 2,19 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -25,59 | 2,41 | -24,65 | 1,81 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -25,03 | 4,38 | -24,09 | 3,78 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -25,07 | 2,72 | -24,13 | 2,12 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -25,61 | 4,41 | -24,67 | 3,81 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С1 | -26,01 | 5,07 | -25,07 | 4,47 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С2 | -25,90 | 3,49 | -24,96 | 2,89 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С2 | -25,61 | 3,31 | -24,67 | 2,71 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С2 | -25,09 | 3,83 | -24,15 | 3,23 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С2 | -24,92 | 3,89 | -23,98 | 3,29 |
| Limoniidae | <i>Molophilus cinereifrons</i> | Июль | С | С2 | -25,20 | 4,20 | -24,26 | 3,60 |
| Muscidae | Muscidae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,98 | 3,73 | -24,04 | 3,13 |
| Muscidae | Muscidae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,26 | 5,85 | -23,32 | 5,25 |
| Muscidae | Muscidae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,23 | 4,09 | -24,29 | 3,49 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|--------------------------------|---------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Muscidae | Muscidae gen. spp. | Июль | С | С3 | -24,93 | 13,56 | -23,99 | 12,96 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | С | С1 | -23,59 | 13,33 | -22,65 | 12,73 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | С | С3 | -24,47 | 12,85 | -23,53 | 12,25 |
| Mycetophilidae | <i>Mycetophila fungorum</i> | Июль | С | С3 | -24,06 | 12,17 | -23,12 | 11,57 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | С | С2 | -25,37 | 8,12 | -24,43 | 7,52 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | С | С2 | -24,83 | 8,17 | -23,89 | 7,57 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | Сент | С | С3 | -24,11 | 13,40 | -23,17 | 12,80 |
| Phoridae | <i>Megaselia ciliata</i> | Сент | С | С1 | -24,18 | 7,29 | -23,24 | 6,69 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | С | С1 | -24,78 | 8,51 | -23,84 | 7,91 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | С | С1 | -25,86 | 6,75 | -24,92 | 6,15 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | С | С2 | -25,25 | 6,51 | -24,31 | 5,91 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | С | С3 | -25,25 | 11,15 | -24,31 | 10,55 |
| Phoridae | <i>Megaselia lata</i> | Апр-май | С | С4 | -24,26 | 7,53 | -23,32 | 6,93 |
| Phoridae | <i>Megaselia woodi</i> | Сент | С | С3 | -23,46 | 4,98 | -22,52 | 4,38 |
| Phoridae | <i>Phora artifrons</i> | Сент | С | С2 | -25,69 | 6,49 | -24,75 | 5,89 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С1 | -25,38 | 7,49 | -24,44 | 6,89 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,64 | 10,46 | -23,70 | 9,86 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,41 | 11,28 | -23,47 | 10,68 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -25,84 | 8,83 | -24,90 | 8,23 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -25,87 | 8,31 | -24,93 | 7,71 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,81 | 10,07 | -23,87 | 9,47 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,69 | 6,83 | -23,75 | 6,23 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,20 | 8,60 | -24,26 | 8,00 |
| Phoridae | Phoridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -24,37 | 10,68 | -23,43 | 10,08 |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> sp. | Июль | С | С1 | -26,79 | 6,14 | -25,85 | 5,54 |
