

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Цуриков Сергей Михайлович

**СТРУКТУРА ТРОФИЧЕСКИХ НИШ КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП
ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ ТРОПИЧЕСКОГО
МУССОННОГО ЛЕСА**

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Специальность 03.02.05 – энтомология

Научный руководитель

к.б.н. Наталия Валентиновна Беляева

Специальность 03.02.08 – экология

Научный руководитель

д.б.н. Алексей Владимирович Тиунов

Москва – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Актуальность исследования	5
Цель и задачи исследования.....	8
Положения, выносимые на защиту.....	9
Научная новизна	10
Научно-практическая значимость.....	11
Личный вклад автора	12
Апробация работы	12
Публикации автора по теме диссертации.....	12
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1. Современные представления о структуре детритных пищевых сетей	13
1.1.1. Принципиальная схема детритных пищевых сетей.....	13
1.1.2. Источники энергии в почвенных пищевых сетях	14
1.1.3. Разнообразие почвенных сапрофагов.....	17
1.1.4. «Таксономическая достаточность» почвенных сапрофагов	20
1.1.5. Основные группы почвенных сапрофагов	22
1.2. Термиты (Insecta: Isoptera).....	24
1.2.1. Общие сведения	24
1.2.2. Питание	27
1.2.3. Экологические группы термитов.....	29
1.3. Панцирные клещи (Acari: Oribatida)	31
1.3.1. Общие сведения	31
1.3.2. Питание	34
1.3.3. Трофические группы панцирных клещей	39
1.4. Изотопный анализ. Общие принципы и применение в экологии	40
1.4.1. «Изотопный ландшафт» местообитаний почвенных сапрофагов.....	44
1.4.2. Применение изотопного анализа для исследования термитов.....	47

1.4.2.1. Особенности формирования изотопного состава термитов.....	52
1.4.2.2. Изотопный состав разных трофических групп термитов.....	55
1.4.3. Применение изотопного анализа для исследования панцирных клевей.....	61
ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛЬНЫХ ПЛОЩАДОК И ОСНОВНОЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ.....	71
2.1. Регион исследования.....	71
2.2. Характеристика модельных площадок	72
2.3. Изотопный анализ	74
2.4. Нормализация изотопного состава образцов	75
ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТЕРМИТОВ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА.....	78
3.1. Материал и методы	79
3.1.1. Материал исследования.....	79
3.1.2. Коррекция изотопного состава на неорганические карбонаты.....	80
3.1.3. Газовая хроматография	81
3.1.4. Статистическая обработка данных	82
3.2. Результаты	82
3.2.1. Трофические ниши термитов по данным изотопного анализа	82
3.2.2. Метаногенез и азотфиксация у термитов	88
3.3. Обсуждение	90
ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПАНЦИРНЫХ КЛЕВЕЙ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА.....	97
4.1. Материал и методы	99
4.1.1. Материал исследования.....	99
4.1.2. Коррекция изотопного состава на неорганические карбонаты.....	100
4.1.3. Опубликованные данные об изотопном составе орибатид	101
4.1.4. Статистическая обработка данных	103
4.2. Результаты	105

4.2.1. Изотопный состав панцирных клещей	105
4.2.2. Трофические ниши орибатид тропического и умеренного леса	111
4.2.3. Изотопный состав орибатид из разных регионов	113
4.3. Обсуждение	115
4.3.1. Расшифровка трофических ниш панцирных клещей по данным изотопного анализа.....	115
4.3.2. Трофические ниши орибатид тропического леса и лесов умеренных широт.....	118
4.3.3. Консервативность трофических ниш орибатид в разных регионах .	122
ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ДВУХ КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП САПРОФАГОВ.....	124
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
ВЫВОДЫ	130
БЛАГОДАРНОСТИ	131
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	132

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Функционирование лесных экосистем в значительной степени определяется процессами, происходящими в почве. Здесь осуществляется деструкция органического вещества, что определяет продуктивность всей экосистемы и баланс процессов депонирования и эмиссии углерода. Деструкцию в почве обеспечивают крайне разнообразные сообщества живых организмов, объединенные в детритную пищевую сеть. Они обеспечивают циркуляцию основных биогенных элементов, а также формируют важный пищевой ресурс для многих наземных животных. Исследование почвенного населения и структуры детритных пищевых сетей необходимо для познания принципов функционирования лесных экосистем и грамотного управления лесами, в том числе в вопросах лесовосстановления.

Сложные и многообразные взаимодействия почвенной биоты особенно характерны для сложно организованных сообществ тропических лесов, которые выполняют важные функции в масштабе всей биосферы, включая формирование газового состава атмосферы, гидрорежима почвы, депонирования и эмиссии углерода. Они служат также важнейшим центром биоразнообразия. Из-за активной хозяйственной деятельности человека площадь естественных тропических лесов высокими темпами сокращается (Achard et al. 2002; Brook et al. 2006). Деграция и уничтожение первичных тропических лесов происходит и в Юго-Восточной Азии. Несмотря на это, фауна и флора Вьетнама по-прежнему занимают ведущие места по показателям биологического разнообразия и уровня эндемизма в Индокитайской зоогеографической подобласти (MacKinnon, MacKinnon 1986; Sodhi et al. 2004).

Видовое разнообразие почвенных сапрофагов в тропических лесных экосистемах очень велико (Wardle 2002), хотя для некоторых групп почвенных животных, таких как нематоды и коллемболы, максимальное разнообразие

зафиксировано в умеренных широтах (Boag, Yeates 1998; Groombridge, Jenkins 2002). Согласно классическим представлениям, основными механизмами поддержания высокого биологического разнообразия тропических сообществ могут быть высокая плотность упаковки ниш или большое разнообразие доступных ресурсов (Hill, Hill 2001). В настоящее время неизвестно, в какой степени эти гипотезы могут быть приложимы к сообществам почвенных сапрофагов. Основным энергетическим ресурсом почвенных организмов является мертвое органическое вещество (детрит). Детрит гетерогенен и включает в себя очень разные по физическим и химическим свойствам компоненты, включая лиственный опад, древесные остатки, органическое вещество почвы, мертвые ткани животных и грибов и т.п. На фоне высокого разнообразия живой растительности наземного яруса, разнообразие растительных остатков тропического леса может быть даже ниже, чем в лесах умеренного климата. Это происходит, в первую очередь, за счет быстрой утилизации растительного опада животными (главным образом термитами) и микроорганизмами, в то время как в лесах умеренных широт формируется сложная гетерогенная подстилки. Тем не менее, одним из возможных механизмов, обеспечивающих высокое видовое разнообразие почвенных животных в тропических почвах, может быть дифференциация трофических ниш. Чтобы проверить эту гипотезу, необходимо описать структуру трофических ниш сапрофагов.

Одной из групп почвенных животных, для которых максимальное разнообразие отмечено именно в тропиках, являются термиты (Collins 1989). В пределах одного биотопа может сосуществовать несколько десятков видов (Беляева 2011). Термиты относительно хорошо изучены, но механизмы поддержания видового разнообразия этой группы не всегда удается объяснить классическим разделением ресурсов (Bourguignon et al. 2009). Для мелких почвенных сапрофагов тропических регионов, таких как коллемболы или панцирные клещи, принципы организации трофических ниш практически не

исследованы. В данной работе в качестве модельных объектов из групп почвенной макрофауны мы выбрали термитов, а из мезофауны – панцирных клещей, классический объект почвенно-зоологических исследований (Криволуцкий 1976; Maraun et al. 2008).

Описание структуры сложных и разнообразных сообществ беспозвоночных (в частности тропических), с учетом недостаточной изученности их представителей, связано с необходимостью упрощать систему. Поэтому вопрос таксономической достаточности, то есть описания сообществ на надвидовом уровне (родов, семейств, отрядов или даже классов) в экологических исследованиях звучит всё чаще.

В последнее время принцип таксономической достаточности всё больше применяется и в отношении почвенных сапрофагов (Potapov et al. 2016a; Minor et al. 2017; Potapov et al. 2019a). Принцип основан на выборе и использовании более грубого таксономического разрешения (например, семейств или родов вместо видов) при идентификации «функциональной единицы» сообщества. Главное, чтобы выбранный уровень таксономической агрегации позволял адекватно оценивать интересующие исследователя особенности структуры сообщества или его динамики (Terlizzi et al. 2003). Оценка применимости принципа таксономической достаточности стала одной из задач данной работы.

Исследование трофических связей почвенных животных и потоков вещества и энергии через детритные пищевые сети затруднены мелкими размерами и скрытым образом жизни представителей почвенной фауны. В последние годы для исследования структуры почвенных трофических сетей широко применяется изотопный анализ (Fry 2006; Тиунов 2007). Изучение изотопного состава биогенных элементов, прежде всего соотношения стабильных изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ и $^2\text{H}/^1\text{H}$ живых и неживых объектов, представляет собой мощный инструмент для исследования функционирования экосистем в естественных условиях. Применение метода

базируется на нескольких основных положениях. Во-первых, изотопный состав любого организма отражает интегрированный во времени изотопный состав его пищи (DeNiro, Epstein 1978, 1981; Gannes et al. 1997). Во-вторых, происходит закономерное, хотя и небольшое, накопление тяжелого изотопа углерода ^{13}C и азота ^{15}N в трофических цепях (трофическое фракционирование) (Martínez Del Rio et al. 2009). Кроме того, содержание тяжелых изотопов ^{13}C и ^{15}N в органическом веществе почвы увеличивается с глубиной, что отражается на изотопном составе почвенных животных (Тиунов 2007). Закономерное измерение изотопного состава углерода и азота в пищевой цепи позволяет определить трофическую нишу, занимаемую организмом в экосистеме (McCutchan et al. 2003; Potapov et al. 2019b). Поэтому в качестве основного метода исследования трофической структуры почвенных сапрофагов нами выбран анализ стабильных изотопов углерода и азота.

Предметом данной работы стало исследование структуры трофических ниш термитов (Insecta: Isoptera) и панцирных клещей (Acari: Oribatida), как типичных и функционально значимых представителей сапрофагов тропического муссонного леса.

Цель и задачи исследования

Цель исследования:

Определить особенности структуры трофических ниш ключевых групп почвенных сапрофагов тропического муссонного леса: термитов и панцирных клещей.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

- 1) Определить трофические ниши термитов и панцирных клещей в тропическом лесу национального парка Донгнай (Южный Вьетнам) с помощью изотопного анализа.

2) Сравнить особенности трофической структуры (диапазон потребляемых ресурсов, степень межвидовой дифференциации трофических ниш) таксоценов термитов и панцирных клещей.

3) Сравнить трофическую структуру таксоценов панцирных клещей тропического леса и лесов умеренных широт.

4) Оценить устойчивость трофических ниш надвидовых таксонов орибатид в разных регионах.

Положения, выносимые на защиту

1) Изотопный состав тканей высших термитов (Termitidae) отражает пищевую специализацию термитов и их принадлежность к четырем трофическим группам: мицетофаги (гриборазводящие термиты), ксилофаги, гумифаги и лишенофаги.

2) Несмотря на то, что и термиты, и орибатида, относятся к числу наиболее массовых и функционально значимых почвенных сапрофагов, диапазон «изотопных» трофических ниш термитов значительно шире, чем орибатид. Это может быть связано со многими факторами, в первую очередь, с наличием у термитов разнообразных кишечных мутуалистов (и, соответственно, возможностью освоения разнообразных субстратов), но также с развитой социальной организацией и высокой мобильностью.

3) Диапазон трофических ниш панцирных клещей в тропическом лесу сходен с таковым в лесах умеренных широт и включает сапро/микробофагов, альго/лишенофагов и хищников/некрофагов. Трофические группы орибатид не имеют четких границ.

4) Вопреки известной гипотезе о плотной упаковке экологических ниш в тропических сообществах, плотность упаковки «изотопных» трофических ниш орибатид незначительно различается в таксоценох панцирных клещей тропического леса и лесов умеренных широт.

5) Консерватизм трофических ниш орибатид на уровне семейств сохраняется не только в пределах локальных местообитаний, но даже между разными регионами, что подтверждает принцип «таксономической достаточности», согласно которому информация об основных экологических характеристиках сохраняется при объединении видов в более высокие таксономические группы.

6) Результаты изотопного анализа большей части видов термитов и орибатид согласуются с классической гипотезой о дифференциации трофических ниш как о механизме сосуществования близких видов. Однако высокое разнообразие термитов-мицетофагов, потребляющих схожие пищевые субстраты, не укладывается в классическую концепцию, и может определяться нейтральными механизмами сосуществования близких видов.

Научная новизна

В работе впервые исследован изотопный состав азота и углерода панцирных клещей тропического муссонного леса. Впервые показано, что число трофических уровней и плотность упаковки «изотопных» трофических ниш слабо различаются между таксоценозами панцирных клещей тропического леса и лесов умеренных широт. Показано, что диапазон «изотопных» трофических ниш у термитов значительно шире, чем у орибатид, что может быть связано с особенностями микробиологической обработки термитами растительных субстратов, высокой социальной организацией и мобильностью. Впервые предложена и апробирована методика определения трофических ниш почвенных членистоногих на основе данных изотопного состава тканей путем сравнения с хорошо исследованными «реперными» группами почвенных животных. Впервые обнаружено сходство трофических ниш разных видов орибатид, относящихся к одному семейству, даже среди панцирных клещей из разных регионов и биомов. Получены данные, свидетельствующие как в пользу

классической теории сосуществования близких видов путем разделения трофических ниш, так и в пользу нейтральных механизмов сосуществования.

Научно-практическая значимость

Исследование описывает структуру трофических ниш двух ключевых групп почвенных сапрофагов тропического муссонного леса. Предложенная и апробированная методика определения трофических ниш почвенных членистоногих на основе данных изотопного состава тканей путем сравнения с хорошо исследованными «реперными группами» позволит существенно облегчить будущие исследования структуры трофических сетей.

Принцип «таксономической достаточности», продемонстрированный на панцирных клещах, позволит почвенным экологам снизить планку минимальной таксономической идентификации орибатид до уровня семейств, что может существенно ускорить исследования в области трофической экологии данной группы.

Получены новые знания о трофической экологии термитов, в том числе видов семейств Rhinotermitidae (*Coptotermes curvignathus* Holmgren) и Kalotermitidae (*Cryptotermes havilandi* (Sjostedt), *Glyptotermes brevicaudatus* (Haviland)). Многие представители этих семейств относятся к особо опасным вредителям плантаций чая, какао, эвкалипта, кокосовых пальм, фруктовых деревьев, лесных насаждений, зданий и различных деревянных конструкций.

Исследование почвенного населения с точки зрения структуры и трофических взаимодействий необходимо для адекватной оценки функционирования лесных экосистем, интенсивности эмиссии и депонирования углерода, участия почвенного населения в процессах почвообразования, и, в конечном счете, для правильного управления тропическими лесами.

Личный вклад автора

Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научными руководителями.

Автором выполнены сбор части материалов, подготовка основной части образцов, проведен изотопный анализ животных и растительных материалов; анализ данных литературы, обработка полученных данных и их интерпретация, подготовка публикаций.

Идентификация и отчасти сбор термитов проведены к.б.н. Н.В. Беляевой (МГУ). Микробиологический анализ проведен к.б.н. Н.В. Костиной (МГУ). Сбор панцирных клещей опада проведен к.б.н. С.Г. Ермиловым (ТюмГУ) и к.б.н. А.Е. Аничкиным (ИПЭЭ РАН). Идентификация орибатид проведена к.б.н. С.Г. Ермиловым. Орибатиды «подвешенного» опада собраны автором, частично определены к.б.н. В.Д. Леоновым (ИПЭЭ РАН).

Апробация работы

Результаты работы представлены в устных докладах на российских и международных конференциях и совещаниях: XXI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов–2014» (2014); XVII и XVIII Всероссийском Совещании по почвенной зоологии (2014 и 2018), IV (2015) и V (2017) Полевых школах по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых.

Публикации автора по теме диссертации

По теме работы опубликовано 13 печатных работ: 6, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science, и 7 публикации в материалах и тезисах конференций

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Современные представления о структуре детритных пищевых сетей

1.1.1. Принципиальная схема детритных пищевых сетей

Выделяют два типа пищевых цепей – пастбищные и детритные. Основу пастбищных сетей составляют зеленые растения, детритных – мертвое органическое вещество (детрит; Криволицкий, Покаржевский 1990; Чернова, Былова 2004). В наземных экосистемах, особенно в лесах, лишь небольшая часть первичной продукции, производимой растениями (обычно не более 10%), потребляется участниками пастбищной пищевой сети (Стриганова 1980), остальная часть в конечном итоге поступает в почву и вовлекается в детритную пищевую сеть. Мощность потока углерода (энергии), проходящего через детритные пищевые сети, значительно выше, чем через пастбищные (Shurin et al. 2006), что и определяет общее доминирование детритных пищевых сетей в экосистемах (Petersen, Luxton 1982). Биомасса самих почвенных животных во много раз выше, чем наземных, и может достигать 80% и выше от общей биомассы животных в экосистеме (Стриганова 1980). Детритные пищевые сети формируют трофические взаимодействия таких почвенных организмов, как бактерии (и археи), грибы, простейшие и многоклеточные животные (Гиляров 1951). Первые исследования трофических связей почвенных беспозвоночных берут начало ещё в XIX, когда исследователей в основном интересовала роль почвенных животных в процессе разложения растительных остатков, почвообразовании и формировании почвенного гумуса (Стриганова 1980). Неоценимую роль в развитии почвенной зоологии, и в исследовании трофических взаимодействий в частности, сыграл М.С. Гиляров. В середине XX века им была сформулирована концепция формирования в почвах разных природных районов специфических комплексов животного населения (Гиляров 1949, 1965).

В общем смысле детритофаги (или сапрофаги, то есть участники детритной пищевой сети) – животные, потребляющие остатки других организмов. Данный тип питания рассматривается как исходный для наземных беспозвоночных, сформировавшийся в процессе их перехода к жизни на суше (Simroth 1891). Детритофагия (= сапрофагия) – очень широкое понятие, включающее широкий спектр пищевых режимов, характерных для беспозвоночных с разным уровнем организации и кардинальными физиологическими различиями (Стриганова 1980). Сапрофаги играют ключевую роль в почвообразовании и круговороте биогенных веществ. Потребляя опад, они не только используют населяющую его микрофлору, но и сильно измельчают растительные остатки, пропуская их через кишечник. Это значительно увеличивает скорость дальнейшего заселения такого субстрата микроорганизмами, и, соответственно, скорость минерализации (Стриганова 1980; Kaneko 1988). В многочисленных опытах показано, что основная часть сапрофагов потребляют не сам растительный опад, а населяющую его микрофлору (Стриганова 1980), то есть подавляющая часть сапрофагов на самом деле микробофаги (Pokarzhevskii et al. 2003; Moore et al. 2004). В целом же, для участников детритных пищевых сетей характерна более высокая степень всеядности и большее количество видов-полифагов, питающихся на разных трофических уровнях (Digel et al. 2014). Каким бы ни был тип питания сапрофагов, существует всего несколько путей, по которым энергия включается в детритную пищевую сеть.

1.1.2. Источники энергии в почвенных пищевых сетях

В существующих математических моделях пищевых сетей обычно выделяют два основных энергетических канала, по которым энергия поступает в почвенные пищевые сети: «грибной» и «бактериальный» (Moore, de Ruiter 1997). Каналы могут отличаться как специфическим набором таксономических и трофических групп, так и скоростью оборота вещества

(Rooney et al. 2006). Однако на практике разделение данных каналов часто невозможно, поскольку почвенные пищевые цепи в природе сильно переплетены (Pollierer et al. 2012; Crotty et al. 2013).

Вне зависимости от того, по какому каналу энергия поступает в детритные пищевые сети, можно выделить три основных источника углерода:

1) Углерод мертвой растительной органики, поступающий в почву в виде опада растений. Он включает не только надземный опад (лиственный, веточный и пр.), но и подземный (корневой) опад. Оценить объем последнего затруднительно, так как имеющиеся методы не точны, но по некоторым оценкам, поступление надземного и подземного опада в почву могут быть сравнимы (Vogt et al. 1996).

2) Углерод стабилизированного органического вещества почвы. Это самый большой пул углерода в наземных экосистемах. Радиоуглеродный анализ с исследованием «бомбового» углерода показал, что средний возраст углерода, ассимилированного термитами-гумифагами (Hyodo et al. 2008), дождевыми червями (Briones et al. 1999) и энхитреидами (Briones, Ineson 2002) составляет 5 – 13 лет, в отличие от углерода подстилки, ассимилированного либо в текущем году, либо 1 – 3 годами ранее.

3) Подвижный углерод, поступающий в почву в виде корневых выделений и через микоризу (Ostle et al. 2007; Pollierer et al. 2007; Гончаров, Тиунов 2013). Доля углерода, попадающего в почву с прижизненными корневыми выделениями, может достигать 50% от зафиксированного растением атмосферного углерода (Kuzuakov, Domanski 2000; Litton et al. 2007). Это в основном простые органические соединения, которые быстро потребляются микроорганизмами почвы и играют важную роль в регуляции процессов разложения органического вещества и энергетике почвенных систем (Kuzuakov et al. 2000; Högberg et al. 2001). Роль углерода, полученного из корней, может быть еще более важной в глубоких горизонтах почвы с низким содержанием валового углерода (Parmelee et al. 1993; Hishi et al. 2008;

Potapov et al. 2017). Даже на значительных глубинах, по крайней мере до 1 метра, численность некоторых почвенных беспозвоночных (Collembola, Oribatida, Diplura и Protura) может быть значительной (Moskacheva 1973; André et al. 2002; Ducarme et al. 2004), при этом энергию для существования таких глубокопочвенных беспозвоночных обеспечивают корни растений, чаще всего через пул ассоциированных с корнями микроорганизмов (Gunn, Cherrett 1993; Pollierer et al. 2007, 2012; Fujii et al. 2014; Goncharov et al. 2016; Potapov et al. 2017).

Помимо основных путей поступления углерода в детритные пищевые сети, существует ряд дополнительных источников, в том числе горизонтальный и вертикальный перенос. Первый исследован относительно хорошо в основном в рамках исследования роли «водной субсидии» в энергетике почвенных беспозвоночных прибрежных местообитаний (Paetzold et al. 2005, 2008; Ballinger, Lake 2006; Dreyer et al. 2012; Коробушкин 2014). В прибрежных биотопах амфибиотические насекомые могут служить основным источником энергии и биогенных элементов в почвенных пищевых сетях (Сазонова 1970; Gratton et al. 2008; Gladyshev 2009).