| Psychodidae | <i>Psychoda</i> sp. | Июль | С | С2 | -25,17 | 8,35 | -24,23 | 7,75 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | Сент | С | С1 | -22,49 | 4,36 | -21,55 | 3,76 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | Сент | С | С2 | -24,63 | 4,59 | -23,69 | 3,99 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | Сент | С | С3 | -24,02 | 2,79 | -23,08 | 2,19 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С1 | -24,56 | 1,73 | -23,62 | 1,13 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С1 | -25,08 | 4,57 | -24,14 | 3,97 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,64 | 2,38 | -23,70 | 1,78 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -24,44 | 2,78 | -23,50 | 2,18 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -23,86 | 2,08 | -22,92 | 1,48 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,00 | 0,40 | -24,06 | -0,20 |

| Семейство | Вид | Сбор | Площадка | Ловушка | Измеренные значения | | Нормализованные значения | |
|----------------|-------------------------------|------|----------|---------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | | | | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,19 | 3,76 | -24,25 | 3,16 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -22,98 | 1,34 | -22,04 | 0,74 |
| Sciaridae | Sciaridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -24,04 | 2,22 | -23,10 | 1,62 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -26,77 | 10,09 | -25,83 | 9,49 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С2 | -26,14 | 6,59 | -25,20 | 5,99 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -26,76 | 7,00 | -25,82 | 6,40 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,84 | 3,07 | -24,90 | 2,47 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -25,86 | 6,50 | -24,92 | 5,90 |
| Sphaeroceridae | Sphaeroceridae gen. spp. | Июль | С | С3 | -26,91 | 8,08 | -25,97 | 7,48 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | С | С1 | -26,06 | 8,22 | -25,12 | 7,62 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | С | С1 | -24,74 | 10,31 | -23,80 | 9,71 |
| Sphaeroceridae | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | Июль | С | С1 | -25,17 | 3,62 | -24,23 | 3,02 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,34 | -1,06 | -28,34 | -1,06 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,49 | -0,88 | -28,49 | -0,88 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,53 | -0,41 | -28,53 | -0,41 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,53 | -0,68 | -28,53 | -0,68 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,17 | -1,24 | -28,17 | -1,24 |
| Опад | | Сент | Е | | -28,19 | -1,45 | -28,19 | -1,45 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,63 | -1,34 | -28,59 | -1,42 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,65 | -1,41 | -28,61 | -1,49 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,29 | -1,06 | -28,25 | -1,14 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,34 | -0,98 | -28,30 | -1,06 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,06 | 0,97 | -28,02 | 0,89 |
| Опад | | Сент | Ч | | -29,48 | -1,42 | -28,44 | -1,50 |
| Опад | | Сент | С | | -29,93 | -0,42 | -28,99 | -1,02 |
| Опад | | Сент | С | | -29,95 | -0,22 | -29,01 | -0,82 |
| Опад | | Сент | С | | -30,09 | -0,21 | -29,15 | -0,81 |
| Опад | | Сент | С | | -28,64 | -0,52 | -27,70 | -1,12 |
| Опад | | Сент | С | | -28,30 | -0,38 | -27,36 | -0,98 |
| Опад | | Сент | С | | -28,96 | -0,37 | -28,02 | -0,97 |

Таблица П3.2

Изотопный состав (нормализованные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) тканей двукрылых, пойманных эмерджентными ловушками в Малинках (Москва) в 2022 году. Приведены статистические показатели по видам двукрылых: М – среднее значение, SD – стандартное отклонение, R – размах.