Объем и значение вертикального переноса энергии практически не изучен. Исследование с использованием изотопной метки (Goncharov et al. 2016) показало, что «артроподный дождь», т.е. различные беспозвоночные, падающие с крон деревьев, могут служить дополнительным источником энергии для почвенных хищников и даже сапрофагов. Недавние оценки показали, что с мая по октябрь интенсивность «артроподного дождя» в смешанном лесу умеренных широт составляет около 20 мг/м² сухого вещества в день (Rozanova et al. 2019). Таксономический состав такого «дождя» разнообразен (включает более 60 семейств), а наиболее многочисленными животными, падающими с крон деревьев, были коллемболы и клещи (Rozanova et al. 2019). Таким образом, даже среди участников вертикального переноса основную долю занимают представители детритных пищевых сетей. Сами же детритные сети в почве

отличаются необычайным видовым разнообразием, механизмы поддержания которого до сих пор остаются загадкой.

1.1.3. Разнообразие почвенных сапрофагов

Уже несколько десятков лет назад исследователи обратили внимание на необычайно высокое разнообразие почвенных организмов (MacFadyen 1962; Anderson 1975a). По некоторым оценкам, до 90% видового разнообразия и биомассы наземных (то есть не водных) экосистем сконцентрировано в почве (Anderson 2009). Объем лесной почвы под 1 м² может содержать более 200 видов членистоногих (Usher, Parr 1977) и до 1000 видов почвенных животных в целом (Wardle 2002). Таким образом, некоторые лесные почвы, по-видимому, филогенетически более разнообразные, чем любая другая среда обитания, за исключением, возможно, коралловых рифов (Behan-Pelletier, Bissett 1992). Столь высокое разнообразие почвенных организмов закономерно вызывает вопросы о механизмах его формирования и поддержания. Согласно классической теории экологических ниш (Hutchinson 1957) и принципу конкурентного исключения Вольтерра-Гаузе (Розенберг и др. 2000) лишь один вид может занимать определенную «нишу» в многомерном ресурсном пространстве, а между близкими видами должна возникать наибольшая конкуренция за доступность лимитированных ресурсов, поскольку требования у них должны быть сходными. Однако в действительности количество видов почвенных организмов сильно превышает количество возможных параметров, по которым виды могут «разойтись». Таким образом, разнообразие сосуществующих в почве и подстилке микроартропод не может быть объяснено с точки зрения классической теории и кажется «избыточным». Этот феномен «загадки почвенного разнообразия» (Anderson 1975a) был сформулирован более сорока лет назад, но до сих пор не получил должного объяснения (Giller 1996; Bardgett 2002).

Для решения загадки биоразнообразия почв многие исследования были сосредоточены на кормовых предпочтениях почвенных животных (Luxton 1991; Rihani et al. 1995; Maraun et al. 1998a), поскольку различные трофические ниши позволили бы сосуществовать видам в одной и той же среде обитания (DeNiro, Epstein 1981; Scheu, Falca 2000). В надземных местообитаниях разделение ресурсов и, следовательно, снижение конкуренции, без сомнения играет основную роль в обеспечении разнообразия видов (Schoener 1974; HilleRisLambers et al. 2012). Несмотря на кажущуюся однородность, микромозаичность почв очень высока (Berg 2012), следовательно, разнообразие ресурсов даже на локальных масштабах может быть высоким. Дифференциация трофических ниш, действительно, может лежать в основе высокого разнообразия почвенных обитателей (Chahartaghi et al. 2005; Magilton et al. 2019). Например, для таких типичных и одних из наиболее разнообразных почвенных сапрофагов, как коллемболы и панцирные клещи, показана достаточно четкая трофическая дифференциация видов (Schneider et al. 2004; Chahartaghi et al. 2005; Maraun et al. 2011). Пространственная неоднородность почвы может является и самостоятельным фактором высокого биоразнообразия почвенных сообществ (Brown 1988; Nielsen et al. 2010), предоставляя многочисленные разделенные в пространстве ниши для её обитателей.

Видовое разнообразие большинства таксонов живых организмов увеличивается в широтном направлении ближе к экватору, то есть от более высоких до более низких широт (Hillebrand 2004; Arita, Vázquez-Domínguez 2008; Jablonski et al. 2013; Moreau, Bell 2013; Mannion et al. 2014; Rolland et al. 2015). Вероятно, это явление очень древнее и наблюдается в течение десятков или сотен миллионов лет (Rosenzweig 1995). Среди выдающихся примеров – растения (Gentry 1988), бабочки (Fiedler 1998; Sime, Brower 1998), термиты (Collins 1989), млекопитающие (Rosenzweig 1992; Voss, Emmons 1996) и птицы (Cardillo 1999; Rahbek, Graves 2001).

Биоразнообразие тропических лесов действительно очень высоко. Несмотря на то, что тропические леса занимают менее 11% поверхности Земли, они обеспечивают более 60% всего наземного биоразнообразия (Erwin 1982; Stork 1988). В то же время, разнообразие некоторых надземных беспозвоночных, в том числе тлей, пчел, пилильщиков и паразитических перепончатокрылых, не соответствует широтному градиенту (Gaston, Spicer 1998). Широтный градиент также не всегда работает в отношении некоторых сапрофагов, таких как бактерии, грибы, простейшие, поскольку большинство этих таксонов – космополиты, и их разнообразие, в первую очередь, определяется наличием подходящего субстрата (Kjølner et al. 1982; Finlay 2002; Neufeld, Mohn 2005). Не работает данный принцип и для таких ключевых сапрофагов, как коллемболы, почвенные клещи, нематоды (Boag, Yeates 1998; Groombridge, Jenkins 2002; Wardle 2002; De Deyn, Van Der Putten 2005).

Предложены две основные гипотезы, объясняющие отсутствие увеличения разнообразия почвенных животных от высоких до низких широт (Maraun et al. 2007). Согласно первой гипотезе, с увеличением широты органическое вещество накапливается активнее, что приводит к более сложной структуре почвы и высокой доступности питательных веществ, следовательно, к большему разнообразию сапрофагов (Wardle 2002). Однако в горных тропических лесах, где в достаточном количестве накапливается органическое вещество, разнообразие сапрофагов не выше, чем в умеренных широтах (Maraun et al. 2007). Несмотря на то, что плотность панцирных клещей положительно коррелирует с толщиной органического слоя, и снижается, когда органический слой удаляется, например, дождевыми червями (Maraun et al. 2001; Eisenhauer et al. 2007), видовое богатство при этом не меняется (Maraun, Scheu 2000). Поэтому первая гипотеза не выглядит полностью убедительной.

Вторая гипотеза предполагает регулирование разнообразия почвенных животных не региональными факторами, а локальными (Wardle 2002), что исключает корреляцию с широтой. Это предположение также не отражает действительность, так как в среднем в умеренных широтах нет таких областей, где бы локальные факторы значительно снижали разнообразие, а в тропических регионах – повышали (Maraun et al. 2007).

Таким образом, единой гипотезы, объясняющей несоблюдение принципа увеличения разнообразия почвенных сапрофагов с широтой, до сих пор не существует. Несоблюдение данного принципа для ряда групп почвенных сапрофагов вовсе не означает, что их разнообразие в тропических регионах низкое. Например, разнообразие панцирных клещей в тропических лесах если и уступает лесам умеренных широт, то лишь незначительно (Maraun et al. 2007). Разнообразие сапрофагов всё равно выглядит «избыточным», а структура детритных пищевых сетей представляет собой «черный ящик» (Одум 1975). Стремление исследовать сложные и разнообразные почвенные пищевые сети, с учетом недостаточной изученности их представителей, привели к необходимости упрощать систему. Поэтому в экологических исследованиях актуален вопрос «таксономической достаточности», то есть описания сообществ на надвидовом уровне (роды, семейства, отряды или даже классы) .

1.1.4. «Таксономическая достаточность» почвенных сапрофагов

Идентификация исследуемого объекта до вида является предпочтительной для большей части задач, поскольку на этом уровне можно получить максимальную информацию об объекте, в том числе и о структуре трофических ниш. Однако описание структуры сообществ и моделирование пищевых сетей требует упрощения системы. Традиционным решением в данной ситуации является объединение видов в гильдии или функциональные группы, преимущественно на основе их таксономического сходства (Mikola et al. 2002;

Hättenschwiler et al. 2005), что приводит к существенному упрощению исследуемой структуры (Andrén et al. 1999).

Общее происхождение обычно означает экологическое сходство видов, то есть близкие виды имеют общие черты и занимают сходные экологические ниши (Webb 2000; Webb et al. 2002). Такое сходство является результатом «эволюционной инерции» и называется филогенетическим сигналом (Blomberg, Garland 2002).

В результате «эволюционной инерции» таксономически родственные виды часто имеют сходную морфологию и, следовательно, способны занимать сходные экологические ниши (Wainwright, Richard 1995). Благодаря этому, для каждой группы возможно установить определенный таксономический уровень, до которого экологические характеристики видов возможно экстраполировать с минимальной потерей информации. Определение «таксономической достаточности» является важным вопросом в экологии (Ellis 1985; Terlizzi et al. 2003). Например, таксономического разрешения на уровне семейств достаточно, чтобы обнаружить степень влияния окружающей среды на состав сообществ донных и почвенных беспозвоночных (Jiang et al. 2013; Minor et al. 2017). Другой пример – агрегация на уровне родов или даже семейств достаточна для оценки функционального разнообразия сообществ морских моллюсков, наземных членистоногих и почвенных нематод (Terlizzi et al. 2009; Timms et al. 2013; Bhusal et al. 2014). Чаще всего принцип таксономической достаточности применяют для описания трофической структуры сообществ. При этом в качестве основного метода используют изотопный анализ. Например, анализ стабильных изотопов показал, что при объединении в роды групп видов почвенных беспозвоночных, теряется в среднем 8% информации, что недостаточно для искажения результатов определения трофических групп (трофических гильдий), однако значительно упрощает работу при идентификации особей (Potapov et al. 2019a). Также показано, что трофические ниши у родственных видов Chilopoda и Lumbricidae

схожи (Schmidt et al. 2004; Ferlian et al. 2012). Близкие виды у коллембол обычно имеют сходный изотопный состав (Potapov et al. 2016a), что также подтверждает схожесть их трофических ниш. Объединение орибатид на уровне семейств достаточно для адекватного описания структуры таксоцена панцирных клещей (Minor et al. 2017). В то же время, для некоторых групп клещей Mesostigmata объединение видов на уровне семейств приводит к потере существенно большей информации, например, до 20 – 30% (Walter, Ikonen 1989).

В группах, богатых видами с разнообразным образом жизни, и, особенно питанием, потеря информации при использовании в качестве оперативных единиц надвидовых таксонов естественным образом будет выше (Timms et al. 2013), поскольку виды, взятые вместе, могут занимать несколько разных ниш.

1.1.5. Основные группы почвенных сапрофагов

Традиционно, в нашей стране пользуются классификацией почвенных организмов, созданной М.С. Гиляровым, основанной на длине их тела (Гиляров 1941):

- 1) Нанофауна – микроскопические животные почвы, населяющие водную фазу почвы (Protozoa, Rotifera, Tardigrada, некоторые Nematoda).
- 2) Микрофауна – животные, достигающие нескольких миллиметров в длину, которые передвигаются по почвенным порам и ходам более крупных животных (Nematoda, Enchytraeidae, Collembola, Acari, мелкие насекомые).
- 3) Мезофауна – животные до нескольких сантиметров длиной (Lumbricina, Myriapoda, Oniscidea, Aranei и пр.). Характерным для них является возможность самостоятельно прокладывать ходы в почве.
- 4) Макрофауна – позвоночные животные, обитающие в почве.

Тем не менее, в современных исследованиях специалисты чаще используют международную классификацию почвенных организмов,

отличающуюся от классификации М.С. Гилярова. Данная классификация (Swift et al. 1979) основана не на длине, а на ширине тела, что является ключевым показателем способности животного проникать в почвенные поры разных размеров.

1) Микрофауна – животные с диаметром тела менее 0,1 мм (Protozoa, Tardigrada, Rotifera, Nematoda и др.).

2) Мезофауна – животные с диаметром тела от 0,1 до 2 мм (Acari, Collembola, Enchytraeidae и др.).

3) Макрофауна – животные с диаметром тела более 2 мм (Oligochaeta, Oniscidea, Aranei, Myriapoda и др.).

В данной работе мы также придерживаемся международной размерной классификации почвенных организмов.

По функциональной роли почвенных сапрофагов обычно разделяют на первичных и вторичных деструкторов (Dunger 1958). Первичные деструкторы (= разрушители) включают сапрофагов, способных усваивать (как правило, при участии свободноживущих или симбиотических микроорганизмов) растительные макромолекулы (целлюлозу, пектины). Потребляемые растительные остатки ещё сохраняют целостную структуру. К этой группе относят эпигейных дождевых червей, диплопод, мокриц, наземных моллюсков, часть личинок мух и жесткокрылых. В результате деятельности первичных деструкторов скорость разложения растительного опада увеличивается в 3 – 8 раз (Курчева 1971). Вторичные деструкторы потребляют микроорганизмы и/или переработанные растительные ткани, которые уже прошли ферментативную обработку другими организмами. К этой группе относят коллембол, эндогейных дождевых червей, энхитреид, некоторых диплопод.

Согласно пищевым предпочтениям, можно выделить три группы сапрофагов (Стриганова 1980).

1) Фитосапрофаги – перерабатывают растительные остатки, сохранившие свою структуру. К этой группе относят диплопод, мокриц, наземных

моллюсков, эпигейных и норных дождевых червей, подстилочных коллембол. В переваривании растительных остатков этим сапрофагам способствуют кишечные мутуалисты, а некоторые фитосапрофаги способны самостоятельно производить целлюлазу (Watanabe, Tokuda 2001).

2) Микробофаги (микрофитофаги) – потребляют бактериальные пленки, микромицеты, почвенные водоросли. К группе относят многих орибатид, нематод, энхитреид и коллембол. Особенностью микробофагов является способность производить ферменты, расщепляющие стенки грибных клеток.

3) Детритофаги – потребляют растительные и животные остатки, утратившие первоначальную структуру. К группе относят эндогейных дождевых червей, энхитреид, большую часть орибатид, почвенных коллембол. Данная группа соответствует группе вторичных деструкторов, описанной выше (Dunger 1958).

1.2. Термиты (Insecta: Isoptera)

1.2.1. Общие сведения

Термиты (Insecta: Isoptera) это эусоциальные общественные насекомые с неполным превращением. Филогенетический статус группы давно обсуждается. Большинство исследователей относят термитов (Isoptera) в статусе подотряда к отряду таракановые (Blattodea) и надотряду тараканообразные (Dictyoptera) (Inward et al. 2007; Legendre et al. 2008; Ware et al. 2008), таких же взглядов придерживаемся мы в данной работе.

В настоящее время выделяют семь современных семейств термитов (Engel et al. 2009): Mastotermitidae (единственный вид в семействе, наиболее близок к тараканам), Kalotermitidae (сухо-древесные термиты), Termopsidae (влажно-древесные термиты), Hodotermitidae (травоядные, обитают в полусухих регионах Старого Света), Rhinotermitidae, Serritermitidae (распространены преимущественно в субтропических и теплых умеренных

регионах), Termitidae (доминирующая группа, особенно в тропических регионах).

Отпечатки первых тараканоподобных насекомых были обнаружены в поздних отложениях каменноугольного периода и имеют возраст около 310 млн. лет (Laurentiaux 1951). Эти насекомые, в отличие от современных тараканов, имели длинный яйцеклад. Первые отпечатки термитов имеют значительно меньший возраст – около 135 млн. лет (Thorne et al. 2000; Engel et al. 2009). Приблизительно в это же время обособляется группа богомоллов (Grimaldi 1997), поэтому считается, что формирование Dictyoptera, и последующая радиация группы, могла происходить во время поздней юры.

Как правило, термиты имеют три касты – репродуктивную, солдат и рабочих со сложным разделением труда внутри колонии (Roisin 2000). Каста рабочих самая многочисленная. На ней лежат обязанности по обслуживанию населения всего гнезда, обеспечение питанием, водой. Все сооружения, как в термитнике, так и за его пределами, выполняют рабочие. Путем трофоллаксиса рабочие кормят личинок младших возрастов, солдат и репродуктивных особей гнезда.

Распространены термиты преимущественно в тропиках (Eggleton 2000), но богаты ими и субтропики, и умеренная зона. Термиты населяют Северное и Южное полушария, где границы их распространения совпадают с годовой изотермой +10°C (Тур 2004). Эти насекомые предпочитают равнинные области, в горы не поднимаются выше 1000 – 1200 м. На территории бывшего СССР они встречаются до широты Днепропетровска, а на Кавказе северная граница распространения доходит до Дагестана.

Термиты часто доминируют в составе почвенного населения тропических экосистем, как по численности и биомассе, так и по функциональной роли (La Fage, Nutting 1978; King 2016). Например, они могут составлять до 75% от всей биомассы насекомых и до 10% всей биомассы наземных животных в тропиках (Wilson 1992; Bignell 2000). Видовой состав насчитывает более

2600 видов, описанных в 281 роде, причем десятки новых видов описывают ежегодно (Kambhampati, Eggleton 2000). Подавляющее большинство видов термитов всю свою жизнь проводят в почве (Holt, Lepage 2000). В тропическом поясе термиты играют ключевую роль в процессах разложения органического вещества (Bignell, Eggleton 2000). К примеру, они потребляют 24 – 32% ежегодного листового опада тропических лесов Малайзии и 63% засохшей травы в саваннах Нигерии (Matsumoto, Abe 1979). По оценкам, проведенным в диптерокарповом лесу Малайзии, термиты ответственны за потерю 58 – 64% от общей массы мертвой древесины, в то время как микроорганизмы всего за 36 – 42% (Griffiths et al. 2019). Обилие термитов колеблется в широких пределах и с трудом поддается точной оценке. Например, общее обилие термитов в гнездах *Macrotermes Holmgren* на один гектар в Южном Вьетнаме оценивается по крайней мере в 2,5 млн. особей при живом весе около 20,5 кг (Беляева 2011). В слабонарушенных тропических экосистемах общее обилие всех видов может достигать 15 000 экз./м², а количество особей в одном гнезде наиболее массовых видов достигает нескольких миллионов (Bignell, Eggleton 2000).

В виду огромной численности, а также относительно слабой защищенности (в отличие от муравьев, рабочие особи термитов обычно не имеют никаких индивидуальных средств защиты и имеют слабо склеротизированный покров) термиты служат важным пищевым ресурсом для многих позвоночных и беспозвоночных хищников (Wood, Sands 1978). Показано, что во время лета термитов *Macrotermes subhyalinus* (Rambur 1842) на крылатых особей охотились хищные позвоночные 31 вида (Dial, Vaughan 1987). Однако, основным врагом термитов являются муравьи.

Термитов относят к типичным «инженерам экосистем» (Jones et al. 1994), так как они способны изменять свойства всей почвенной системы, изымая опад и древесные остатки, перемешивая слои почвы, улучшая аэрацию и структуру почвы. Вследствие этого некоторые специалисты выделяют так называемую «термитосферу», то есть пространство влияния термитов (Lavelle et al. 1997;

Jouquet et al. 2006; Tarnita et al. 2017). Гнезда термитов служат средой обитания для многих животных. Среди таких видов встречаются и комменсалы, и хищники, и паразиты (Jaffe et al. 1995). При строительстве гнезда термиты добавляют материал из собственных фекальных пеллет. Существует два вида такого строительного материала: частично переваренные растительные остатки и переработанная почва. Из растительного материала термиты строят картонные гнезда (например, *Globitermes* Holmgren, *Termes* Linnaeus, *Nasutitermes* Dudley, *Microcerotermes*, *Coptotermes* Wasmann), а из почвы – земляные термитники (например, *Macrotermes*), иногда достигающие огромных размеров (*Odontotermes* Holmgren, *Hypotermes* Holmgren). Не все из этих гнезд заметны на поверхности почвы, так как многие виды термитов строят гнезда под землей, особенно во влажных тропических лесах. Однако не все термиты сооружают сложные многофункциональные термитники. Большая часть термитов живет в диффузных гнездах в почве (Eggleton et al. 1996).

Термиты в своих гнездах регулируют микроклимат, устраивая аэрационные камеры, и контролируют концентрацию атмосферных газов (Lüscher 1961; Darlington 1984).

1.2.2. Питание

Термиты питаются разнообразным, преимущественно отмершим, растительным материалом (Donovan et al. 2000; Hyodo et al. 2008). Набор потребляемых субстратов очень широк и включает микроэпифиты, живые стебли и корни, сухие корни и листья, мертвую древесину, гниющую древесину и гумус. Ввиду широкого рациона, термиты имеют огромное экономическое значение в странах тропического климата. Около 10% из всех известных видов термитов относят к группе вредителей (Wood 1996). Они могут наносить серьезный ущерб сельскохозяйственным угодьям, деревянным постройкам, пастбищам, а также повреждать ряд изделий, даже не содержащих целлюлозу (например, изоляцию электрических проводов).

Во многих пищевых субстратах термитов очень низкое содержание азота (белка). Оно настолько низкое, что его количества было бы недостаточно для существования, если бы термиты не имели иных источников азота. Способность термитов жить на диете с низким содержанием азота натолкнула исследователей на мысль о том, что они могут фиксировать атмосферный азот (Cleveland 1925). Позже фиксация азота факультативными анаэробами в задней кишке термитов была продемонстрирована ацетиленовым методом (Breznak 1975; Hewitt et al. 1987). Было доказано наличие мутуалистических отношений с кишечными микроорганизмами для всех термитов (Breznak 2000). Интенсивность фиксации атмосферного азота у некоторых термитов, например, представителей *Nasutitermes*, может составлять до 25 мкг азота на один грамм живой массы термита в сутки (Breznak 2000). Кишечник термитов представляет собой хорошо структурированный орган, с множеством различных физико-химических микросред, а не просто анаэробный ферментер (Brune 1998). Собственные ферменты термитов образуются в средней кишке. Микроорганизмы-мутуалисты располагаются в задней кишке термитов; часто этот участок хорошо обособлен (бродильная камера) и содержит множество различных видов (Жужиков 1979). В задней кишке существует градиент концентрации кислорода и водорода, причем аэробный участок находится по периферии кишечника, а по направлению в центр кишечника увеличивается концентрация свободного водорода и условия становятся анаэробными. Такой градиент концентраций существенно влияет на микробную активность микроорганизмов-мутуалистов (Pester, Brune 2007).

Комплекс кишечных мутуалистов термитов имеет сложную эволюционную историю (Eggerton, Taylor 2001). Термитов, имеющих в своем кишечнике жгутиковых целлюлозолитических простейших, относят к группе низших (5 семейств: *Kalotermitidae*, *Mastotermitidae*, *Rhinotermitidae*, *Serritermitidae*, *Termopsidae*). У высших термитов (одно семейство *Termitidae*, включающее порядка 75% всех описанных видов) жгутиковые простейшие

отсутствуют, а кишечные мутуалисты представлены грибами и прокариотами (часть Macrotermitinae) или только прокариотами (другие Termitidae) (Inoue et al. 2000). Представители низших термитов потребляют в основном сухую траву и древесину. В рацион высших термитов входит широкий спектр субстратов, в том числе древесина, подстилка, почва, трава и лишайники, которые у многих видов перерабатываются с помощью специально культивируемых грибных культур (Wood, Sands 1978).

1.2.3. Экологические группы термитов

Существует несколько классификаций термитов на основе их экологических особенностей. Одна из первых таких классификаций учитывает положение гнезда относительно пищевого субстрата (Abe 1987):

1) термиты, сооружающие гнездо непосредственно в пищевом субстрате. К ним относят часть термитов-ксилофагов (Kalotermitidae);

2) термиты, центр гнезда которых также находится в пищевом субстрате, но которые совершают фуражировки в поисках дополнительного питания. В группу входят термиты-ксилофаги (Termitidae, Rhinotermitidae и Hodotermitidae);

3) термиты, гнездо которых не располагается в пищевом субстрате, и которые активно фуражируют за пределами термитника. К группе относят многие виды термитов, потребляющих разнообразную пищу (например, Termitidae).

На основе способности видов осваивать органическое вещество на определенных стадиях гумификации выделяют следующие группы термитов (Donovan et al. 2001):

I) термиты, потребляющие мертвую древесину и траву, и имеющие относительно просто устроенный кишечник (все низшие термиты);

II) термиты, потребляющие древесину, траву, лиственный опад, микроэпифиты и имеющие относительно сложно устроенный кишечник (все Macrotermitinae, часть *Nasutitermes*, *Amitermes* Silvestri и др.);

III) термиты, потребляющие гумус, то есть органическое вещество, растительное происхождение которого ещё возможно идентифицировать (*Termes*, *Capritermes*-комплекс и др.);

IV) истинные потребители почвы, то есть субстрата с большим содержанием кремнезема и очень высокой степенью гумификации (*Cubitermes* Wasmann, часть *Nasutitermes* и др.).

В качестве отдельной группы некоторые авторы выделяют также гриборазводящих термитов-мицетофагов (Dahlsjö et al. 2014).

Еще одна классификация подразделяет термитов на группы по трофическим и топическим предпочтениям (Eggleton et al. 1997):

Потребители почвы (гумифаги) – термиты, обитающие в почвенном профиле, подстилке (из листьев и тонких веток); потребляют сильно разложившееся органическое вещество почвы. Termitinae (*Capritermes*-комплекс и *Labritermes* Holmgren); Nasutitermitinae (группа родов *Subulitermes* Holmgren); Apicotermitinae (*Anoplotermes* Mueller).

Потребители почвы/древесины (гуми/ксилофаги) – термиты, питающиеся исключительно или преимущественно в почве или в стволах сильно разложившихся деревьев.

Потребители древесины (ксилофаги) – термиты, потребляющие древесину и прокладывающие ходы в крупных древесных остатках. Эта группа включает также термитов, имеющих древесные, подземные или надземные гнезда, в которых выращивают «грибные сады». Часть Macrotermitinae.

Потребители подстилки (опада) – термиты, которые утилизируют листья и небольшие древесные остатки. Представители этой группы выращивают «грибные сады». В группу входит большая часть Macrotermitinae и некоторые Nasutitermitinae (например, *Longipeditermes* Holmgren), которые фуражируют на

поверхности опада. В строгом смысле представители этой группы являются специализированными мицетофагами.

Потребители лишайников (лихенофаги) – термиты, которые питаются лишайниками, мхами, водорослями. К ним относят виды рода *Hospitalitermes* Holmgren (Nasutitermitinae).

1.3. Панцирные клещи (Acari: Oribatida)

1.3.1. Общие сведения

Панцирные клещи (Acari: Oribatida) составляют один из наиболее разнообразных и многочисленных таксонов почвенных членистоногих. В настоящее время орибатид считают подотрядом в составе отряда Sarcoptiformes надотряда Acariformes (Walter, Proctor 2013). Известно около 11 000 видов орибатид, принадлежащих к почти 1 250 родам и 160 семействам (Subías 2014), а общее разнообразие панцирных клещей может превышать 100 000 видов (Walter, Proctor 2013).

В лесной подстилке на кислых лесных почвах способно обитать до 200 000 экз./м² орибатид (Maraun, Scheu 2000). Панцирные клещи заселяют практически все местообитания: кору, мох, лишайники, листовой опад, ветки и шишки, почву, живые и разлагающиеся деревья, упавшие и стоящие стволы, «подвешенный» опад, стебли, листья и растения-эпифиты (Fujikawa 1974; Wunderle 1992; Walter, Behan-Pelletier 1999; Behan-Pelletier, Walter 2000; Proctor et al. 2002). Значительная часть видов адаптирована именно к обитанию на деревьях (арбореальные виды; Norton 1983; Walter, Behan-Pelletier 1993), причем типичные кроновые сообщества отличаются по видовому составу орибатид относительно прилегающих почвенных местообитаний, по крайней мере, на 20% (Wunderle 1992; Lindo, Winchester 2006). Характер распределения панцирных клещей можно в значительной степени объяснить воздействием абиотических факторов, растительного покрова и типа почв (Coleman et al. 2017).

Многие орибатида на имагинальной стадии имеют сильно склеротизированный панцирь, которому они и обязаны своим названием. У некоторых панцирных клещей кутикула укреплена неорганическими соединениями кальция (Norton, Behan-Pelletier 1991). Минерализация кутикулы, помимо упрочнения экзоскелета, способствует снижению риска высыхания (Norton, Alberti 1997).

Панцирные клещи играют важную роль в разложении растительного опада (Heneghan et al. 1999), минерализации (Beare et al. 1992), круговороте веществ (Setälä, Huhta 1991), почвообразовании (Maraun et al. 1998b) и распределении спор грибов (Schneider et al. 2005), поэтому их считают полезными биоиндикаторами функционирования экосистем (Loreau et al. 2001; Paoletti et al. 2007). Деятельность орибатид приводит к образованию мелких частиц почвы, то есть к улучшению почвенной структуры. Фекальные пеллеты панцирных клещей являются одними из основных компонентов почвы ещё с карбона (Labandeira et al. 1997). Преобразование почвенной структуры приводит к образованию микробиотопов, которые используют простейшие, грибы, нематоды и другие почвенные организмы. Орибатида – очень древний таксон, так как самые ранние достоверные находки обнаружены в девонских отложениях, т. е. около 380 млн. лет назад (Norton 1998); но свою историю панцирные клещи могут вести ещё с силура, где они, возможно, стали одними из первых животных, заселивших сушу (Lindquist 1984). Есть данные о ещё более древнем происхождении орибатид, согласно которым история группы берет своё начало с кембрия или даже докембрия (Schaefer et al. 2010).

Для орибатид характерен медленный рост, низкая плодовитость, длительный жизненный цикл. В теплом климате панцирные клещи могут давать 2 – 3 поколения в год (Стриганова 1980). Значительно распространен партеногенез (чаще всего телитокия – из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются самки), который отмечен у 10% известных видов орибатид (Norton et al. 1993). Примечательно, что 10% партеногенетических видов могут

составлять по численности до 90% всех представителей панцирных клещей, особенно в умеренных широтах. Распространенность партеногенеза в группе панцирных клещей значительно выше, чем у большинства других беспозвоночных и позвоночных животных (Cianciolo, Norton 2006; Avise 2008), однако причины этого до сих пор точно не выяснены. Возможно, это связано с постоянной доступностью мертвого органического вещества в почве (Scheu, Drossel 2007). В пользу данного предположения говорят лабораторные исследования, в которых показано, что партеногенетические таксоны больше страдают от ограничения пищевых ресурсов, чем организмы с половым размножением (Domes et al. 2007). Не существует и единой теории полового размножения орибатид (West et al. 1999).

Разнообразие орибатид увеличивается от бореального до южных границ умеренного пояса, дальше к тропикам разнообразие остается на том же уровне (Maraun et al. 2007, рисунок 1). Перекрытие видового состава панцирных клещей между умеренной зоной и тропиками небольшое (Maraun et al. 2007).

Средний размер тела орибатид на границе подстилки/минерального горизонта почвы резко уменьшается, что связано с уменьшением размеров почвенных пор, сквозь которые способны проникать орибатиды (Wallwork 1976). Вследствие этого сильно снижается и видовое разнообразие панцирных клещей, заселяющих минеральные горизонты почвы (Potapov et al. 2017).

Экологические особенности панцирных клещей по-прежнему недостаточно изучены. Особенно плохо они исследованы в тропической зоне Азии (Pokarjevsky 1985; Bai, Manh 1986; Ohkubo et al. 1993). Тем не менее, благодаря деятельности совместного Российско-Вьетнамского тропического центра фауна панцирных клещей модельных площадок, где проведено наше исследование, описана достаточно полно (Ermilov, Anichkin 2011b, a, 2013; Ermilov et al. 2012; Minor et al. 2017).

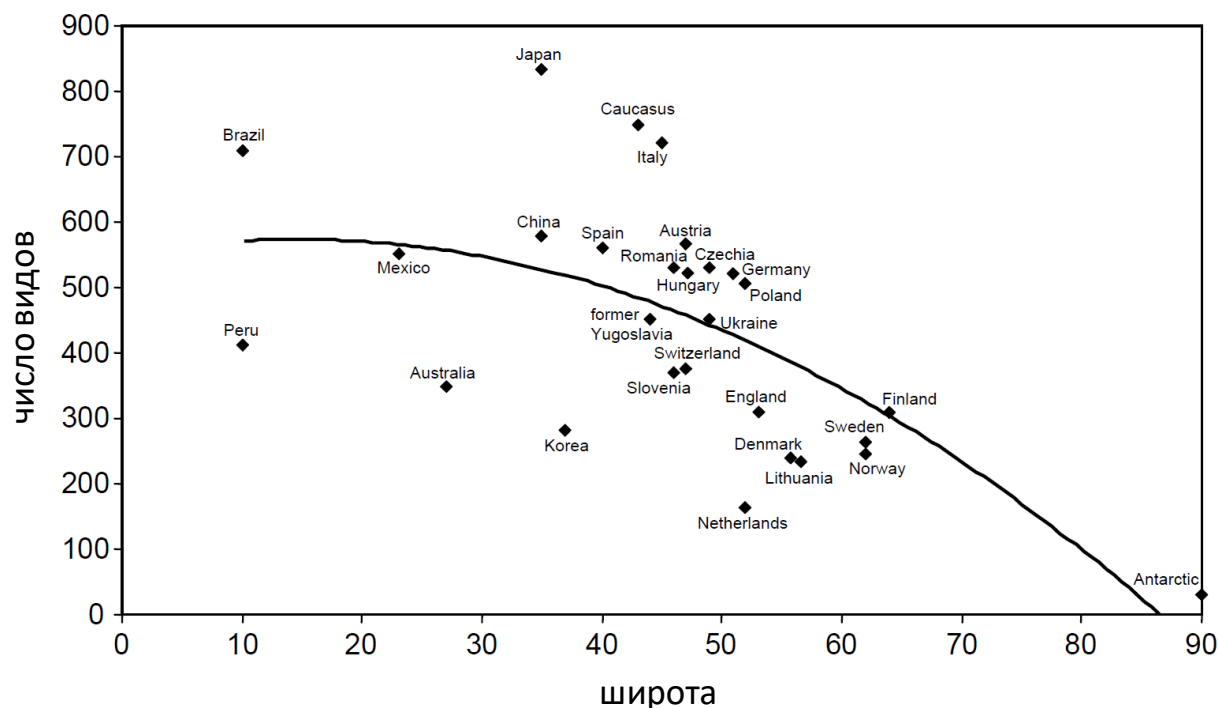


Рисунок 1. Зависимость видового разнообразия панцирных клещей от географической широты. Данные приведены к полиномиальной регрессии второй степени ($y = 0.1x^2 + 3.3x + 551$; $R^2 = 0,41$). Использованы абсолютные значения широты, то есть без учета полушария (по Maraun et al. 2007).

1.3.2. Питание

В большинстве случаев трудно определить диету почвенных животных, особенно детритофагов (Ponsard, Arditi 2000; Scheu, Falca 2000). Классические методы исследования питания орибатид включают (Hubert et al. 2001):

- 1) наблюдения за питанием или лабораторные эксперименты с предоставлением клещам различных пищевых субстратов (Schuster 1956; Luxton 1972);
- 2) исследование содержимого кишечника (Behan-Pelletier, Hill 1983; Smrž 1992);
- 3) определение спектра пищеварительных ферментов (Siepel, de Ruiter-Dijkman 1993);
- 4) исследование состава фекальных пеллет (Luxton 1972);

5) морфо-функциональный анализ строения хелицер (Kaneko 1988); или комбинация этих методов (Luxton 1972; Siepel 1990).

Последнее время активно развиваются современные методы исследования питания почвенных клещей, такие как изотопный анализ (Schneider et al. 2004; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015), анализ профиля жирных кислот (Ruess, Chamberlain 2010; Pollierer et al. 2012; Brückner et al. 2017) и молекулярный анализ содержимого кишечника (Juen, Traugott 2007). Последний метод имеет ряд преимуществ по сравнению с другими: 1) в кишечнике могут быть обнаружены даже те грибы, которые трудно культивировать в лаборатории; 2) возможно обнаружить остатки жертв хищных орибатид, которые обычно плохо сохраняются в кишечнике, например, нематод и коллембол; 3) высокая чувствительность. Значительные недостатки данного метода также присутствуют: 1) метод не количественный, так как количество ДНК добычи обычно остается неизвестным; 2) невозможно определить, использован ли данный субстрат для питания, или же он случайно попал в кишечник. Первые исследования, которые использовали данный подход для определения питания орибатид, показали, что эти клещи способны потреблять большое число видов грибов (например, *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *Penicillium* Link, *Mortierella* Coem., *Mucor* Fresen.; Renker et al. 2005). Однако нет уверенности в том, располагались ли данные грибы на поверхности тела орибатид или же находились в кишечнике. В любом случае орибатиды потребляют значительно большее число видов грибов, чем считалось ранее (Renker et al. 2005).

Впервые питание орибатид подробно исследовали в первой половине XX века (Jacot 1930). Было показано, что панцирные клещи потребляют не любое доступное мертвое органическое вещество, а имеют выраженные пищевые предпочтения. Несколько позже установлено, что орибатиды являются не только деструкторами растительной органики, но способны потреблять и мертвых животных (Riha 1951). На настоящий момент накоплен

достаточно большой массив сведений о питании орибатид. Результаты многочисленных исследований показывают, что панцирные клещи потребляют широкий спектр различных ресурсов – грибы, лишайники, водоросли, бактерии, споры растений и грибов, части высших растений (древесина, корни, кора), живая и мертвая животная органика и другие (Schuster 1956; Luxton 1972; Haq, Prabhoo 1976; Maraun et al. 1998b). Например, представители надсемейства Crotonoidea преимущественно являются альгофагами (Ермилов 2008), а виды семейства Galumnidae – хищниками (Rockett, Woodring 1966).

Считается, что основной и наиболее типичной пищей орибатид являются грибы. Панцирные клещи имеют специализированные ферменты для переваривания клеток грибов, а среди их личинок питаются грибами даже те, которые во взрослом состоянии имеют иные пищевые потребности (Стриганова 1980). Есть основания полагать, что большие по размеру тела виды орибатид потребляют преимущественно детрит, средние – гифы грибов, а маленькие – споры грибов (Schuster 1956; Luxton 1972, 1979; Anderson 1975b).

Орибатида из группы мицетофагов могут избирательно потреблять различные виды грибов (Farahat 1966). Как и большинство других представителей почвенного населения, панцирные клещи предпочитают темноокрашенные грибы (Ascomycota: Dematiacea; Martens et al. 2003). Причем, существует избирательность в питании и в пределах данной группы (Schneider et al. 2005). В экспериментах по исследованию рациона орибатид показано, что они предпочитают грибы из родов *Cladosporium* Link, *Alternaria* Nees и *Ulocladium* Preuss (Luxton 1966; Mitchell, Parkinson 1976; Maraun et al. 2003).

Предложены четыре гипотезы, объясняющие предпочтительное потребление сапрофагами темноокрашенных грибов (по Maraun et al. 2003):

- 1) Темноокрашенные грибы содержат больше питательных веществ, чем другие грибы (Martin 1979; Maraun et al. 1998a). Однако пигмент меланин (характерный компонент данных грибов) трудно поддается перевариванию

(Butler, Day 1998; Scheu, Simmerling 2004), поэтому данная гипотеза может быть поставлена под сомнение.

2) Орибатидаы получают от грибов ферменты, которые используют в собственном пищеварении. Почвенные грибы способны переваривать даже сложные органические компоненты, включая целлюлозу и лигнин. Следовательно, почвенные животные могут использовать такие грибы в качестве «внешнего рубца» (Swift et al. 1979), потребляя переваренный материал вблизи гиф (Schulz, Scheu 1994). Ферменты темных пигментированных грибов могут быть более эффективными и распространяться дальше от гиф, улучшая качество ресурсов для сапрофагов (Maraun et al. 2003). Однако данная гипотеза на настоящий момент ничем не подтверждена.

3) Темноокрашенные грибы используют в качестве индикатора органического вещества на ранней стадии разложения (Bonkowski et al. 2000). На этой стадии концентрация питательных веществ в субстрате максимальная и, следовательно, орибатидаы предпочитают данный субстрат.

4) Данные грибы менее токсичны, чем другие. Сапрофаги избегают грибы, которые содержат ферменты, разлагающие хитин, например, *Trichoderma* Pers., *Penicillium*, *Paecilomyces* Samson и *Mortierella* Coem. (Dix, Webster 1995).

Распределение некоторых орибатид прямо коррелирует с количеством грибных гиф и разнообразием темноокрашенных грибов в почве (Klironomos, Kendrick 1995). Потребляют орибатидаы и микоризные грибы (Schneider et al. 2005), но специализированные микоризофаги неизвестны.

Многие орибатидаы потребляют лишайники. Помимо непосредственного вреда лишайникам они могут приносить и пользу, перенося в своем кишечнике жизнеспособные споры как грибов, так и водорослей, тем самым участвуя в локальном распространении видов (Meier et al. 2002).

Многие орибатидаы живут в моховых местообитаниях. Обычно моховая дернина состоит из верхней живой, растущей части и нижней, где скапливаются отмершие части мха, ризоиды и другой детрит (Lindo,

Gonzalez 2010). При этом, до сих пор нет четких доказательств питания орибатид мхами, исключая единичные случаи (Schuster 1956; Perdomo et al. 2012). Известен один случай облигатного питания орибатид на печеночнике (Colloff, Cairns 2011). В то же время моховые шапки служат местом пребывания многочисленных видов грибов, бактерий, водорослей, нематод, коллембол, которые входят в рацион питания панцирных клещей (Rockett, Woodring 1966; Криволуцкий 1976; Lindo, Gonzalez 2010). Хищничество многих видов орибатид на нематодах наблюдали в лабораторных условиях, что также подтверждено в естественных условиях с использованием молекулярных методов (Heidemann et al. 2011). Однако, среди панцирных клещей мало специализированных хищников, и питание животной пищей может комбинироваться с потреблением грибов и детрита (Стриганова 1980).

Недостаточно известно, в какой степени почвенных орибатид можно относить к генералистам (Schneider, Maraun 2005). В некоторых исследованиях показано, что орибатиды имеют широкий спектр пищевых субстратов (Schuster 1956; Behan-Pelletier, Hill 1983). В лабораторных экспериментах по кормлению орибатид, напротив, показано, что панцирные клещи – «разборчивые генералисты» (choosy generalists), поскольку они обычно имеют большой спектр потенциальных пищевых субстратов, но питаются выборочно на наиболее высококачественном субстрате из доступных (Schneider, Maraun 2005). Причиной отсутствия узкой специализации может являться непостоянство в доступности предпочитаемой пищи (Schneider et al. 2005). В одном из исследований (Naq, Prabhuo 1976) проведен анализ пищевых предпочтений орибатид, взятых из естественной среды. Авторы пришли к выводу, что широкое распространение орибатид связано со способностью потреблять широкий диапазон субстратов, так как они питались как разлагающимися остатками высших растений, так и микроорганизмами, то есть не проявляли предпочтения какому-либо определенному виду пищи.

1.3.3. Трофические группы панцирных клещей

На настоящий момент существуют различные классификации орибатид на основе их пищевых предпочтений. Согласно наиболее распространенной классификации (Schuster 1956) орибатид разделяют по типу питания на три группы:

- 1) макрофитофаги – потребители высших растений (древесина, корни и подстилка);
- 2) микрофитофаги – потребители микрофлоры (грибы, пыльца, водоросли, мхи и лишайники);
- 3) не специализированные орибатиды – виды, питание которых комбинируется из субстратов первой и второй групп.

Позже был введен термин «панфитофаги» для обозначения неспециализированных в питании орибатид, а также добавлено в эту классификацию несколько других групп (Luxton 1972):

- 4) зоофаги – питание живыми животными;
- 5) некрофаги – питание мертвыми животными;
- 6) копрофаги – потребители фекалий животных.

На основе исследования форм хелицер были предложены четыре группы панцирных клещей (Kaneke 1988):

- 1) макрофитофаги;
- 2) микрофитофаги;
- 3) панфитофаги;
- 4) виды, потребляющие фрагментированную органику.

Последняя группа отличается от группы панфитофагов питанием уже переработанной другими организмами органикой.

Существует классификация трофических гильдий, основанная на наличии или отсутствии в кишечнике трех пищеварительных ферментов – целлюлазы, хитиназы и трегалазы (Siepel, de Ruiter-Dijkman 1993).

1.4. Изотопный анализ. Общие принципы и применение в экологии

Изотопы – это элементы, имеющие равное количество протонов и электронов, но разное количество нейтронов в ядре. Следовательно, изотопы одного и того же элемента имеют несколько разные массы, отчего и скорости физико-химических реакций немного отличаются (Fry 2006).

Элементы, из которых в основном состоят тела живых организмов (углерод, азот, кислород, сера и водород), имеют более одного стабильного (нерадиоактивного) изотопа. Соотношение стабильных изотопов указывает на пути превращения вещества и энергии в данной системе, то есть отражает историю формирования вещества.