| Семейство | Вид | Число образцов | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | | | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | | |
|-----------------|---|----------------|---------------------------|-----|-----|---------------------------|-----|------|
| | | | М | SD | R | М | SD | R |
| Agromyzidae | Agromyzidae gen. sp. | 1 | -30,3 | | | 2,2 | | |
| Anisopodidae | <i>Sylvicola fenestralis</i> | 16 | -24,5 | 1,9 | 6,0 | 6,1 | 4,1 | 14,8 |
| | <i>Sylvicola zetterstedti</i> | 1 | -27,0 | | | 17,2 | | |
| Anthomyiidae | Anthomyiidae gen. sp. | 1 | -28,9 | | | 3,1 | | |
| | <i>Pegomya rubivora</i> | 1 | -28,6 | | | 3,3 | | |
| Calliphoridae | <i>Pollenia griseotomentosa</i> | 2 | -25,3 | 0,1 | 0,2 | 5,9 | 1,1 | 1,5 |
| Cecidomyiidae | <i>Camptomyia drymophila</i> | 1 | -20,8 | | | 1,2 | | |
| | Cecidomyiidae gen. spp. | 24 | -24,4 | 1,6 | 8,0 | 4,5 | 2,5 | 8,7 |
| | <i>Parepidosis arcuata</i> | 1 | -25,5 | | | 4,4 | | |
| | <i>Peromyia bicolor</i> | 1 | -25,9 | | | 2,3 | | |
| | <i>Peromyia diadema</i> | 1 | -25,8 | | | 1,8 | | |
| | <i>Peromyia</i> spp. | 1 | -23,7 | | | 8,5 | | |
| | <i>Porricondyla</i> sp. | 1 | -24,9 | | | 3,8 | | |
| | <i>Trisopsis</i> sp. | 1 | -27,1 | | | 6,0 | | |
| Ceratopogonidae | Ceratopogonidae gen. spp. | 2 | -23,1 | 1,0 | 1,4 | 1,1 | 0,8 | 1,2 |
| | <i>Forcipomyia pallida</i> | 10 | -25,0 | 1,0 | 3,0 | 3,4 | 1,2 | 3,6 |
| Chironomidae | Chironomidae gen. spp. | 2 | -25,1 | 0,7 | 1,0 | 4,4 | 1,2 | 1,7 |
| | <i>Gymnometriocnemus brumalis</i> | 11 | -24,6 | 0,9 | 3,1 | 3,0 | 0,5 | 1,7 |
| | <i>Gymnometriocnemus kamimegavirgus</i> | 10 | -25,0 | 1,4 | 4,2 | 3,0 | 0,8 | 2,8 |
| | <i>Limnophyes minimus</i> | 1 | -25,4 | | | 6,2 | | |
| Chloropidae | Chloropidae gen. sp. | 1 | -23,4 | | | 8,4 | | |
| | <i>Elachiptera diastema</i> | 1 | -27,3 | | | 10,0 | | |
| | <i>Elachiptera tuberculifera</i> | 2 | -24,6 | 0,3 | 0,4 | 11,5 | 1,2 | 1,6 |
| Dolichopodidae | <i>Campsicnemus scambus</i> | 7 | -25,1 | 0,9 | 2,6 | 7,1 | 1,0 | 2,7 |
| | Dolichopodidae gen. spp. | 4 | -25,4 | 0,3 | 0,6 | 7,4 | 1,2 | 2,6 |
| | <i>Dolichopus</i> spp. | 2 | -23,7 | 1,4 | 2,0 | 8,4 | 0,7 | 1,0 |
| Drosophilidae | <i>Scaptomyza flava</i> | 1 | -24,8 | | | 6,6 | | |
| Empididae | <i>Phyllodromia melanocephala</i> | 1 | -25,4 | | | 4,5 | | |
| Fanniidae | <i>Fannia similis</i> | 5 | -26,5 | 0,8 | 1,9 | 5,1 | 1,2 | 2,9 |
| Hybotidae | <i>Bicellaria intermedia</i> | 6 | -24,2 | 0,5 | 1,0 | 5,3 | 0,5 | 1,2 |
| Limoniidae | <i>Dicranophragma separatum</i> | 4 | -25,1 | 1,1 | 2,3 | 4,9 | 0,2 | 0,4 |
| Limoniidae | <i>Hoplolabis vicina</i> | 1 | -26,7 | | | 4,3 | | |
| | Limoniidae gen. spp. | 5 | -22,8 | 1,0 | 2,4 | 6,6 | 3,1 | 7,3 |
| | <i>Molophilus cinereifrons</i> | 16 | -24,2 | 0,9 | 3,1 | 4,9 | 1,7 | 6,6 |
| Muscidae | <i>Musca</i> sp. | 5 | -25,3 | 0,8 | 2,1 | 5,3 | 0,5 | 1,1 |
| Muscidae | Muscidae gen. spp. | 4 | -23,9 | 0,4 | 1,0 | 7,3 | 4,6 | 9,8 |

| Семейство | Вид | Число образцов | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | | | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | | |
|----------------------|--------------------------------|------------------------|---------------------------|-------|-----|---------------------------|-----|------|
| | | | M | SD | R | M | SD | R |
| | <i>Phaonia rufiventris</i> | 1 | -23,4 | | | 3,7 | | |
| Mycetophilidae | <i>Cordyla fissa</i> | 1 | -24,2 | | | 15,2 | | |
| | <i>Mycetophila fungorum</i> | 10 | -23,5 | 1,2 | 4,2 | 8,7 | 3,8 | 11,1 |
| Phoridae | <i>Megaselia brevicostalis</i> | 10 | -24,6 | 0,9 | 3,0 | 10,5 | 1,9 | 5,3 |
| | <i>Megaselia ciliata</i> | 3 | -25,3 | 1,9 | 3,8 | 7,4 | 1,9 | 3,8 |
| | <i>Megaselia lata</i> | 12 | -24,6 | 1,1 | 3,6 | 7,8 | 1,4 | 5,7 |
| | <i>Megaselia scalaris</i> | 1 | -27,4 | | | 4,9 | | |
| | <i>Megaselia</i> spp. | 10 | -25,1 | 1,0 | 3,5 | 8,9 | 2,0 | 7,9 |
| | <i>Megaselia subtumida</i> | 1 | -24,9 | | | 8,9 | | |
| | <i>Megaselia woodi</i> | 7 | -25,2 | 1,2 | 3,5 | 4,1 | 0,9 | 2,7 |
| | <i>Phora artifrons</i> | 6 | -25,4 | 0,9 | 2,1 | 5,8 | 7,3 | 17,6 |
| | <i>Phora dubia</i> | 1 | -25,9 | | | -0,3 | | |
| | <i>Phora</i> sp. | 7 | -24,4 | 0,9 | 2,6 | 10,1 | 1,4 | 3,9 |
| | Phoridae gen. spp. | 17 | -24,5 | 0,6 | 1,9 | 9,0 | 1,8 | 6,1 |
| | Psychodidae | <i>Psychoda lobata</i> | 3 | -25,2 | 0,3 | 0,6 | 4,2 | 1,3 |
| <i>Psychoda</i> spp. | | 5 | -25,0 | 0,6 | 1,6 | 6,1 | 1,8 | 4,4 |
| Sciaridae | <i>Bradysia nitidicollis</i> | 5 | -23,9 | 1,8 | 4,6 | 3,2 | 1,8 | 4,1 |
| | <i>Bradysia</i> spp. | 6 | -25,2 | 0,4 | 1,1 | 3,4 | 1,0 | 2,5 |
| | <i>Corynoptera</i> spp. | 5 | -24,4 | 0,8 | 1,7 | 2,9 | 1,0 | 2,7 |
| | <i>Corynoptera trepida</i> | 3 | -25,6 | 0,5 | 1,0 | 3,2 | 0,4 | 0,8 |
| | <i>Epidapus gracilis</i> | 1 | -25,5 | | | 3,8 | | |
| | <i>Sciara</i> sp. | 1 | -25,4 | | | 5,5 | | |
| Sciaridae gen. spp. | 13 | -23,7 | 0,8 | 3,4 | 3,0 | 1,4 | 5,2 | |
| Sphaeroceridae | <i>Crumomyia fimetaria</i> | 2 | -25,1 | 1,6 | 2,3 | 9,7 | 3,2 | 4,5 |
| | <i>Leptocera fontinalis</i> | 5 | -25,9 | 1,0 | 2,6 | 7,0 | 1,1 | 2,6 |
| | <i>Leptocera</i> sp. | 1 | -28,5 | | | 11,6 | | |
| | Sphaeroceridae gen. spp. | 6 | -25,4 | 0,5 | 1,1 | 7,3 | 2,3 | 7,0 |
| | <i>Terrilimosina schmitzi</i> | 14 | -25,2 | 0,8 | 2,8 | 8,3 | 2,5 | 7,9 |
| Syrphidae | <i>Episyrphus balteatus</i> | 1 | -28,1 | | | 3,5 | | |
| Опад | Площадка Ельник | 6 | -28,4 | 0,2 | 0,4 | -1,0 | 0,4 | 1,0 |
| | Площадка Черноольшаник | 6 | -29,4 | 0,2 | 0,6 | -0,9 | 0,9 | 2,4 |
| | Площадка Сосняк | 6 | -29,3 | 0,8 | 1,8 | -0,4 | 0,1 | 0,3 |

Таблица ПЗ.3. Результаты эксперимента с внесением в почву изотопной метки – данные изотопного анализа. Экологические группы: П – педобионты и герпетобионты, Т – тамнобионты. Для животных из экспериментальной группы указано наличие или отсутствие метки (соответственно 0 и 1) и α – доля кукурузного углерода. Подробности о вычислениях см. в главе 6.