Активное внедрение изотопного анализа (применение стабильных изотопов) в экологию животных началось после классических работ японских и американских ученых (Miyake, Wada 1967; DeNiro, Epstein 1978, 1981). В экологии животных чаще всего используют изотопы углерода ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) и азота ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$). Для определения изотопного состава вещества используют масс-спектрометр. Концентрации тяжелых изотопов выражают в атомных процентах, т.е. доле атомов тяжелого изотопа от всех атомов данного элемента. В естественных материалах изотопный состав варьирует в довольно узких пределах, поэтому его принято выражать в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta^n(X) = \frac{(R_{\text{обр}} - R_{\text{ст}})}{R_{\text{ст}}} \cdot 1000$$

где X – изучаемый элемент, n – масса более тяжелого изотопа, $R_{\text{обр}}$ – соотношение тяжелого и легкого изотопов в образце, $R_{\text{ст}}$ – аналогичное соотношение изотопов в стандартных образцах. В качестве стандарта для азота принят N_2 атмосферного воздуха, а для углерода – кальцит окаменелости *Belimnitella americana* мелового возраста (PDB) (Тиунов 2007; Моргун и др. 2008). В стандартах, по определению, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ равны нулю.

Точность измерения концентрации изотопов в массовых анализах составляет обычно 0,1 – 0,3‰.

Исследование соотношения стабильных изотопов может дать информацию о путях поступления азота и углерода в биологические системы разного уровня (от экосистем до отдельных организмов), а также об интенсивности процессов, связанных с фракционированием изотопов, т.е. изменения изотопного состава системы в силу селективной потери или поступления определенного изотопа. В экологических исследованиях одним из важнейших видов фракционирования является трофическое фракционирование. В результате трофического фракционирования изотопов, консументы несколько обогащены ^{15}N и ^{13}C по сравнению с пищей. Это связано с тем, что во многих катаболических процессах активнее участвуют легкие изотопы, которые активнее выводятся из организма. Соответственно, тяжелые изотопы накапливаются в организме, пока это накопление не скомпенсирует разницу в скорости выведения легких и тяжелых атомов (Peterson, Fry 1987).

Трофическое фракционирование обычно обозначают символом Δ :

$$\Delta^{\text{nX}} = \delta^{\text{nX}}_{\text{потребитель}} - \delta^{\text{nX}}_{\text{пища}}$$

Величина трофического фракционирования в пастбищных пищевых цепях составляет для углерода $\Delta^{13}\text{C} \approx 1$ (0,5 – 1)‰, для азота $\Delta^{15}\text{N} \approx 3$ (2 – 5)‰ (DeNiro, Epstein 1978; Gannes et al. 1997; McCutchan et al. 2003; Feldhaar et al. 2010). Однако детритофаги часто демонстрируют существенно меньшее трофическое обогащение ^{15}N (Illig et al. 2005; Potapov et al. 2013). Изотопы углерода, которые мало фракционируются в трофических цепях, больше подходят для использования в качестве «индикатора» происхождения вещества, указывают на возможные источники энергии в системе. Изотопы азота подвергаются значительному фракционированию в трофических цепях, что позволяет использовать их в качестве интегрального показателя интенсивности многих экологических процессов, в частности, для определения

трофической позиции животного (Тиунов 2007; Tibbets et al. 2008; Kudrin et al. 2015).

В отличие от пастбищных пищевых цепей, в начальных звеньях детритных пищевых цепей величина трофического обогащения тяжелым азотом обычно невелика (Scheu, Falca 2000; Schneider et al. 2004; Illig et al. 2005). Напротив, обогащение тяжелыми изотопами углерода значительное (2 – 4‰). Высокое обогащение ^{13}C в детритных пищевых цепях может быть объяснено следующими гипотезами:

1) Преимущественное потребление почвенными сапрофагами обогащенных ^{13}C компонентов органических веществ, таких как сахара, крахмал и целлюлоза. Напротив, лигнин, наиболее устойчивый компонент растительного вещества, обычно обеднен ^{13}C (Bowling et al. 2008; Тиунов и др. 2011).

2) Присутствие дополнительного «микробного» трофического уровня между разлагающимся растительным органическим веществом и почвенными сапрофагами (Potapov et al. 2013, 2019b).

Анализ соотношений стабильных изотопов в тканях животных является мощным инструментом в исследовании трофической структуры сообществ животных. Он позволяет оценить долгосрочные трофические связи животных, и, в отличие от многих других методов, мало зависит от случайных отклонений в питании конкретной особи. Классические методы, такие как анализ содержимого кишечника, имеют значительный недостаток, по сравнению с изотопным анализом, так как в этом случае невозможно разделить тот субстрат, который попадает в организм животного, и тот, который на самом деле усваивается в качестве пищи, если только не исследовать экскременты (Scheu 2002). Прямые наблюдения за процессом питания также не позволяют разделить, что именно потребляет животное. Беспозвоночные могут питаться самой подстилкой, а могут и организмами, находящимися на ней, например,

бактериями и грибами. В первом случае беспозвоночные будут сапротрофами, во втором – мицето-бактериофагами (Coleman et al. 2017).

Метод изотопного анализа также имеет существенные недостатки и ограничения. Точное определение пищевого субстрата возможно только при наличии у него уникального изотопного состава, что в действительности является большой редкостью. Во всех остальных случаях возможна только приблизительная оценка рациона. Поскольку изотопный состав организма отражает интегральную величину поглощенной пищи в течение недель и даже месяцев (Тиунов 2007), периодические перемены в питании исследуемого объекта могут остаться незамеченными. Кроме того, сходный изотопный состав видов может формироваться разными путями. Например, обогащение ^{15}N на 3,4‰ может быть результатом как систематического питания определенным пищевым ресурсом, так и комбинацией ресурсов, которые в среднем дают такое же обогащение. Поэтому особенно сложна интерпретация данных изотопного состава полифагов.

Существенные ограничения на интерпретацию изотопных данных накладывает общее сходство изменения изотопного состава азота и углерода в очень разных процессах, например, в трофических цепях и при микробной трансформации органического вещества. В силу этого сходства, например, термиты-гумифаги (потребляющие органическое вещество, прошедшее микробную трансформацию) слабо отличаются по изотопному составу от типичных хищников. Тем не менее, подобные проблемы на практике не представляют существенной трудности, при условии, что известны основные черты биологии исследуемых видов. Изотопный метод особенно подходит для первичной оценки общей трофической структуры изучаемого сообщества, поскольку позволяет получить первые результаты быстро и относительно недорого.

Изотопный анализ успешно используется для исследования пищевых сетей морских и озерных экосистем (Minagawa, Wada 1984; Wada et al. 1991). В

наземных экосистемах метод также активно применяют. Например, изотопный анализ использован для исследования питания дождевых червей (Briones et al. 1999), муравьев (Davidson et al. 2003), земноводных (Altig et al. 2007), ящериц (Struck et al. 2002) и летучих мышей (Herrera et al. 2002). Изотопный анализ позволил оценить трофическую структуру сообществ макро- и мезофауны (Ponsard, Ardit 2000; Scheu, Falca 2000), включая членистоногих бореальных лесов (Bennett, Hobson 2009), орибатид умеренных (Schneider et al. 2004), великовозрастных умеренных (Pollierer et al. 2009) и тропических горных лесов (Illig et al. 2005), а также для выявления трофической специализации коллембол на участках с разной степенью нарушений (Korotkevich et al. 2018).

1.4.1. «Изотопный ландшафт» местообитаний почвенных сапрофагов

Поскольку изотопный состав организма определяется изотопным составом его пищи (DeNiro, Epstein 1978, 1981; Gannes et al. 1997), эффективность применения изотопного анализа для расшифровки питания почвенных организмов определяется степенью вариативности изотопного состава потенциальных пищевых субстратов. Для лесных экосистем этот вопрос достаточно подробно проработан. Рассмотрим некоторые потенциальные пищевые субстраты почвенных сапрофагов с точки зрения изотопного состава.

Высшие растения лесного полога (имеющие C3 тип фотосинтеза) имеют величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ около 0‰ и от –27 до –30‰, соответственно (рисунок 2).

У напочвенных растений величина $\delta^{13}\text{C}$ может понижаться до –34‰ и ниже, поскольку их фотосинтез протекает в затененных условиях, и фракционирование против ^{13}C протекает активнее (Brooks et al. 1997).

Величины $\delta^{15}\text{N}$ эпифитов (лишайники, водоросли, мхи) очень низкие (от –1 до –10‰). Широкий диапазон значений объясняется различной степенью их зависимости от источников азота, который может поступать из осадков и иных депозитов или фиксироваться из воздуха (Stewart et al. 1995; Hietz et al. 2002).

Поступающий в виде сухих влажных депозитов азот представлен преимущественно подвижными формами (прежде всего аммонием), обедненными ^{15}N по сравнению с атмосферным и почвенным азотом (Stewart et al. 1995).

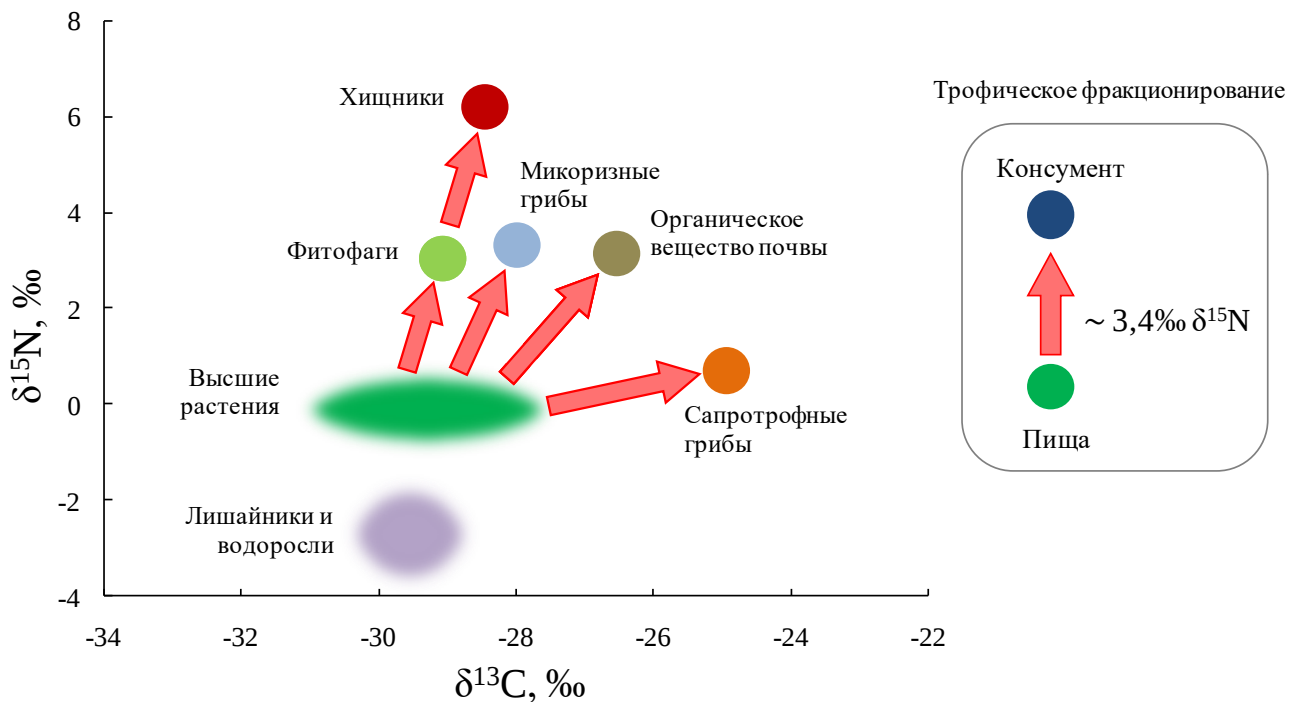


Рисунок 2. Закономерности изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ живых организмов.

Для напочвенных низших растений характерны пониженные величины как $\delta^{15}\text{N}$, так и $\delta^{13}\text{C}$. Низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ определяются ассимиляцией обедненных ^{15}N соединений азота, растворенных в атмосферных осадках, а низкие $\delta^{13}\text{C}$ – фотосинтезом в затененных условиях (см. выше).

Изотопный состав бактерий, как потенциальный пищевой субстрат для многих почвенных сапрофагов, исследован недостаточно. В немногочисленных экспериментах показано, что почвенная микробная биомасса, которой могут питаться сапрофаги, обогащена ^{13}C и ^{15}N относительно субстрата (Potthoff et al. 2003; Dijkstra et al. 2008). Непосредственное определение изотопного состава почвенной микробной биомассы сильно затруднено, однако

это можно сделать косвенно, исследуя изотопный состав её потребителей, например, слизевиков. Сходство изотопного состава слизевиков и животных-микофагов указывает на то, что изотопный состав сапротрофных почвенных бактерий и грибов схож (Tiunov et al. 2015).

Сапротрофные грибы имеют высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с их субстратом. Это происходит, вероятно, из-за их избирательного потребления обогащенных ^{13}C углеводов субстрата. Возможно также, что обогащение ^{13}C связано с фракционированием изотопов углерода при дыхании (Boström et al. 2008).

Микоризные грибы характеризуются большими величинами $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с подстилкой и древесиной, поскольку при транспортировке азота из грибов в растение происходит значительное фракционирование изотопов, и растения получают обедненный ^{15}N азот (Högberg 1997; Hobbie et al. 1999; Lindahl et al. 2007). Микоризные грибы по сравнению с растениями-симбионтами несколько обогащены также и ^{13}C . Это наблюдается в связи с фракционированием углерода при синтезе углеводов в растениях и последующей передачей обогащенных ^{13}C сахаров микоризным грибам (Hobbie, Colpaert 2004). В среднем, микоризные грибы по отношению к сапротрофным имеют низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ и высокие $\delta^{15}\text{N}$ (рисунок 2). Поэтому, анализируя изотопный состав азота и углерода, можно, теоретически, отличить организмы, питающиеся сапротрофными грибами, от тех, которые питаются микоризными грибами (Hobbie et al. 2007).

Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ органического вещества почвы высоки и увеличиваются с глубиной. Обогащение ^{15}N связано с минерализацией органического азота микроорганизмами (Natelhoffer, Fry 1988), а также с потерями ^{14}N при аммонификации, вымывании и потреблении азота корнями. Высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ органического вещества почвы связаны с изменениями соотношений химических компонентов растительных тканей при деструкции (Ågren et al. 1996), а также с накоплением углерода микробной биомассой.

Описанные выше закономерности весьма устойчивы, однако носят статистический характер, и для их выявления требуется обработка достаточно большого массива данных. Даже в пределах одного растения может наблюдаться значительная разница в изотопном составе углерода разных тканей и компонентов. Например, для растений C3 типа фотосинтеза вариации $\delta^{13}\text{C}$ для разных химических компонентов (лигнин, целлюлоза, крахмал, липиды) могут достигать 5‰ (Bowling et al. 2008). В пределах животного организма разница в значениях $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных тканей также может быть большой. Например, нами показано, что у личинок и имаго жуков-носорогов *Oryctes nasicornis* (Linnaeus) и чернотелок *Uloma rufa* Piller & Mitterpacher диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в пределах одной особи может достигать 4,8 и 2,4‰, соответственно (Цуриков и др. 2015).

Наша работа проведена на материале, собранном в тропическом муссонном лесу Южного Вьетнама. Изотопный состав почвы, растительности, и некоторых представителей почвенного населения в этой экосистеме исследован уже довольно подробно (Semenyuk et al. 2011; Семенюк, Тиунов 2011a; Тиунов и др. 2011; Tiunov et al. 2015; Tsurikov et al. 2019). Это дает основание полагать, что применение изотопного анализа для исследования структуры трофических ниш изучаемых сапрофагов позволит существенно продвинуться в понимании функционирования сложной системы сообществ почвенных животных тропических лесов.

1.4.2. Применение изотопного анализа для исследования термитов

Впервые изотопный анализ для исследования термитов применен в 80-е годы прошлого столетия (Boutton et al. 1983). В этой работе подробно исследован массовый представитель термитов полупустынных саванн Кении *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera: Termitidae). Исследование изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) позволило впервые установить, что рацион термитов состоял и из древесной (растения C3 типа фотосинтеза, относительно

низкие, около -27‰ , величины $\delta^{13}\text{C}$), и из травянистой растительности (преимущественно растения C_4 типа фотосинтеза, относительно высокие, около -13‰ , величины $\delta^{13}\text{C}$). Причем потребление этих пищевых субстратов отличалось на разных исследованных площадках. Отсутствие строгих пищевых предпочтений определяет широкое распространение вида в полупустынных саваннах Кении. Постепенный рост величины $\delta^{13}\text{C}$ подтвердил передачу углерода (энергетического ресурса) в следующей последовательности: субстрат для выращивания «грибных садов» – «грибные сады» – нерепродуктивные касты – репродуктивные касты.

Применение изотопного анализа вместе с филогенетикой дает информацию об эволюции функциональных групп детритофагов. Изотопный анализ применяли для определения эволюции функциональных групп термитов-гумифагов (Tayasu et al. 1998). Приложение данных филогении позволило представить картину эволюционного развития изучаемых термитов. Результаты подтвердили, что группа гумифагов эволюционировала и в Австралии, и в Африке, но от разных филогенетических групп.

Изотопный анализ применяли для исследования пищевых цепей сожителей термитов, то есть видов, использующих термитник в качестве местообитания (De Visser et al. 2008). Показано, что 13% сожителей в африканской саванне способны потреблять термитов. Среди них лишь один вид (Hemiptera, Reduviidae) специализируется на термитах (McMahan 1982). Пауки занимают самую верхнюю ступень пищевой пирамиды термитника, но лишь 9% пауков питаются непосредственно термитами. В основном, пауки охотятся на других термитофагов или других сожителей термитов.

Изотопный анализ применяли и для исследования загадки высокого разнообразия термитов. Исследование $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ позволило обнаружить разделение трофических ниш согласно градиенту гумификации у неотропических термитов-гумифагов группы *Anoplotermes* (Bourguignon et al. 2009). Эта группа отличается высоким биологическим

разнообразием, но причины поддержания такого разнообразия оставались неизвестными. Четкое распределение видов одного рода согласно градиенту гумификации говорит о специализации видов в питании. Показано, что средние значения $\delta^{13}\text{C}$ термитов часто не совпадали на двух модельных площадках, в то время как величины $\delta^{15}\text{N}$ оставались сходными (рисунок 3). Корреляция величин $\delta^{15}\text{N}$ термитов на двух площадках предполагает, что трофические позиции разных видов термитов из одного рода *Anoplotermes* относительно постоянны и мало зависели от локальных условий. Следовательно, высокое видовое богатство и разнообразие видов группы в неотропических лесах может быть объяснено разделением трофических ниш.

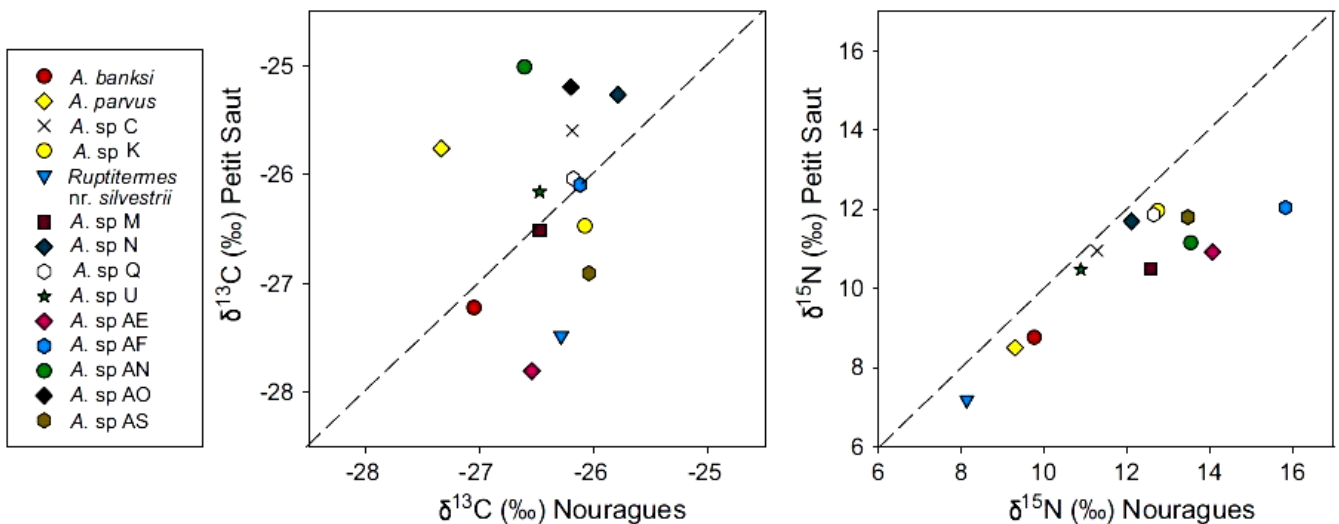


Рисунок 3. Сравнение средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных видов термитов в двух точках исследования – заповедник Ноураги (Nouragues Nature Reserve) и район Петит Саут (Petit Saut). Пунктирная линия обозначает равные величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для обеих модельных площадок (Bourguignon et al. 2009).

Исследования трофической дифференциации термитов проводили и для термитов западноафриканской саванны, где удалось подтвердить гипотезу о существовании тонкой дифференциации трофических ниш термитов, потребляющих сходный растительный субстрат (Schyra et al. 2018). Показано, что если несколько видов термитов имели сходный изотопный состав азота, то

по углероду как раз эти виды имели наибольшие различия, и наоборот (рисунок 4). Классификация термитов по четырем трофическим группам, разработанная для лесов (Tayasu et al. 1997; Tayasu 1998; Bourguignon et al. 2011), оказалась актуальной также и для саванн. Также обнаружено, что чем ближе виды с точки зрения таксономии, тем меньше они различаются по питанию.

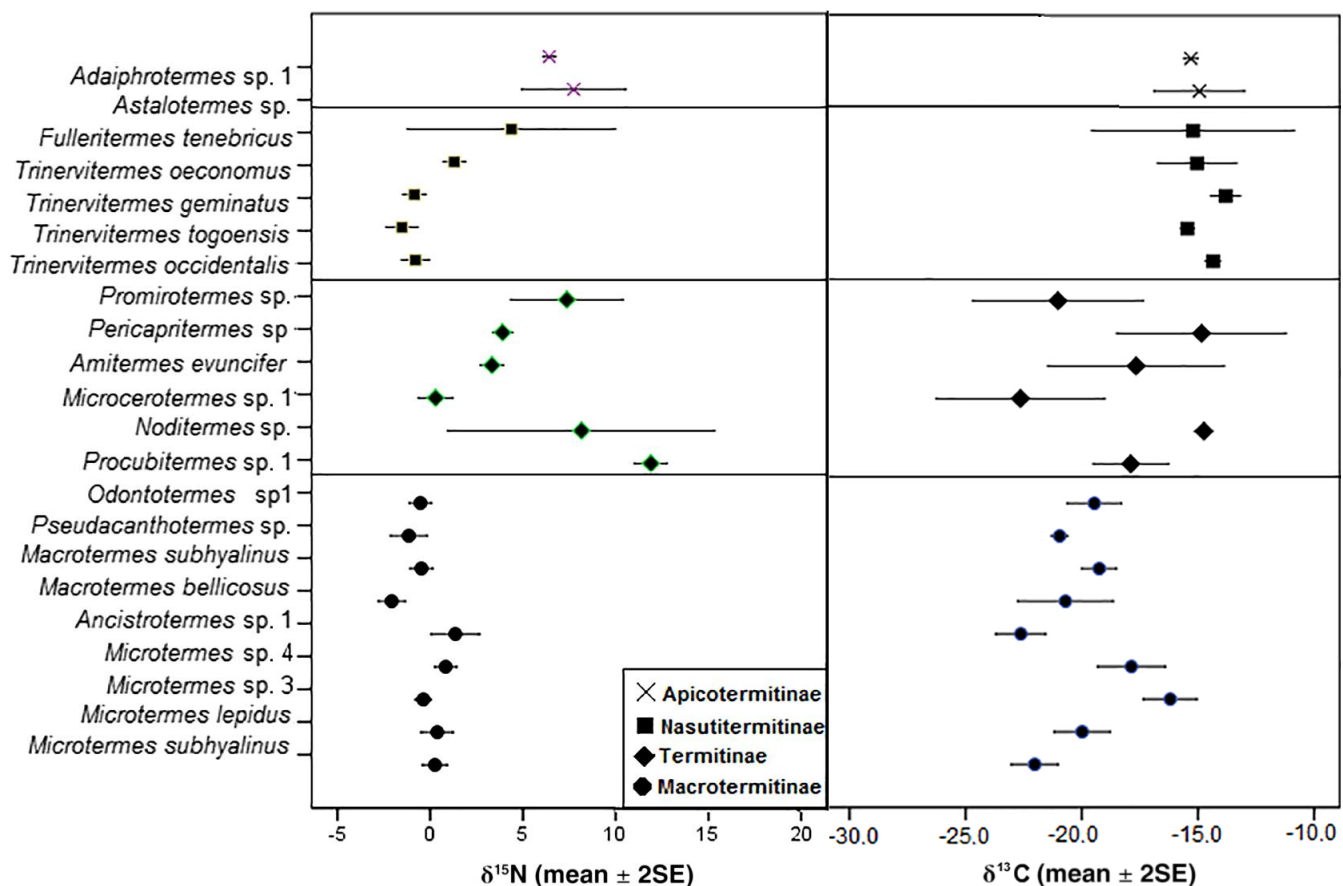


Рисунок 4. Изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) термитов западноафриканской саванны, сгруппированных по подсемействам (Schyrá et al. 2018).

Наиболее обширное исследование трофических групп термитов методом изотопного анализа включало 70 видов термитов из южноамериканских лесов Французской Гвианы (Bourguignon et al. 2011). Показано, что разнообразие трофических ниш, занимаемых термитами из Южной Америки, сопоставимо с

таковым и из Африки, и из Юго-Восточной Азии. Близкие виды термитов питаются схожими субстратами, и чем меньше родственная связь термитов, тем больше разница в потребляемом субстрате. Обнаружено несоответствие традиционно выделяемых трофических групп термитов (группы I - IV (Donovan et al. 2001), подробнее см. раздел 1.2.3) и степени гумификации их пищи (рисунок 5).

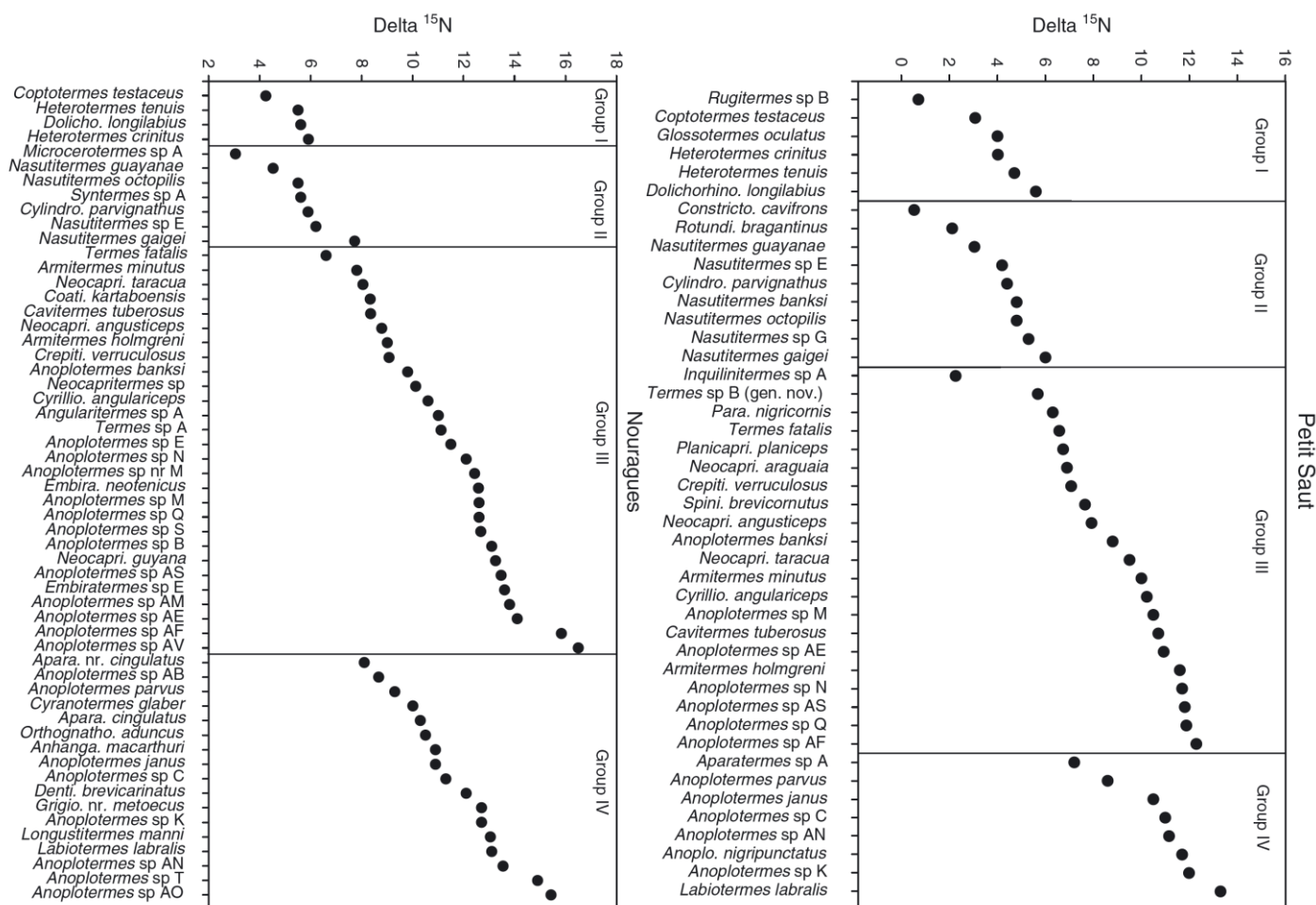


Рисунок 5. Изотопный состав азота ($\Delta^{15}\text{N}$) термитов из заповедника Ноураги (Nouragues Nature Reserve) и района Петит Саут (Petit Saut). Термиты объединены по трофическим группам (группы I - IV) согласно принятой классификации (Donovan et al. 2001; Bourguignon et al. 2011).

1.4.2.1. Особенности формирования изотопного состава термитов

Со времени первых исследований термитов с использованием изотопного анализа прошло более тридцати лет. За это время накоплено достаточно информации об особенностях формирования изотопного состава термитов и факторах, на него влияющих. Рассмотрим подробно основные из них.

Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$)

Изотопный состав углерода в телах термитов зависит от следующих основных причин:

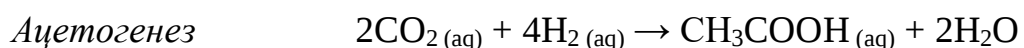
- Типа фотосинтеза растений (C_3 , C_4 , CAM), которые служат основным источником питания (Boutton et al. 1983; Lepage et al. 1993). Растения используют разные биохимические механизмы фотосинтеза, что приводит к значительным различиям в изотопном составе. C_3 -растения, использующие в фотосинтезе цикл Кальвина, сильнее обеднены тяжелым изотопом углерода ($\delta^{13}\text{C}$ обычно ниже -27‰) по сравнению с атмосферным CO_2 , нежели C_4 -растения, которые используют цикл Хетч-Слека ($\delta^{13}\text{C}$ в среднем -13‰). Изотопная подпись растений с CAM типом фотосинтеза может сильно варьировать (Gannes et al. 1997; Моргун и др. 2008). Резкие различия в изотопном составе растений и, следовательно, в пищевых субстратах, отражаются в изотопном составе тканей термитов. Например, термиты в лесных местообитаниях, где доминируют древесные растения с C_3 типом фотосинтеза, имеют величину $\delta^{13}\text{C}$ около -27‰ , а у термитов, населяющих саванну, где доминируют растения с C_4 типом фотосинтеза, величина $\delta^{13}\text{C}$ существенно выше и может достигать -12‰ (Boutton et al. 1983; Lepage et al. 1993; Schuurman 2006).

- Степени усвоения облегченного ^{13}C лигнина (Bowling et al. 2008);
- Потребления обогащенного ^{13}C гумифицированного органического вещества почвы (Tayasu et al. 1997; Tayasu 1998), отчего сами термиты-гумифаги также значительно обогащаются тяжелым углеродом.

- Соотношения и интенсивности процессов ацетогенеза и метаногенеза в кишечнике (Sugimoto, Wada 1993; Tayasu 1998).

Последний фактор заслуживает специального рассмотрения. Фракционирование изотопов углерода в процессе выработки метана (Krzycki et al. 1987) и ацетата (Gelwicks et al. 1989) очень большое, значение $\delta^{13}\text{C}$ этих веществ на 45 – 60‰ ниже, чем в исходных субстратах. Образующийся метан удаляется из термитов, в то время как ацетат используется в качестве энергетического ресурса (Odelson, Breznak 1983). Среди насекомых Isoptera относят к наиболее активным продуцентам метана, наряду с другими Blattodea и Scarabaeidae (Hackstein et al. 2006).

Упрощенные схемы ацетогенеза и метаногенеза, протекающие в кишечнике термитов, следующие:



Оба процесса осуществляют анаэробные бактерии, а поступление водорода для протекания реакции обеспечивают симбиотические микроорганизмы, которые образуют водород в процессе разложения целлюлозы. Ацетогенез и метаногенез сопровождаются выделением энергии, поэтому их активно используют облигатные и факультативные анаэробные бактерии в кишечнике.

Восстановительный ацетогенез от водорода и углекислого газа в кишечнике термитов открыт более тридцати лет назад (Breznak, Switzer 1986), а несколько позже этот процесс документально подтвержден для термитов из всех основных трофических групп (Brauman et al. 1992). Насколько нам известно, до сих пор не было ни одного исследования, непосредственно демонстрирующего влияние процессов ацетогенеза и метаногенеза на формирование определенного изотопного состава углерода термитов.

Изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$)

Изотопный состав азота тканей термитов зависит от следующих основных причин:

- Соотношение азота, поступающего в организм термитов непосредственно из растительных тканей, и азота, прошедшего один или несколько этапов микробной переработки (в почве или в кишечнике). При микробной трансформации азота в почве происходит потеря обедненных ^{15}N аммония и нитратов, а обогащенное ^{15}N вещество накапливается в составе микробной биомассы и гумифицированного органического вещества (Tayasu et al. 1997);

- Потребление органического вещества почвы на разных стадиях гумификации. Значение $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается с увеличением градиента гумификации пищевого субстрата (Schmidt et al. 1997; Tayasu et al. 1997; Potarov et al. 2019b). Механизмов, приводящих к высокому значению $\delta^{15}\text{N}$ органического вещества почвы, может быть несколько, но все они связаны преимущественно с накоплением многократно трансформированного микроорганизмами азота в минеральных горизонтах: увеличение глубины почвы (Natelhoffer, Fry 1988), увеличение возраста почвы (Hyodo et al. 2008), уменьшение размеров частиц почвы (Tiessen et al. 1984). Закономерности накопления ^{15}N в почве исследованы не до конца, однако существуют несколько взаимосвязанных факторов, которые могут этому способствовать (по Hyodo et al. 2008):

- (1) улетучивание аммиака (Högberg 1990);
- (2) денитрификация (Mariotti et al. 1981);
- (3) фракционирование, связанное с минерализацией органического азота микроорганизмами (Natelhoffer, Fry 1988);
- (4) микоризный транспорт обедненных $\delta^{15}\text{N}$ соединений из почвы в растения (Hobbie et al. 1999; Lindahl et al. 2007);

(5) накопление в почве обогащенных $\delta^{15}\text{N}$ соединений, вырабатываемых микроорганизмами (Billings, Richter 2006).

- Фиксация атмосферного азота в кишечнике. Ассимиляция атмосферного N_2 микрофлорой кишечника ксилофагов восполняет недостаток азота. Величина $\delta^{15}\text{N}$ атмосферного азота по определению равна нулю, следовательно, фиксация N_2 непосредственно из атмосферы приводит к снижению модуля величины $\delta^{15}\text{N}$ термитов (Tayasu et al. 1994). Активная фиксация N_2 термитами была подтверждена экспериментально с использованием $^{15}\text{N}_2$ (Tayasu et al. 1994, 1997).

- Трофоллаксис (обмен пищей между особями популяции) между термитами разных каст (Tayasu et al. 1997). Однако данное влияние в настоящее время исследовано плохо.

- Степень накопления облегченной ^{15}N мочевой кислоты в жировой ткани термитов. Мочевая кислота служит конечным продуктом азотного обмена термитов (Breznak 2000). Собранная мальпигиевыми сосудами, она выделяется в пищеварительный тракт на границе средней и задней кишки и далее удаляется вместе с экскрементами. В то же время мочевая кислота может быть запасным резервуаром азота. В случае недостатка азота термиты способны перерабатывать её посредством симбиотических бактерий кишечника, которые гидролизуют мочевую кислоту, попавшую в заднюю кишку, до ацетата, углекислого газа и аммиака (Potrikus, Breznak 1981). Реутилизация мочевой кислоты приводит к значительному уменьшению значения $\delta^{15}\text{N}$ термитов. Некрофагия и каннибализм, то есть потребление белка и мочевой кислоты, накопленной другими особями (Slaytor, Chappell 1994), также значительно снижает величину $\delta^{15}\text{N}$ термитов.

1.4.2.2. Изотопный состав разных трофических групп термитов

Благодаря преимущественно японским исследователям (Ichiro Tayasu, Fujio Hyodo), термиты стали одним из классических модельных объектов

«изотопной» экологии. Было обнаружено, что экологические группы термитов, классифицированные по трофическим особенностям (Eggletton et al. 1997), хорошо различаются и по изотопному составу азота и углерода (Tayasu 1998; рисунок 6).

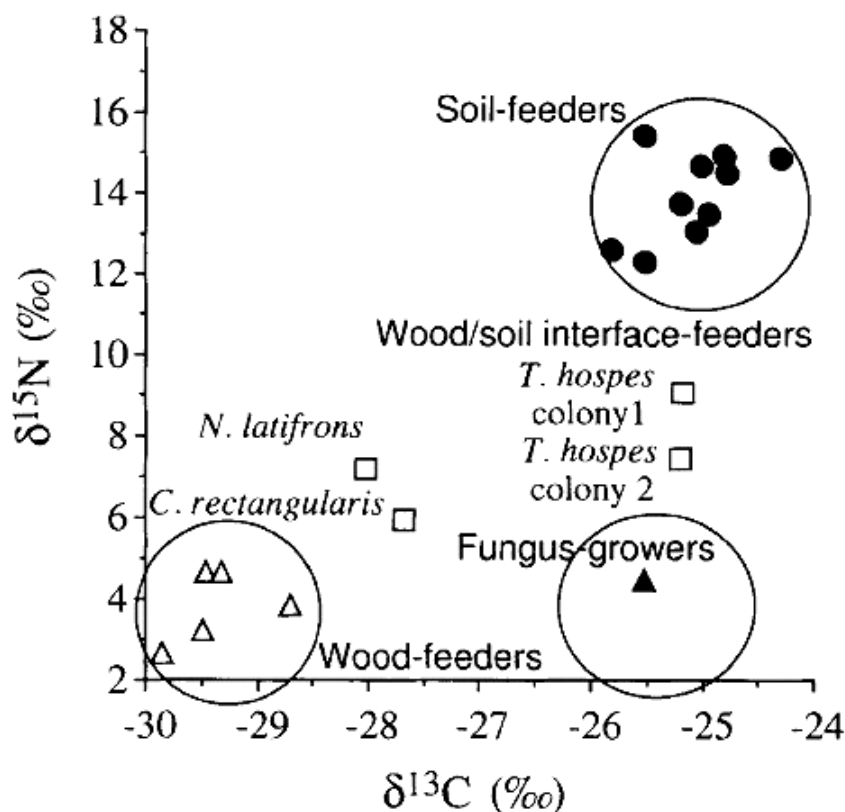


Рисунок 6. Изотопный состав азота $\delta^{15}\text{N}$ и углерода $\delta^{13}\text{C}$ тканей рабочих термитов, собранных в тропическом лесу с преобладанием растений с C_3 типом фотосинтеза в Камеруне. Термиты-гумифаги (soil-feeders) обозначены черными точками, термиты-ксилофаги (wood-feeders; *Microcerotermes parvus*) белыми треугольниками, черными треугольниками обозначены термиты-мицетофаги (fungus-growers) *Acanthotermes acanthothorax* (Tayasu 1998).

Термиты-гумифаги. Гумифаги преобладают в тропических лесах и составляют порядка 50% от всех известных видов термитов (Abe et al. 2000). Рацион питания гумифагов и гуми-ксилофагов изучают редко в связи с трудностями определения конкретного пищевого субстрата в

многокомпонентном почвенном матриксе. Исследована морфология мандибул рабочих особей (Sands 1965) и морфология кишечника (Bignell 1994). Микроскопическое исследование содержимого кишечника восьми видов термитов показало, что рацион гумифагов очень неоднороден и включает, по меньшей мере, десяток разных фракций, таких как грибной мицелий, гумус, фрагменты мертвых растений (Sleaford et al. 1996). В виду сложности исследования питание гумифагов традиционными методами, неоднократно применяли изотопный анализ. Показано, что значения $\delta^{15}\text{N}$ этой группы термитов самые высокие (рисунок 6). Основной причиной служит потребление органического вещества почвы на поздних стадиях гумификации (см. выше).

В пересчете на единицу живого веса интенсивность выделения метана у термитов-гумифагов может превосходить таковую у жвачных животных (Brauman et al. 1992). Интенсивность метаногенеза в их организме значительно преобладает над интенсивностью ацетогенеза. Это служит одной из причин, по которой гумифаги имеют высокие величины $\delta^{13}\text{C}$. Высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ у гумифагов связаны также с потреблением гумифицированного органического вещества почвы.

Исследование «возраста» (т.е. времени, прошедшего с момента фиксации углерода атмосферного углекислого газа растениями до потребления этого углерода термитами) диеты термитов разных экологических групп с использованием «бомбового» ^{14}C позволило выяснить, что возраст пищевого субстрата гумифагов составляет 7 – 12 лет. Это больше, чем у потребителей листового опада (около 2 лет), но меньше, чем у ксилофагов (до 21 года; Nyodo et al. 2008). Другими словами, потребляемый термитами-гумифагами углерод ассимилировался зелеными растениями позже, чем углерод древесины, которой питались ксилофаги. Таким образом, по крайней мере часть термитов-гумифагов питаются не тем углеродом, который поступает в почву в виде сильно разложившейся (гумифицированной) древесины, а тем, который

поступает с опадом, корневыми выделениями или относительно молодыми корнями (Tayasu et al. 2002).

Термиты-ксилофаги. Если пищевой субстрат термитов-гумифагов довольно богат азотом, то термиты ксилофаги сталкиваются с очень серьезной проблемой недостатка азота в пище. Отношение C/N древесины настолько высоко (может достигать до 350 – 1000; La Fage, Nutting 1978), что им приходится находить дополнительные источники азота из других ресурсов, а также избавляться от избытка углерода, избирательно выделяя соединения с наиболее высоким соотношением C/N (Higashi et al. 1992). Многие виды предпочитают потреблять древесину, заселенную и частично переработанную грибами и другими микроорганизмами, что приводит к уменьшению отношения C/N в субстрате (Rouland-Lefèvre 2000). Существует и другой механизм, помогающий справляться с недостатком азота (а также получать необходимые аминокислоты и витамины) – проктодеальный трофоллаксис (обмен пищей между особями популяции путем экскреции через анальное отверстие). Частота его в колониях термитов повышается с недостатком азота в питании (Machida et al. 2001).

Как отмечено выше, соотношение и активность процессов ацетогенеза и метаногенеза может сильно влиять на величину $\delta^{13}\text{C}$ термитов (Tayasu 1998). У ксилофагов баланс значительно сдвинут в сторону ацетогенеза (Pester, Brune 2007), что приводит к очень низким величинам $\delta^{13}\text{C}$ термитов.

Термиты-ксилофаги, как низшие (*Coptotermes formosanus* Shiraki; (Hyodo et al. 1999), так и высшие (*Microcerotermes parvus* (Haviland); (Hopkins et al. 1998), не способны эффективно переваривать лигнин. Этот факт был подтвержден специальным химическим анализом (Breznak, Brune 1994). Однако даже частичное усвоение продуктов расщепления лигнина (бедного ^{13}C) может быть дополнительной причиной обеднения ксилофагов ^{13}C .

В жировом теле термитов-ксилофагов накапливается значительное количество мочевой кислоты (Tayasu et al. 2000). Так как она обеднена ^{15}N , то и

величина $\delta^{15}\text{N}$ термитов становится меньше. Другой причиной, приводящей к низким значениям $\delta^{15}\text{N}$ ксилофагов, служит активная ассимиляция атмосферного N_2 микрофлорой кишечника термитов. До 30 – 60% азота термитов-ксилофагов может поступать в организм из атмосферы путем азотфиксации (Tayasu et al. 1994, 1997). С другой стороны, величина $\delta^{15}\text{N}$ тканей термитов может повышаться из-за выделения ими облегченного ^{15}N азота в виде N_2O (Wada 1996), однако продукция N_2O , по крайней мере у термитов-ксилофагов, очень мала (Khalil et al. 1990).