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|--------|--------------|-----------------------------|----------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Контроль | Aranei | Anyphaenidae | <i>Anyphaena accentuata</i> | Подстилка, травостой | П | -27,2 | 5,8 | | |
| Контроль | Aranei | Anyphaenidae | <i>Anyphaena accentuata</i> | Подстилка, травостой | П | -26,9 | 4,4 | | |
| Контроль | Aranei | Hahniidae | <i>Hahnina ononidum</i> | Подстилка | П | -26,1 | 7,0 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Anyphaena accentuata</i> | Подстилка, травостой | П | -26,4 | 6,8 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Ceratinella brevis</i> | Подстилка | П | -25,7 | 4,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,4 | 3,8 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,1 | 5,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,5 | 5,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,6 | 5,3 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,0 | 4,2 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,4 | 5,8 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,6 | 4,0 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,4 | 5,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,6 | 5,0 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Oedothorax</i> sp. | Подстилка | П | -25,6 | 6,2 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -26,7 | 4,0 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -26,3 | 5,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -26,6 | 6,3 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -26,2 | 6,2 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -27,1 | 5,2 | | |
| Контроль | Aranei | Lycosidae | <i>Pirata</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -24,9 | 8,6 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila praticola</i> | Подстилка | П | -25,3 | 4,9 | | |

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|--------|-------------|-----------------------------------|----------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila</i> sp. | Подстилка | П | -26,2 | 3,2 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila</i> sp. | Подстилка | П | -25,4 | 5,7 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila</i> sp. | Подстилка | П | -26,1 | 0,6 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila</i> sp. | Подстилка | П | -25,7 | 1,4 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Ozyptila</i> sp. | Подстилка | П | -26,0 | -1,1 | | |
| Контроль | Aranei | Zoridae | <i>Zora nemoralis</i> | Подстилка, травостой | П | -26,3 | 4,3 | | |
| Контроль | Aranei | Zoridae | <i>Zora nemoralis</i> | Подстилка, травостой | П | -26,1 | 3,6 | | |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | Подстилка, травостой | П | -22,3 | 8,5 | 1 | 29,6 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | Подстилка, травостой | П | -23,0 | 9,1 | 0 | 25,2 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Anguliphantes angulipalpis</i> | Подстилка, травостой | П | -22,6 | 8,5 | 1 | 27,5 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Centromerus sylvaticus</i> | Подстилка | П | -25,5 | 9,2 | 0 | 9,6 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -26,5 | 4,3 | 0 | 3,2 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Microneta viaria</i> | Подстилка | П | -25,6 | 6,3 | 0 | 8,6 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes cristatus</i> | Подстилка, травостой | П | -22,3 | 7,5 | 1 | 29,4 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes cristatus</i> | Подстилка, травостой | П | -25,0 | 8,2 | 0 | 12,7 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes cristatus</i> | Подстилка, травостой | П | -20,8 | 8,8 | 1 | 39,0 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -23,4 | 9,8 | 0 | 22,6 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -25,0 | 6,8 | 0 | 12,4 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Tenuiphantes</i> sp. | Подстилка, травостой | П | -23,6 | 8,4 | 0 | 21,4 |
| Контроль | Aranei | Araneidae | Araneidae gen. sp. | Деревья | Т | -24,5 | 5,4 | | |
| Контроль | Aranei | Araneidae | Araneidae gen. sp. | Деревья | Т | -26,4 | 7,4 | | |
| Контроль | Aranei | Clubionidae | <i>Clubiona caerulescens</i> | Деревья | Т | -22,8 | 7,9 | | |