Термиты-мицетофаги. Мицетофаги (подсемейство Macrotermitinae) решают проблему недостатка азота выращиванием грибов («грибные сады») в специальных камерах термитника. Субстрат для выращивания «грибных садов» состоит из фекальных пеллет с частично переваренными растительными остатками (Darlington 1994). Азот концентрируется в биомассе грибов, а избыток углерода расходуется на микробное дыхание (Higashi et al. 1992). В «грибных садах» выращивают исключительно базидиальные грибы рода *Termitomyces* R.Heim (Basidiomycetes, Agaricales), которые могут выполнять различные функции (Bignell 2000):

- грибы служат пищевым ресурсом, богатым белком;
- играют роль в процессе деградации лигнина, что облегчает доступ к целлюлозе;
- уменьшают соотношение C/N в субстрате, которым питаются термиты;
- поставляют дополнительные целлюлазы и ксиланазы в добавление к имеющимся ферментам термитов (Martin, Martin 1978).

Для создания субстрата грибных садов мицетофаги используют древесину, опад или траву. Например, *Macrotermes carbonarius* (Hagen) потребляет преимущественно лиственный опад (Abe, Matsumoto 1979), а *Odontotermes* – древесину (Eggleton et al. 1996). Macrotermitinae, как и все высшие термиты, лишены кишечных жгутиконосцев, и, в отличие от остальных трех подсемейств высших термитов, среди них нет гумифагов. В то же время эта группа

отличается способностью перерабатывать большое количество почвы в целях постройки гнезда и фуражировки (Wood 1996).

Деграция лигнина грибами позволяет термитам, питаясь переработанным субстратом, более эффективно использовать высвободившиеся полисахариды, в переваривании которых участвуют как собственные ферменты термитов, так и кишечная микрофлора (Hyodo et al. 2003). Доказано, что содержание лигнина в субстрате уменьшается по мере роста «грибных садов» (Hyodo et al. 2000). При химической деструкции целлюлозы и лигнина выделяется углекислый газ с пониженным содержанием ^{13}C , а величина $\delta^{13}\text{C}$ в мицелии грибов повышается. Соответственно, она повышена и в тканях питающихся грибами термитов (Gleixner et al. 1993). Процессы метаногенеза у мицетофагов значительно преобладают над процессами ацетогенеза, что также определяет высокое значение $\delta^{13}\text{C}$ данной группы (Tayasu 1998). Причиной относительно низкой величины $\delta^{15}\text{N}$ в тканях мицетофагов может быть как накопление обедненной ^{15}N мочевой кислоты (Tayasu et al. 2000), так и фиксация микрофлорой кишечника азота из атмосферы (Tayasu et al. 1994). В то же время, другие авторы не обнаружили азотфиксации у *Macrotermitinae* (Slaytor, Chappell 1994).

Термиты-лихенофаги. Отдельной трофической группой выделяют термитов, потребляющих эпифиты – лишайники, мхи и водоросли. Эпифиты, как правило, значительно обеднены ^{15}N , что связано с особенностями их азотного питания. Преимущественно они ассимилируют соединения азота, растворенные в атмосферных осадках. Этот азот представлен подвижными формами (прежде всего аммонием), обедненными ^{15}N по сравнению с атмосферным и почвенным азотом (Stewart et al. 1995; Tayasu et al. 2000). Питание эпифитами приводит к уменьшению величины $\delta^{15}\text{N}$ тканей термитов. Особенно хорошо исследованы специализированные термиты-лихенофаги рода *Hospitalitermes*, для которых неоднократно показаны низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ (Collins 1979; Jones, Gathorne-Hardy 1995). Снижение величины $\delta^{15}\text{N}$ в тканях

термитов-лихенофагов связано также с накоплением в их телах обедненных ^{15}N продуктов азотного обмена (мочевой кислоты; Tayasu et al. 2000).

1.4.3. Применение изотопного анализа для исследования панцирных клещей

Со времени первого использования изотопного анализа для исследования панцирных клещей прошло уже два десятка лет (Scheu, Falca 2000). В той работе исследовано девять видов орибатид. Первый подробный анализ панцирных клещей проведен несколькими годами позже и включал уже 36 видов (Schneider et al. 2004). Результаты исследования показали очень существенные различия в изотопном составе азота, которые ранее не были известны для данной таксономической группы. Оказалось, что орибатиды охватывают около четырех трофических уровней, т.е. столько же, сколько все почвенные беспозвоночные в исследованных ранее широколиственных лесах (Ponsard, Arditi 2000; Scheu, Falca 2000). Основываясь на том, что разница между трофическими уровнями составляет приблизительно 3,4 единицы $\delta^{15}\text{N}$, выделены следующие трофические гильдии (Schneider et al. 2004, рисунок 7):

- 1) хищники или некрофаги – потребляют живые и мертвые ткани животных, величина $\delta^{15}\text{N}$ выше 0‰;
- 2) вторичные деструкторы – питаются преимущественно микроорганизмами (предположительно грибами) и частично подстилкой, величина $\delta^{15}\text{N}$ от 0 до –2‰;
- 3) первичные деструкторы – питаются подстилкой, которая лишь немного заселена грибами и бактериями, величина $\delta^{15}\text{N}$ от –2 до –5‰;
- 4) лишено/альгофаги – потребляют преимущественно лишайники и водоросли, величина $\delta^{15}\text{N}$ ниже –5‰.

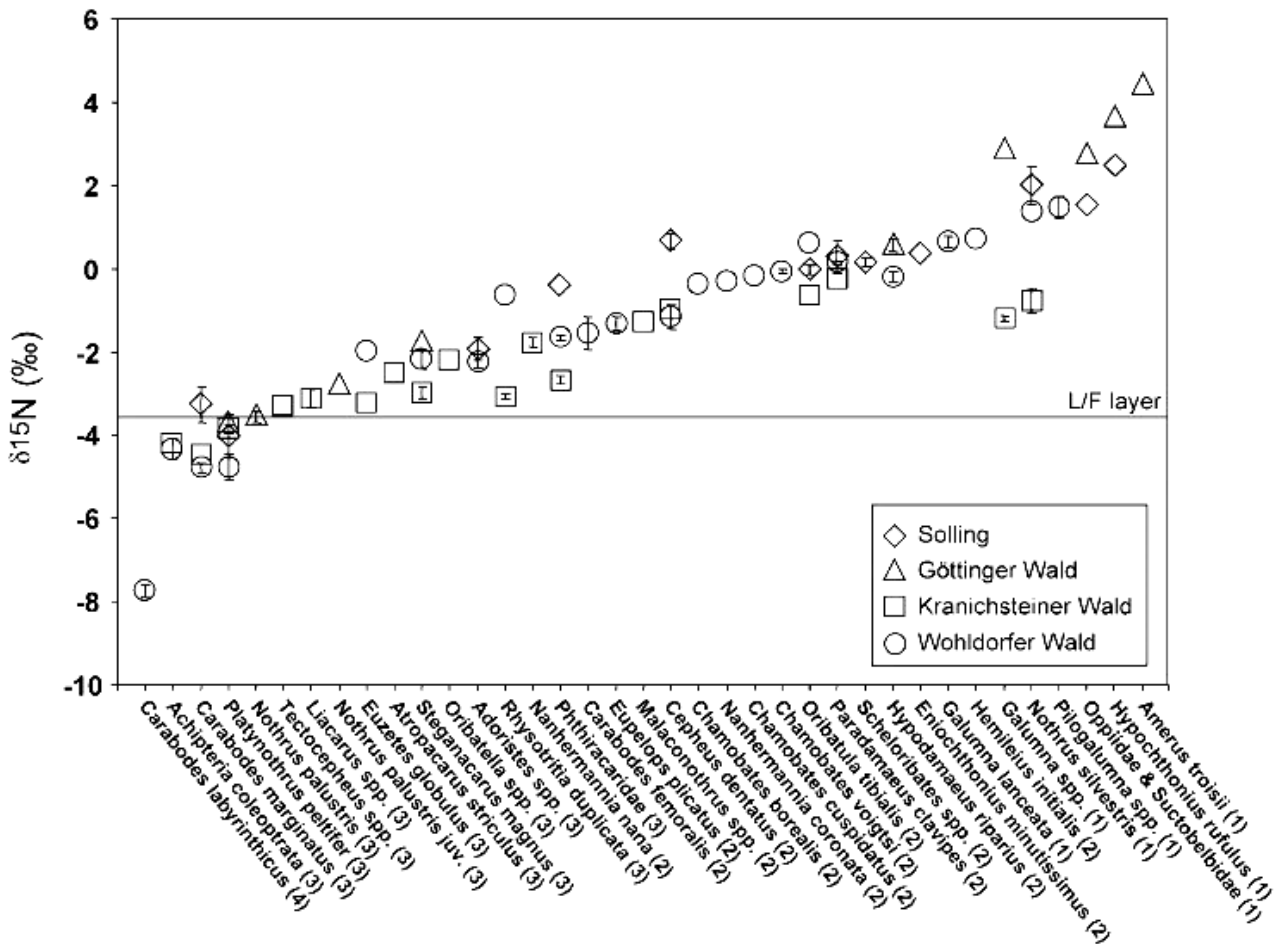


Рисунок 7. Диапазон величин $\delta^{15}\text{N}$ панцирных клещей из четырех разных буковых лесов центральной и северной Германии (Solling, Göttinger, Kranichsteiner и Wohldorfer). Данные откалиброваны по изотопному составу подстилки леса Solling (L/F слой). Каждая точка без указания ошибки средней соответствует одному измерению. Точки с указаниями ошибки среднего включают 2 – 5 повторностей. Виды расположены согласно увеличению величин $\delta^{15}\text{N}$. Номера в скобках указывают на трофические гильдии (1 – хищники/некрофаги, 2 – вторичные деструкторы, 3 – первичные деструкторы, 4 – лишено/альгофаги) (Schneider et al. 2004).

Первые исследования изотопного состава панцирных клещей показали, что трофические ниши орибатид видоспецифичны и не зависят от конкретных условий обитания (Scheu, Falca 2000; Schneider et al. 2004). Определенные виды орибатид питаются одним и тем же субстратом даже если обитают в разных

лесах, разных горизонтах почвы (Scheu, Falca 2000) и находятся на разных стадиях онтогенеза (Schneider et al. 2004). Однако в настоящее время получены данные, не позволяющие говорить о строгой видоспецифичности трофических ниш. Например, в подробном исследовании трофических ниш орибатид в дубовых лесах Испании показано, что значения изотопного состава азота и углерода некоторых видов значительно различались между площадками в пределах одного и того же типа леса (Corral-Hernández et al. 2015, рисунок 8), что может говорить о высокой трофической пластичности видов. В этом исследовании показана важность использования общих видов для нормализации изотопного состава орибатид из разных точек сбора. Использование подстилки для нормализации изотопного состава орибатид приводит к некорректным данным, сильно увеличивая дисперсию нормализованных величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ панцирных клещей.

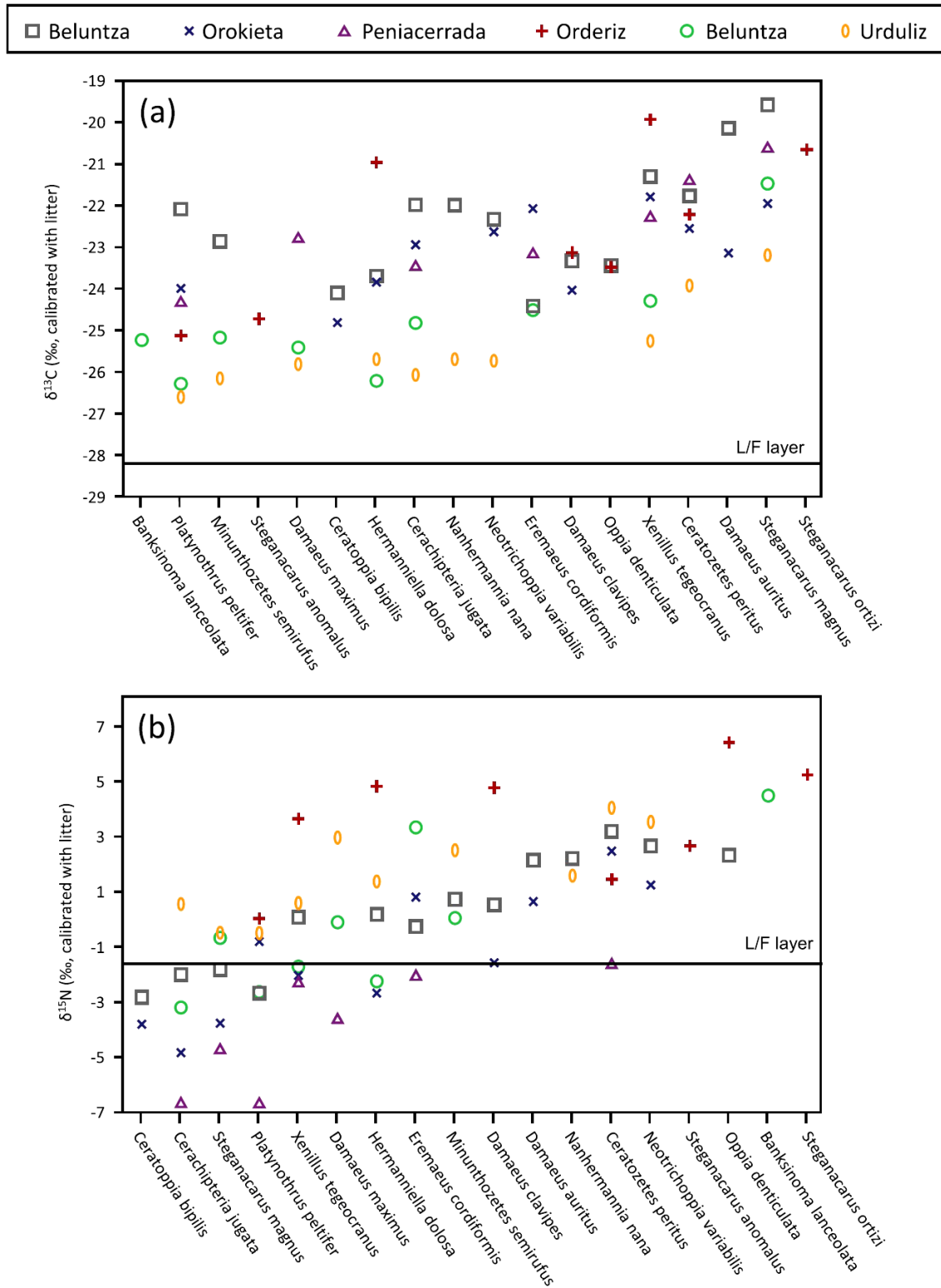


Рисунок 8. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$; а) и азота ($\delta^{15}\text{N}$; б) орибатид из разных дубовых лесов Испании. Данные нормализованы на изотопный состав подстилки (L/F layer – среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ по всем лесам). Виды орибатид расположены в порядке увеличения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. (Corral-Hernández et al. 2015).

Изотопный анализ применяли также для исследования сообществ орибатид, обитающих на коре деревьев (Erdmann et al. 2007; Fischer et al. 2010). Показано, что орибатида, обитающие на коре деревьев, занимают три трофических уровня (рисунок 9), несмотря на кажущуюся однородность данной среды обитания (Erdmann et al. 2007).

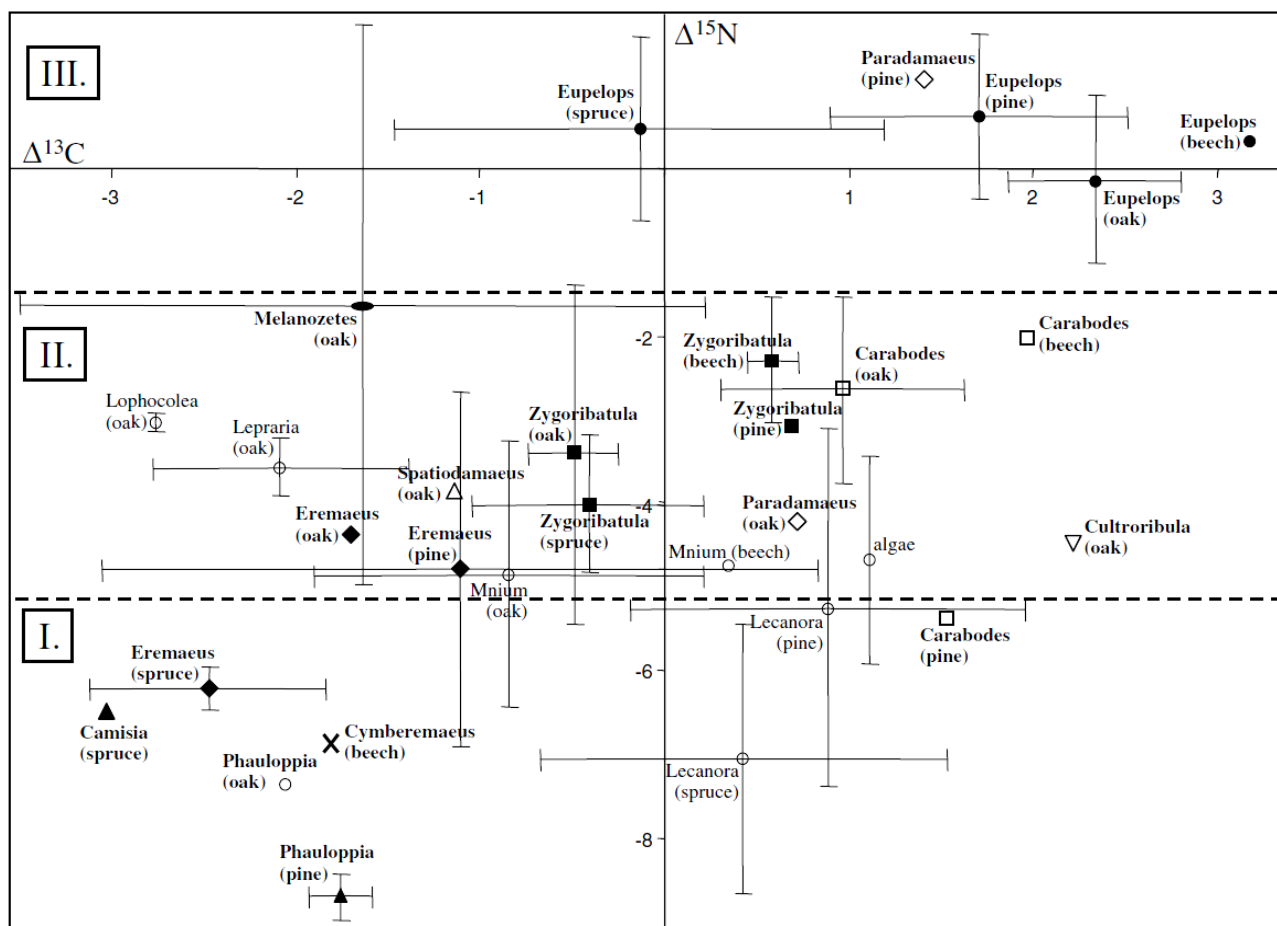


Рисунок 9. Средние ($\pm$ стандартное отклонение) значения $\Delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{орибатид}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{коры}}$) и $\Delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}_{\text{орибатид}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{коры}}$) панцирных клещей и их потенциальных пищевых ресурсов (незакрашенные круги), нормализованные на изотопный состав коры. Орибатида отнесены к трем трофическим гильдиям: I. Лихенофаги, II. Потребители водорослей и мхов, III. Потребители коры и/или мицетофаги (Erdmann et al. 2007).

В обзоре «изотопной» экологии панцирных клещей (Maraun et al. 2011) наличие четырех основных трофических групп в общем подтверждено, хотя была выделена группа видов с личинками-минерами, особенности изотопного состава которых остались нерасшифрованными (рисунок 10).

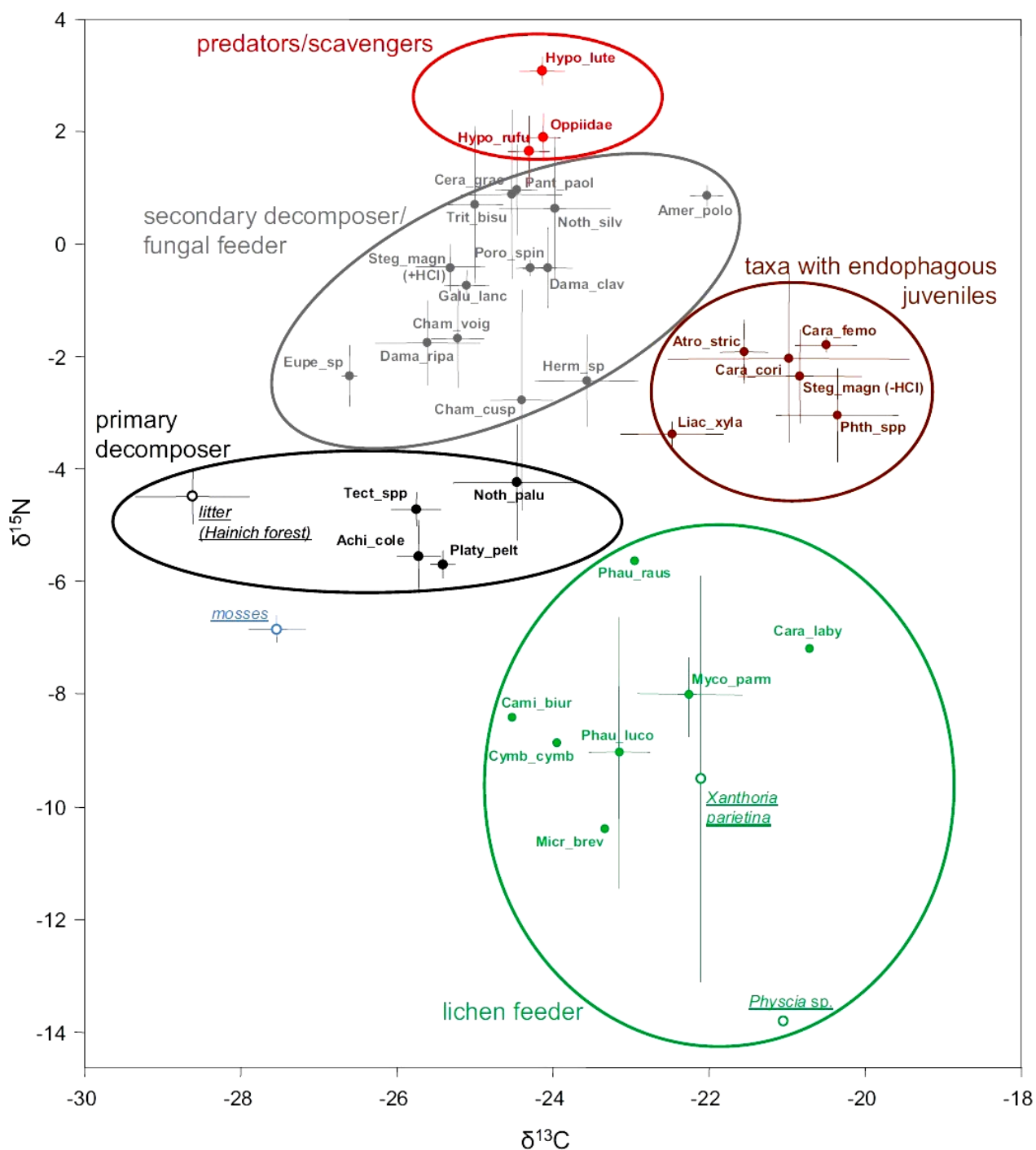


Рисунок 10. Средние ($\pm$ стандартное отклонение) значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ панцирных клещей и их потенциальных пищевых ресурсов (подчеркнутые

названия; не закрашенные точки: litter – подстилка, mosses – мхи) из леса Hainich (Германия) и леса Fliess (Австрия). Зеленый овал объединяет лишайники и лишенофагов (lichen feeder). Растительные остатки и первичные деструкторы объединены черным овалом (primary decomposer). Неполовозрелые орибатида, имеющие личинок-минеров, объединены коричневым овалом (taxa with endophagous juveniles). Вторичные деструкторы/мицетофаги объединены серым овалом (secondary decomposer/fungal feeder). Хищники/некрофаги объединены красным овалом (predators/scavengers). Большинство данных взято из работ Fischer et al. 2010 и Erdmann et al. 2007 (по Maraun et al. 2011).

Несмотря на очевидные преимущества метода, пока проведено очень немного исследований трофической экологии панцирных клещей методом изотопного анализа, особенно в тропиках. В первом и наиболее подробном исследовании трофической сети тропического леса с использованием стабильных изотопов, обнаружено, что в горном тропическом лесу Эквадора орибатида, так же как и в умеренных лесах, занимают около трех трофических уровней (Illig et al. 2005, рисунок 11). Причем не было обнаружено ни одного вида лишено/альгофага, из группы первичных деструкторов обнаружен лишь один вид орибатид (*Rostrozetes ovulum* (Berlese)), из группы вторичных деструкторов одиннадцать видов, и целых семь видов панцирных клещей отнесены к группе хищников или некрофагов. В данном исследовании измеряли только изотопный состав азота, однако для построения адекватной схемы трофических взаимодействий необходимы данные об изотопном составе углерода, служащим показателем базального источника энергии в сообществе.

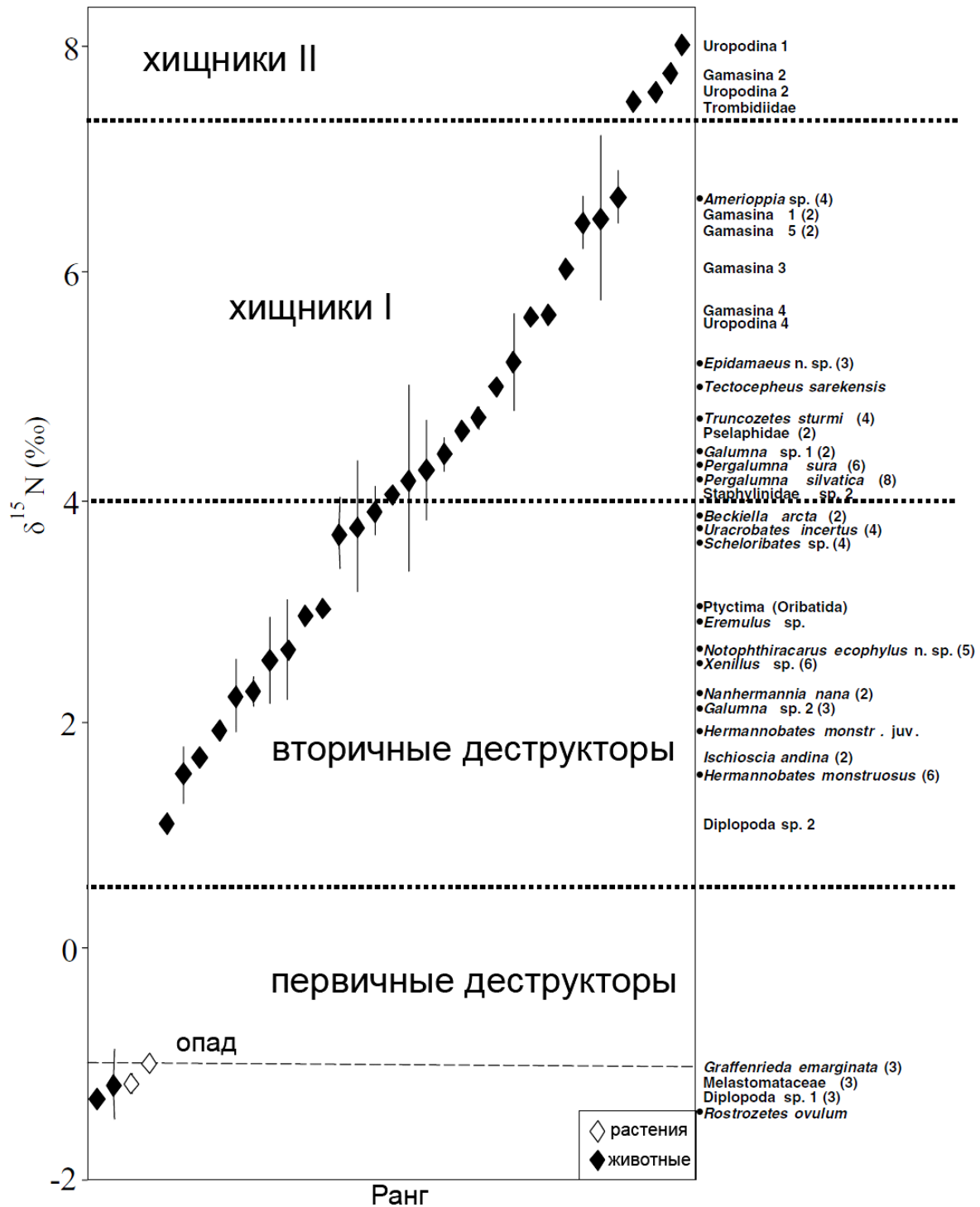


Рисунок 11. Средние ($\pm$ стандартное отклонение) значения $\delta^{15}\text{N}$ орибатид (выделены точкой) и других почвенных беспозвоночных горного тропического леса южного Эквадора. В скобках указано число повторностей. Виды расположены в порядке увеличения значений $\delta^{15}\text{N}$ (по Illig et al. 2005).

В недавней работе, посвященной исследованию трофических взаимодействий тропических членистоногих (в том числе орибатид) Кении, авторы впервые для тропиков описали изотопный состав как углерода, так и азота, панцирных клещей (Lagerlöf et al. 2017). Это позволило впервые установить сходство структуры трофических ниш орибатид тропического леса и лесов умеренных широт. Показано, что диапазон изотопного состава азота орибатид составляет более 15‰, а углерода – около 10‰ (рисунок 12), то есть значения полностью соответствуют таковым для орибатид лесов умеренных широт (Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015). Однако, в данной работе панцирные клещи определены лишь до уровня семейства, что не дает возможности детально рассмотреть трофические ниши видов, и, следовательно, описать трофическую структуру таксоцена.

Таким образом, до настоящего времени не было проведено ни одного исследования, посвященного изучению трофической структуры тропических орибатид на видовом уровне. Исследование изотопного состава и углерода, и азота панцирных клещей позволяет не только определить занимаемые трофические ниши этих клещей в тропическом лесу, но и сравнить их трофическую структуру с таковой в лесах умеренных широт, где подобные исследования проводились неоднократно. Сравнение трофической структуры орибатид из разных регионов позволит выявить особенности, характерные для панцирных клещей тропических сообществ, а также, вероятно, приблизиться к пониманию причин «избыточного» видового разнообразия почвенных сапрофагов.

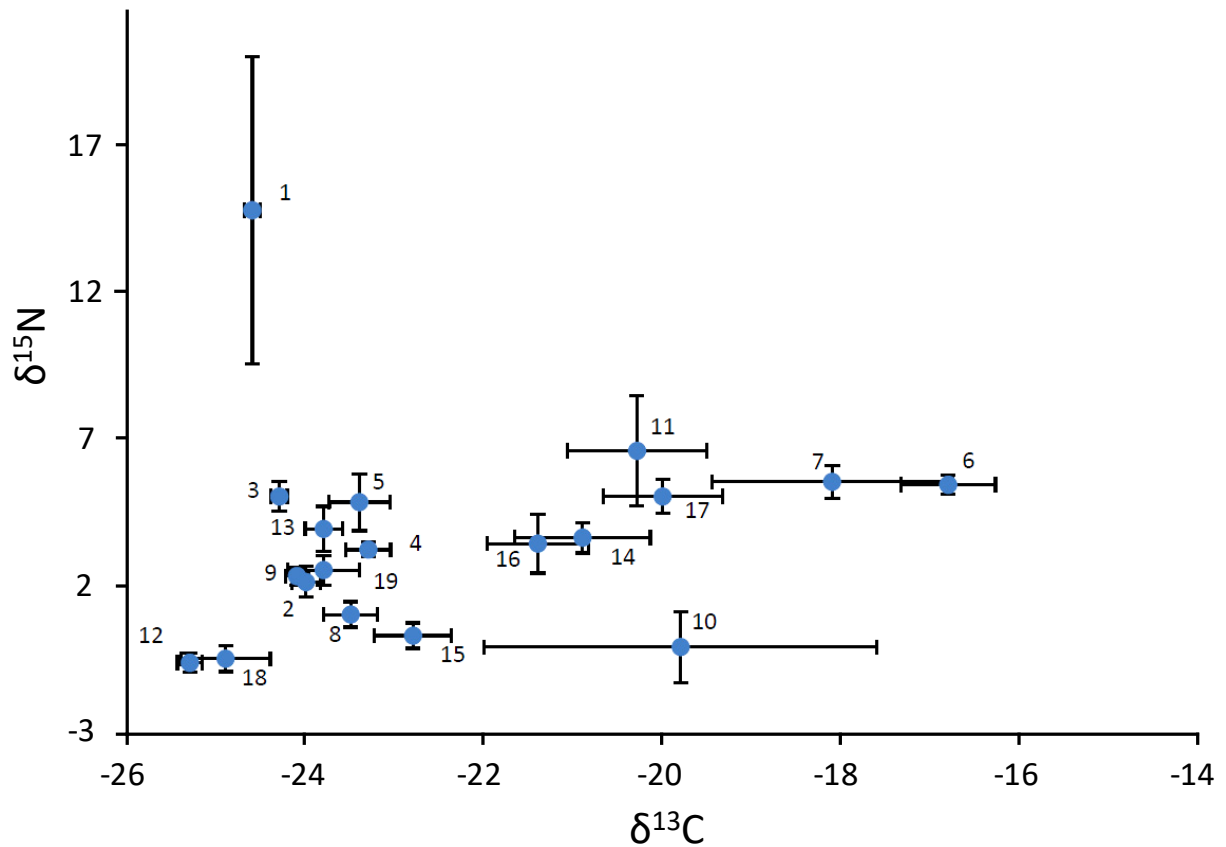


Рисунок 12. Средние ($\pm$ стандартная ошибка) значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ семейств оribатид многовидового естественного тропического леса Кении. Обозначения семейств: 1 Brachychthoniidae, 2 Carabodidae, 3 Damaeidae, 4 Dampfiellidae, 5 Euphthiracaridae, 6 Galumnellidae, 7 Galumnidae, 8 Hermanniidae, 9 Hermanniellidae, 10 Nanhermanniidae, 11 Neoliodidae, 12 Northridae, 13 Oppiidae, 14 Oribatellidae, 15 Otocepheidae, 16 Phthiracaridae, 17 Scheloribatidae, 18 Camisiidae, 19 Liacaridae (Lagerlöf et al. 2017).

ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛЬНЫХ ПЛОЩАДОК И ОСНОВНОЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Регион исследования

Материал был собран в муссонном тропическом лесу национального парка Донгнай (бывший Катъен), Южный Вьетнам (11°21'–11°48' N; 107°10'–107°34' E), сектор Нам Катъен (провинция Донгнай), в 130 км северо-восточнее г. Хошимина. Климат муссонный тропический. Среднегодовая температура составляет приблизительно 26,4°C с относительно небольшими сезонными отклонениями. Среднегодовое количество осадков около 2500 мм. Влажный сезон длится с мая по ноябрь (Deshcherevskaya et al. 2014). Рельеф территории преимущественно равнинный, мягко волнистый. Подстилающие породы представлены сланцами и перекрывающими их базальтами. Базальты представляют собой туфовую массу, которая трансформировалась в отдельности; также имеются залегания в виде плит. На базальтах почвы темноцветные маргалитные, средней мощности, хорошо структурированные, с глыбистыми включениями фрагментов материнской породы. Корнеобитаемый слой от 0,5 – 0,7 м на возвышениях и до 1,0 – 1,5 м на ровных участках. Почвы на сланцах ферраллитизированные, с обильными латеритными включениями, глубокие, желтой или красноватой окраски. Глубина корнеобитаемого слоя приблизительно 2 м (Хохлова и др. 2017).

Лесной древостой имеет сложную структуру. Прослеживается от трех до пяти древесных подъярусов. Фоновыми являются около 80 видов деревьев из разных подъярусов. В зависимости от типа почв и гидрологического режима комплекс лесообразующих видов деревьев варьирует. К основным лесообразующим видам относятся *Lagerstroemia calyculata* Kurz (Lythraceae), *Tetrameles nudiflora* R.Br. (Datiscaceae), *Azelia xylocarpa* (Kurz) Craib

(Caesalpiniaceae), разные виды *Ficus* Linnaeus (Moraceae) и Dipterocarpaceae (Кузнецов, Кузнецова 2011).

Сообщество почвенной макрофауны отличается высоким таксономическим разнообразием (35 отрядов) и высоким обилием (в среднем 760 экз./м²). Доминирующей по численности и по биомассе трофической группой являются сапрофаги. В опаде по численности среди представителей макрофауны значительно преобладают сеноеды (Psocoptera). Обилие и состав почвенных беспозвоночных подвержены сезонной динамике, связанной с периодами сухого и влажного сезонов (Аничкин 2011). Обилие термитов также высоко и может достигать 6200 экз./м² (Беляева 2011). Видовой состав термитов национального парка Донгнай хорошо исследован (Беляева, Тиунов 2010; Беляева 2011).

Сообщества коллембол в почвах муссонного тропического леса национального парка Донгнай характеризуются относительно низким обилием (6 – 33 тыс. экз./м²). Основная часть фауны коллембол представлена семействами Entomobryidae, Isotomidae и Neanuridae, причем первые два семейства составляют 80% общего обилия группы (Швеёнкова 2011). Обилие панцирных клещей также относительно невелико (3 – 10 тыс. экз./м²), что характерно не только для лесных почв Вьетнама (Vu 2011) и в целом для Юго-Восточной Азии (Hasegawa et al. 2014), но и вообще для всех экосистем тропических лесов (Maraun et al. 2007). Видовой состав панцирных клещей национального парка Донгнай достаточно хорошо изучен (Ermilov, Anichkin 2011b, a, 2013; Ermilov et al. 2012; Minor et al. 2017).

2.2. Характеристика модельных площадок

В разных лесных формациях Парка сотрудником Института проблем экологии и эволюции РАН и Совместного Российско-Вьетнамского Тропического центра к.б.н. А.Е. Аничкиным заложены постоянные модельные площадки, почвенное население и свойства почв на которых подробно

исследованы (Аничкин 2011). Сбор материала проходил на шести таких площадках естественного тропического леса (A, B, D, F, L, R), а также двух площадках в искусственных лесных посадках (FP1 и FP2). Площадки различаются типом почвы, составом и возрастом растительности (Blanc, Pascal 2008; Кузнецов, Кузнецова 2011; Khokhlova et al. 2017).

Ниже дана краткая характеристика площадок.

A – «Afzelia» (11°25'40" N; 107°25'33" E). Древесная растительность хорошо развита, явно выражены четыре яруса. Образцы почвы и опада собраны под кроной *Afzelia xylocarpa*. Почвы темно-суглинистые на базальтах (Dystric Cambisol). Опад состоял преимущественно из листьев *A. xylocarpa* и *L. calyculata*.

B – «Bamboo forest» (11°26'31" N; 107°25'56" E). Деревья малочисленные, преобладает высокорослый бамбук. Почва темно-суглинистая с плохо развитым профилем (Dystric Fluvisol). Опад состоял в основном из листьев бамбука.

D – «Dipterocarp forest» (11°27'23" N; 107°26'51" E). Древесная растительность хорошо развита, явно выражены четыре яруса. Первый ярус составляют деревья *Dipterocarpus alatus* Roxb. Почва темно-суглинистая на глинистых сланцах с плохо выраженным профилем (Dystric Regosol (Clayic)). Опад состоял преимущественно из листьев Dipterocarpacea.

F – «Ficus» (11°26'12" N; 107°24'59" E). Древесная растительность хорошо развита, четыре яруса леса. Образцы почвы и опада взяты под кроной *Ficus* sp. (высотой около 40 м). Почва темно-суглинистая на базальте с плохо развитым профилем (Skeletal Umbrisol). Опад представлял собой преимущественно листья *Ficus* sp.

L – «Lagerstroemia forest» (11°25'44" N; 107°25'39" E). Древесная растительность хорошо развита, четыре яруса леса. Первый ярус представлен в основном *Lagerstroemia calyculata* и *Tetrameles nudiflora*. Почва темно-суглинистая на базальтах с плохо развитым профилем (Skeletal Umbrisol). Опад состоял преимущественно из листьев *L. calyculata*.

R – «Riparian dipterocarp forest» (11°26'50" N; 107°26'25" E). Первый ярус включал *D. alatus*, *Irvingia malayana* Oliv. ex A.W.Benn., *Hopea cordifolia* (Thwaites) Trimen и *L. calyculata*. Второй и третий ярусы развиты хорошо. Плотность крон высокая, лианы многочисленны. Почвы песчаные, сформированные речными отложениями до 3 – 5 м глубиной (Dystric Fluvisol). Профиль почвы развит плохо. Опад состоял в основном из листьев Dipterocarpaceae.

FP1 и FP2 – лесные посадки (11°24'29" N; 107°22'28" E). Посадки 1996 – 1998 годов с преобладанием *D. alatus*, *Hopea odorata* Roxb., *L. calyculata* и *L. speciosa*. Высота крон 15 – 20 м. Темно-суглинистая почва с плохо развитым профилем (Eutric Fluvisol). Опад состоял преимущественно из листьев Dipterocarpaceae.

2.3. Изотопный анализ

В качестве основного метода исследования применяли изотопный анализ. В соответствующих главах будет дана конкретная информация по исследуемым группам, здесь приведем лишь общие принципы анализа.

До проведения изотопного анализа все животные образцы хранили в 70% этиловом спирте. Хранение почвенных членистоногих в спирте не влияет значимо на величину $\delta^{15}\text{N}$ (Fábián 1998). Изменения в значениях $\delta^{13}\text{C}$ могут быть более сложные (Tillberg et al. 2006; Krab et al. 2012), но обычно они небольшие и однородные у разных животных, поэтому ими можно пренебречь. Перед проведением изотопного анализа все образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 50°C в течение 48 часов. Образцы заворачивали в оловянную фольгу. Величина навески составляла от 50 до 500 мкг для животных, около 1500 мкг для растений и 2500 – 3500 мкг для почвы. Массу навески определяли с точностью ± 1 мкг (Mettler Toledo MX5).

Изотопный анализ проведен в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» на базе ИПЭЭ РАН на комплексе

оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnegan Delta V Plus. Завернутая в оловянную фольгу проба попадает в нагретый до 1020°C реактор, где сгорает в присутствии кислорода. Продукты сгорания восстанавливаются до N_2 и CO_2 в присутствии катализаторов и в токе гелия направляются в масс-спектрометр. Здесь в сильном магнитном поле происходит разделение ионизированных молекул согласно их массам. Интенсивность потоков молекул разной массы оценивается с помощью ловушек Фарадея, что позволяет с высокой точностью определить изотопный состав анализируемого вещества. Изотопный состав ($\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$) выражали в промилле (‰), то есть в тысячных долях отклонения от международного стандарта (подробнее см. раздел 1.4). Аналитическая погрешность не превышала $\pm 0,25\%$. Помимо изотопного состава, в каждой пробе определено процентное содержание и массовое соотношение углерода и азота (величина C/N) образца.

2.4. Нормализация изотопного состава образцов

«Изотопный ландшафт» местообитаний почвенных сапрофагов сильно варьирует (подробнее см. раздел 1.4.1). На практике, это создает значительные проблемы при интерпретации изотопного состава исследуемых организмов, так как один и тот же изотопный состав может формироваться не только за счет трофического положения организмов, но и за счет разного «изотопного фона», в котором они обитают. Именно поэтому для корректного сравнения образцов, собранных из разных местообитаний, необходимо применять нормализацию их изотопного состава, то есть приведение к единой «системе координат».

Изотопный состав одного конкретного вида не должен значительно различаться между экземплярами с разных площадок (ввиду аналогичного образа жизни). Поэтому для проведения нормализации можно выбрать один вид, встреченный на всех площадках, и оценить характер вариации его изотопного состава на разных площадках. На основании этих данных легко

посчитать необходимые коэффициенты нормализации. Следует отметить, что подобная нормализация хорошо работает только для относительно небольших масштабов (например, в пределах лесного массива), поскольку между экземплярами одного вида из более удаленных регионов (например, у космополитов) различия в изотопном составе могут определяться иными, трудно поддающимися интерпретации, факторами.