| Контроль | Aranei | Clubionidae | <i>Clubiona caerulescens</i> | Деревья | Т | -26,7 | 4,0 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Linyphia triangularis</i> | Травостой | Т | -26,1 | 2,1 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Linyphia triangularis</i> | Травостой | Т | -25,8 | 2,8 | | |
| Контроль | Aranei | Linyphiidae | <i>Neriene radiata</i> | Травостой | Т | -25,3 | 5,1 | | |

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|--------|----------------|-----------------------------|----------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Контроль | Aranei | Philodromidae | Philodromidae gen. sp. | Травостой | Т | -26,6 | 6,3 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -25,2 | 5,1 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -25,0 | 7,3 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -26,0 | 6,8 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -25,9 | 6,0 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -25,5 | 7,8 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -25,5 | 4,9 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mendei</i> | Травостой | Т | -26,0 | 5,4 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Pachygnatha listeri</i> | Травостой | Т | -27,1 | 2,6 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | <i>Pachygnatha listeri</i> | Травостой | Т | -26,9 | 3,2 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | Tetragnathidae gen. sp. | Травостой | Т | -27,4 | 5,7 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | Tetragnathidae gen. sp. | Травостой | Т | -25,7 | 7,9 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | Tetragnathidae gen.sp. | Травостой | Т | -25,9 | 6,1 | | |
| Контроль | Aranei | Tetragnathidae | Tetragnathidae gen.sp. | Травостой | Т | -25,3 | 8,0 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Xysticus audax</i> | Травостой | Т | -27,8 | -1,3 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Xysticus</i> sp. | Травостой | Т | -26,8 | 5,3 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Xysticus</i> sp. | Травостой | Т | -26,2 | 4,0 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Xysticus</i> sp. | Травостой | Т | -26,8 | 5,2 | | |
| Контроль | Aranei | Thomisidae | <i>Xysticus</i> sp. | Травостой | Т | -25,3 | 5,8 | | |
| Эксперимент 1 | Aranei | Anyphaenidae | <i>Anyphaena accentuata</i> | Травостой | Т | -22,7 | 9,3 | 0 | 27,1 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Bolyphantas alticeps</i> | Травостой | Т | -25,6 | 6,4 | 0 | 9,0 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Linyphiidae | <i>Helophora insignis</i> | Травостой | Т | -20,6 | 11,0 | 1 | 40,3 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Nerience clathrata</i> | Травостой | Т | -24,5 | 8,1 | 0 | 15,5 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Nerience clathrata</i> | Травостой | Т | -23,3 | 6,0 | 0 | 23,0 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Nerience clathrata</i> | Травостой | Т | -18,3 | 11,2 | 1 | 54,3 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Nerience clathrata</i> | Травостой | Т | -25,7 | 7,5 | 0 | 8,2 |

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|------------|----------------|----------------------------|------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Neriere clathrata</i> | Травостой | Т | -19,6 | 12,8 | 1 | 46,0 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Linyphiidae | <i>Neriere clathrata</i> | Травостой | Т | -26,1 | 10,7 | 0 | 5,8 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Tetragnathidae | <i>Metellina mengei</i> | Травостой | Т | -18,1 | 10,9 | 1 | 55,8 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Tetragnathidae | <i>Pachygnatha listeri</i> | Травостой | Т | -24,6 | 8,4 | 0 | 14,9 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Tetragnathidae | <i>Pachygnatha listeri</i> | Травостой | Т | -23,3 | 9,4 | 0 | 23,0 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -23,9 | 10,1 | 0 | 19,3 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -22,5 | 9,9 | 0 | 28,2 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -23,0 | 8,4 | 0 | 25,0 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -23,4 | 8,4 | 0 | 22,6 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -23,9 | 9,7 | 0 | 19,5 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -25,0 | 6,7 | 0 | 12,3 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -24,0 | 9,2 | 0 | 19,0 |
| Эксперимент 2 | Aranei | Theridiidae | <i>Enoplognatha ovata</i> | Травостой | Т | -23,5 | 8,2 | 0 | 22,2 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Ero furcata</i> | Травостой | Т | -25,7 | 9,4 | 0 | 8,1 |
| Эксперимент 1 | Aranei | Theridiidae | <i>Theridion</i> sp. | Деревья | Т | -19,5 | 10,0 | 1 | 46,8 |
| Контроль | Aranei | Aranei fam. | Aranei fam. gen.sp. | Различные | | -25,3 | 3,8 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,5 | 2,3 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -27,0 | 1,2 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,6 | 1,0 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,9 | 1,4 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -27,3 | 1,9 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,0 | 5,8 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -25,6 | 2,6 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,3 | 5,4 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -25,7 | 5,9 | | |
| Контроль | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -27,0 | 5,3 | | |

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|----------------|----------------|-------------------------------|----------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -27,3 | 9,3 | 0 | -2,0 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -26,5 | 5,1 | 0 | 3,0 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -21,4 | 8,3 | 1 | 35,2 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -25,3 | 4,8 | 0 | 10,4 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -22,9 | 9,4 | 1 | 25,7 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -13,6 | 11,5 | 1 | 83,5 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -25,7 | 14,4 | 0 | 8,3 |
| Эксперимент 1 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -24,8 | 9,4 | 0 | 13,6 |
| Эксперимент 2 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -17,6 | 10,0 | 1 | 58,8 |
| Эксперимент 2 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -15,0 | 10,0 | 1 | 75,2 |
| Эксперимент 2 | Coleoptera | Staphylinidae | Staphylinidae gen. sp. | Подстилка, почва | П | -24,1 | 8,8 | 0 | 18,2 |
| Контроль | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,7 | 6,3 | | |
| Контроль | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,6 | 6,2 | | |
| Контроль | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -25,1 | 4,5 | | |
| Контроль | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -25,0 | 3,8 | | |
| Контроль | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,9 | 4,8 | | |
| Эксперимент 1 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -23,1 | 6,9 | 0 | 24,4 |
| Эксперимент 1 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -21,8 | 7,2 | 1 | 32,8 |
| Эксперимент 1 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,1 | 6,8 | 0 | 17,9 |
| Эксперимент 2 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,8 | 5,9 | 0 | 13,6 |
| Эксперимент 2 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -24,1 | 4,5 | 0 | 18,0 |
| Эксперимент 2 | Lithobiomorpha | Lithobiidae | <i>Monotarsobius curtipes</i> | Подстилка, почва | П | -20,5 | 9,2 | 1 | 40,9 |
| Контроль | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -27,3 | 5,1 | | |
| Контроль | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -26,8 | 6,1 | | |
| Контроль | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -26,2 | 6,1 | | |
| Контроль | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -25,7 | 3,7 | | |

| Эксперим. группа | Отряд | Семейство | Вид | Среда обитания | Экол. группа | $\delta^{13}\text{C}$, ‰ | $\delta^{15}\text{N}$, ‰ | Наличие метки | α , % |
|------------------|-----------|----------------|-------------------------|----------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|--------------|
| Контроль | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -25,8 | 5,0 | | |
| Эксперимент 1 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -24,0 | 6,8 | 0 | 18,9 |
| Эксперимент 1 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -26,4 | 5,3 | 0 | 3,5 |
| Эксперимент 1 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -25,9 | 5,1 | 0 | 6,9 |
| Эксперимент 2 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -25,8 | 3,4 | 0 | 7,7 |
| Эксперимент 2 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -26,8 | 3,6 | 0 | 1,1 |
| Эксперимент 2 | Opiliones | Opiliones fam. | Opiliones fam. gen. sp. | Подстилка, травостой | П | -28,5 | 3,3 | 0 | -9,1 |