Из всех видов членистоногих (как термитов, так и орибатид), исследованных нами в тропическом лесу, только один вид встречался на всех модельных площадках – панцирный клещ *Meristacarus sundensis* Hammer (Lohmanniidae), краткое обозначение MS. Поэтому данный вид выбран нами для проведения нормализации изотопного состава. В качестве эталонного значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ мы использовали изотопный состав MS на площадке «Лагерстремия». Эта площадка выбрана в качестве модельной потому, что растительный покров и почвы на ней отражают типичные условия тропического леса национального парка Донгнай (Anichkin et al. 2007). Определение коэффициентов нормализации (D) проводили согласно уравнению:

$$D = \delta_{\text{средняя MS на данной площадке}} - \delta_{\text{средняя MS на пл. «Лагерстремия»}}$$

Далее этот коэффициент использовали для нормализации величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ как термитов, так и орибатид, согласно уравнению:

$$\delta = \delta_{\text{измеренная}} - D$$

Подобный подход был успешно применен для нормализации беспозвоночных с разных площадок дубового леса Испании, где в качестве «реперного» вида использовали широко распространенный вид *Platynocheilus peltifer* (C.L. Koch) (Corral-Hernández et al. 2015). Этот подход был применен и для сравнения трофических ниш орибатид, живущих на коре и почве. Для нормализации были выбраны виды рода *Ceratozetes* Berlese, присутствующие в

обоих сообществах и имеющие постоянную трофическую нишу (Maraun et al. 2011).

Далее в тексте мы приводим изотопный состав беспозвоночных после проведения нормализации.

Поскольку для сбора, обработки и интерпретации данных по термитам и орибатидам использованы разные методы (в силу значительных различий данных таксонов), то подробные описания методов и подходов при исследовании этих групп даны в соответствующих разделах.

ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТЕРМИТОВ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА

В силу огромного хозяйственного значения термитов, исследования вопросов их питания имеют длительную историю. Одна из первых классификаций, разделяющих термитов согласно их трофическим предпочтениям, включает три группы (Josens 1972): 1) фитофаги (жнецы) – потребляют живые растительные ткани; 2) гумифаги; 3) микофаги – выращивают грибные сады в своих гнездах. Со временем информация по этой группе уточнялась, и в настоящее время, согласно общепринятой классификации, выделяют пять трофических групп термитов (Eggleton et al. 1997): гумифаги, гуми/ксилофаги, ксилофаги, мицетофаги и лихенофаги (подробнее см. раздел 1.2.3). Несмотря на столь широкое разнообразие трофических групп, базовый ресурс у большинства термитов однообразный (в основном мертвая растительная органика на разных стадиях разложения). Поэтому естественным образом возникает вопрос о механизмах, ответственных за сосуществование большого числа разных видов термитов на одной территории. В наибольшей степени это относится к группе мицетофагов, поскольку все они входят в состав одного, одного из самых многочисленных среди термитов, подсемейства (*Macrotermitinae*), и при этом, для большинства видов ресурсом для выращивания грибных садов служит только растительный опад.

Знание изотопного состава азота и углерода термитов позволяет оценить степень трофической дифференциации и приблизить нас к пониманию принципов разделения трофических ниш близких видов сапрофагов. Для этих целей изотопный анализ начали применять достаточно давно, однако, исследования ограничивались практически исключительно ксилофагами и гумифагами (Boutton et al. 1983; Tayasu et al. 1997; Tayasu 1998), а вопрос

разделения трофических ниш среди термитов-мицетофагов ни разу не обсуждался в литературе.

В данной главе мы подробно описываем результаты исследования «изотопной» трофической структуры сообщества термитов тропического леса из разных трофических групп (гумифаги, ксилофаги, мицетофаги и лихенофаги).

Помимо изотопного состава, мы исследовали интенсивность метаногенеза и азотфиксации в кишечнике живых термитов. Известно, что термиты обладают мощной системой облигатных кишечных мутуалистов, благодаря которым термиты способны успешно перерабатывать растительные остатки (Eggleton 2011). Поскольку именно бактерии ответственны за производство метана и фиксацию азота в кишечнике термитов, то показатели метаногенеза и азотфиксации могут предоставить полезную информацию об особенностях освоения растительного материала термитами, что может лежать в основе трофической дифференциации близких видов.

3.1. Материал и методы

3.1.1. Материал исследования

Для исследования трофической структуры термитов на шести модельных площадках (А, В, D, F, L, R, подробнее см. раздел 2.2) отобрано 35 видов термитов из 7 подсемейств 3 семейств (Termitidae – высшие термиты; Rhinotermitidae и Kalotermitidae – низшие термиты; подробнее см. таблицу 1 в разделе 3.2). Основная часть термитов собрана вручную (раскопкой термитников или на фуражировке) в эппендорфы с 70% этанолом и определена в 2005, 2012 – 2013 годах старшим научным сотрудником кафедры энтомологии биологического факультета МГУ им. Ломоносова, к.б.н. Н.В. Беляевой. После идентификации термитов помещали в сушильный шкаф (50°C) на 48 часов, далее направляли на изотопный анализ. Поскольку изотопный состав разных органов и тканей насекомых может существенно

различаться (Цуриков и др. 2015), для изотопного анализа термитов использовали только головную капсулу рабочей особи. Если массы одной головной капсулы было недостаточно для анализа, добавляли ещё одну из этой же выборки.

Помимо термитов, на тех же площадках отобраны потенциальные пищевые субстраты термитов – мертвая древесина лежащих стволов разного диаметра, корни живых деревьев и кустарников, растительный опад и верхний слой почвы. Сразу после сбора материал высушивали в сушильном шкафу (50°C) в течение трех суток. Перед проведением изотопного анализа высушенный растительный материал и почву гомогенизировали до состояния пыли на шаровой мельнице MM200 (Retsch GmbH, Naan, Germany). Всего проанализировано 229 образцов (= экземпляров) термитов и 354 образца потенциальных пищевых субстратов (опад, древесина, корни, грибы, почва, грибные сады и пр.).

3.1.2. Коррекция изотопного состава на неорганические карбонаты

Для определения трофических групп беспозвоночных животных необходимо проводить анализ метаболически активных тканей, лучше – мышечной ткани (Цуриков и др. 2015). Следует также оценить необходимость проведения коррекции изотопного состава углерода на содержащиеся в организме карбонаты, поскольку неорганические карбонаты в покровах беспозвоночных обогащены ^{13}C (Семенюк, Тиунов 2011b; Potapov et al. 2019b).

Степень развития кальцинированного покрова коррелирует с увеличением величины C/N, поскольку кальцинированные покровы содержат мало азота. Для термитов корреляция величин C/N и $\delta^{13}\text{C}$ не значима ($R = 0,03$, $p = 0,69$, $n = 229$), поэтому коррекция на карбонаты не требовалась.

3.1.3. Газовая хроматография

Для проведения микробиологического анализа (определение метаногенеза и азотфиксации) термиты собраны и первично определены в 2014, 2015 – 2016 годах автором. Всего проанализировано 10 видов термитов из 3 семейств и 7 подсемейств (см. таблицу 2 в разделе 3.2). Всего проведено 65 измерений метаногенеза и 34 измерения азотфиксации.

Для оценки интенсивности метаногенеза и азотфиксации в кишечниках термитов, живых особей в течение трех дней доставляли из леса национального парка Донгнай в лабораторию (кафедра биологии почв, факультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова), отбирали рабочих особей, отделяли от субстрата, взвешивали и направляли на анализ. Определение активности метаногенеза и азотфиксации проводили методами газовой хроматографии (Звягинцева 1991).

Для определения активности метаногенеза (эмиссии метана) живых рабочих особей термитов (от 1 до 130 экз.) помещали в пустой пенициллиновый флакон, герметично его закупоривали и инкубировали в термостате при температуре 30°C в течение 2 – 4 часов. Далее из флакона шприцем отбирали пробу, объемом 1 мл, и на хроматографе «Кристалл – 2000» с пламенно-ионизационным детектором определяли количество образовавшегося метана.

Для определения азотфиксирующей активности живых рабочих особей термитов (от 1 до 130 экз.) помещали в пустой пенициллиновый флакон, вводили ацетилен (1 мл) и инкубировали в термостате при температуре 30°C в течение двух часов. Далее из этого флакона шприцем отбирали пробу, объемом 1 мл, и на хроматографе «Кристалл – 2000» с пламенно-ионизационным детектором определяли количество образовавшегося этилена.

Активность метаногенеза выражали в мкг (CH₄) ч⁻¹ г⁻¹ (живого веса), активность азотфиксации в мкг (C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹ (живого веса).

3.1.4. Статистическая обработка данных

Обработку полученных данных проводили с помощью пакетов программ Microsoft Office Excel 2007, Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, USA). Результаты анализировали с помощью дисперсионного (ANOVA) анализа, сравнение средних величин выполнено критерием Тьюки (Tukey test).

Построение графиков проведено в программе Excel 2007 и GraphPad Prism 7.

За уровень значимости принята вероятность $p < 0,05$. В тексте представлены средние величины $\pm$ стандартное отклонение (SD).

3.2. Результаты

3.2.1. Трофические ниши термитов по данным изотопного анализа

Изотопный состав азота и углерода термитов варьировал в очень широких пределах: $\delta^{13}\text{C}$ от $-32,1$ до $-24,3\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$: от $-5,2$ до $13,4\text{‰}$ (рисунок 13). Согласно значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ проанализированные виды термитов сформировали несколько непересекающихся в «изотопном поле» групп (рисунок 14).

Высшие термиты с высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$ (от $6,6$ до $13,4\text{‰}$) и $\delta^{13}\text{C}$ (от $-27,5$ до $-24,3\text{‰}$) принадлежат к группе **гумифагов** – *Angulitermes obtusus* (Holmgren, Holmgren), *Termes comis* Haviland, *Pseudocapritermes parasilvaticus* Ahmad, *Procapritermes prostiger* Ahmad, *Capritermes latignathus* Holmgren и *C. padangensis* Kemner. Все представители этой группы относятся к одному подсемейству Termitinae (таблица 1). Термиты с низкими величинами $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$ от $-32,1$ до $-28,1\text{‰}$ и $\delta^{15}\text{N}$ от $-0,1$ до $3,8\text{‰}$) относятся к группе **ксилофагов** – *Globitermes sulphureus* (Haviland), *Microcerotermes burmanicus* Ahmad, *M. tenuignathus* Holmgren (подсемейство Amitermitinae), *Nasutitermes lacustris* Bugnion, *N. matangensis* (Haviland) и *N. sp.* (Nasutitermitinae). В следующую группу термитов – потребителей **лишайников** (лихенофаги) – входит единственный вид *Hospitalitermes bicolor* (Haviland), для которого характерны

минимальные значения $\delta^{15}\text{N}$ (от $-5,1$ до $-3,0\text{‰}$) и средний диапазон $\delta^{13}\text{C}$ (от $-28,9$ до $-28,2\text{‰}$). Данный вид принадлежит к подсемейству *Nasutitermitinae*.

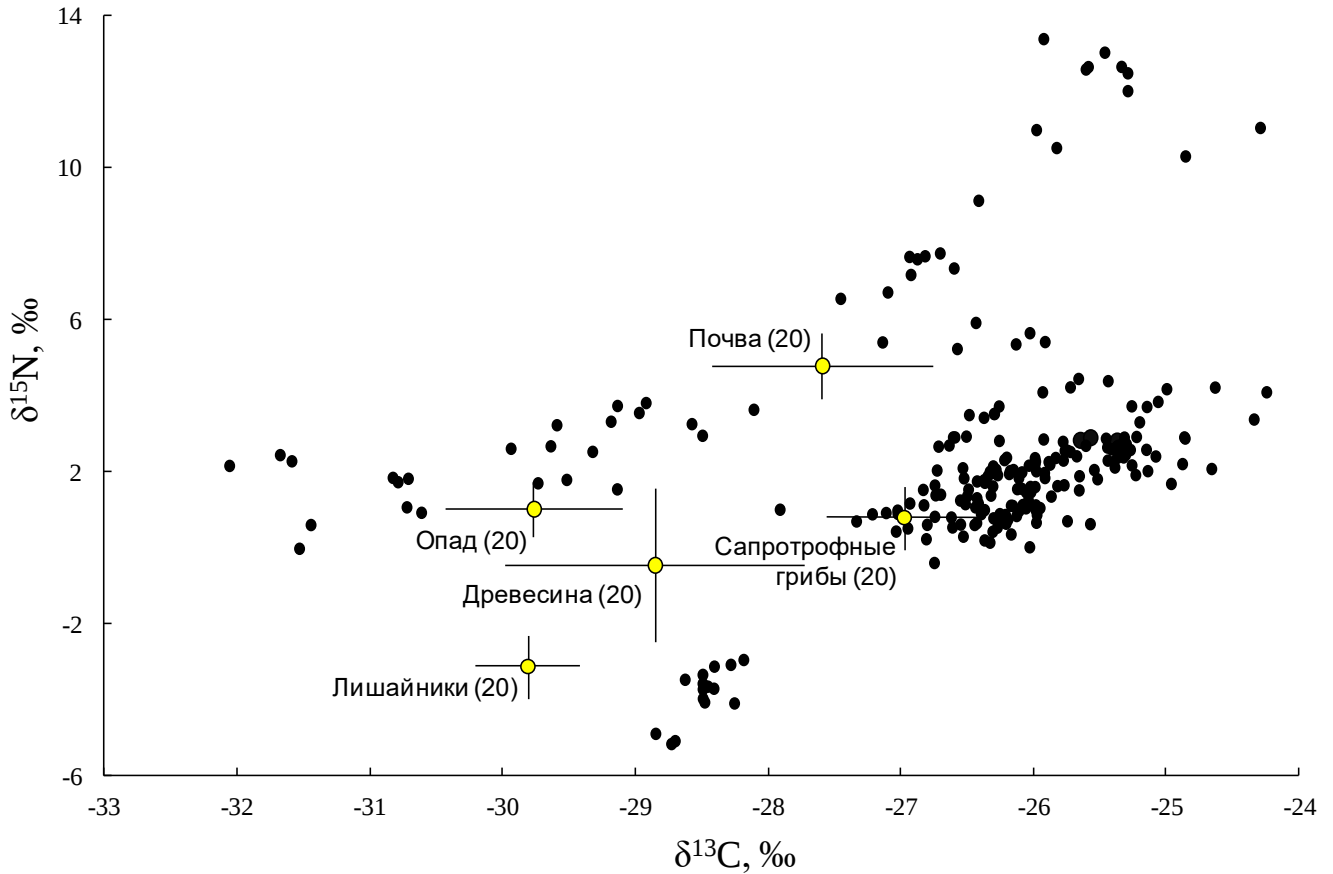


Рисунок 13. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) термитов и их предполагаемых пищевых субстратов. Каждая закрашенная точка соответствует одному измерению (чаще всего одному экземпляру термитов). Для субстратов (желтые точки) показаны средние значения $\pm$ стандартное отклонение (в скобках указано число повторностей).

Большинство исследованных видов высших термитов имели средние величины $\delta^{15}\text{N}$ и относительно высокие величины $\delta^{13}\text{C}$ (от $-0,4$ до $4,4\text{‰}$ и от $-27,3$ до $-24,3\text{‰}$, соответственно). Все эти виды входят в группу **мицетофагов** (*Macrotermes carbonarius* (Hagen), *M. gilvus* (Hagen), *M. malaccensis* (Haviland), *Odontotermes ceylonicus* (Wasmann), *O. feae* (Wasmann), *O. hainanensis* (Light), *O. latigula* (Snyder), *O. oblongatus* Holmgren, *O. wallonensis* (Wasmann),

O. longignathus Holmgren, *Hypotermes obscuriceps* (Wasmann), *H. xenotermitis* (Wasmann), *Microtermes incertoides* Holmgren, *M. jacobsoni* Holmgren, *M. obesi* Holmgren, *M. pakistanicus* Ahmad, *M. pallidus* (Haviland)). Представители данной группы относятся к подсемейству Macrotermitinae (рисунок 15).

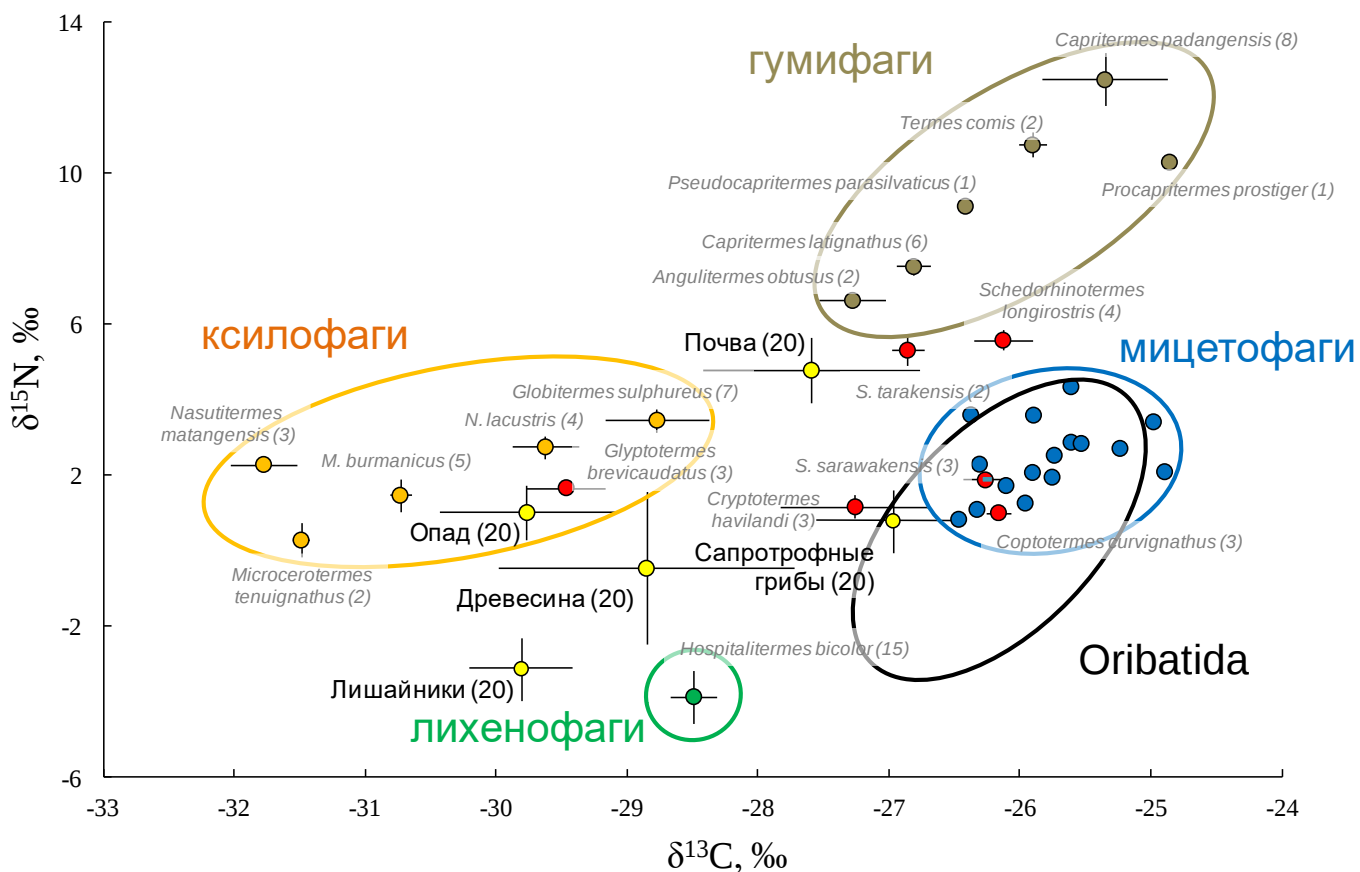


Рисунок 14. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) термитов из разных трофических групп и их предполагаемых пищевых субстратов. Показаны средние и стандартное отклонение, в скобках указано число повторностей. Для представителей подсемейства Macrotermitinae (мицетофаги) названия видов и стандартное отклонение не указаны (информация вынесена на отдельный рисунок 15). Разные цвета точек соответствуют разным трофическим группам термитов: синие – мицетофаги, светло-коричневым – гумифаги, оранжевые – ксилофаги, зеленые – лихенофаги. Красными точками обозначены нижние термиты. Черным овалом отмечена область, занимаемая исследованными в данной работе панцирными клещами (см. ниже).

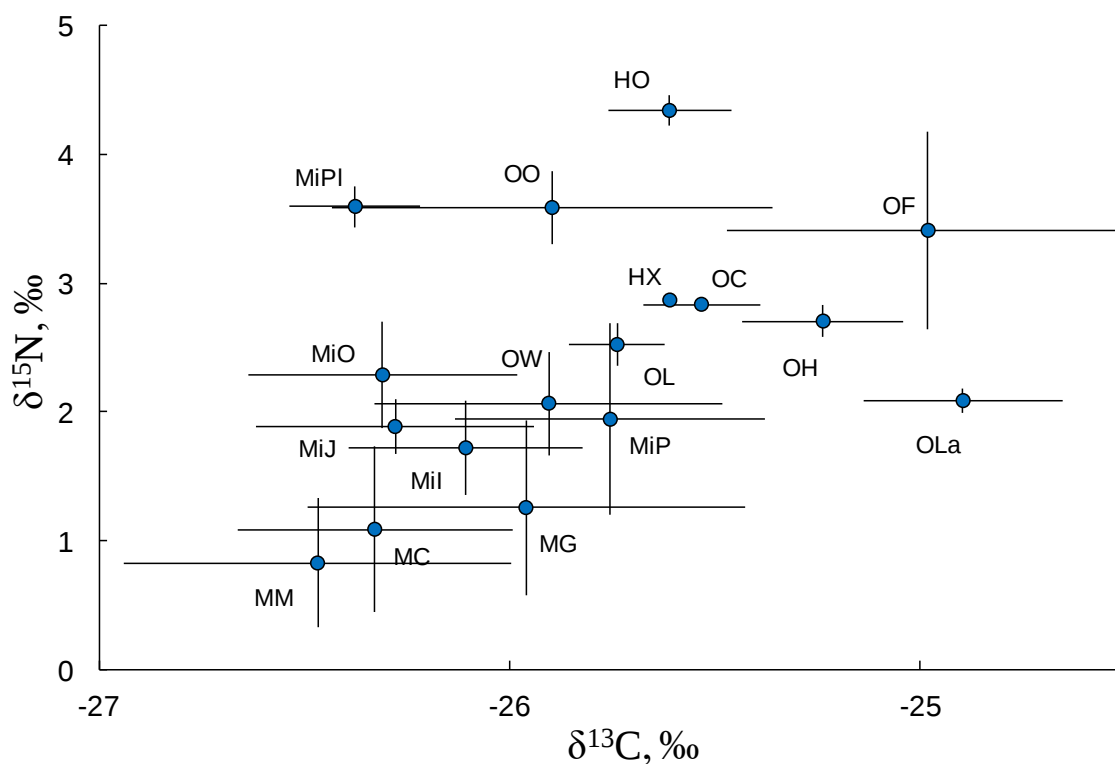


Рисунок 15. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) термитов-мицетофагов (Macrotermitinae). Показаны средние и стандартное отклонение. Расшифровка сокращенных названий термитов приведена в таблице 1.

Таблица 1. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) термитов. Приведены используемые в работе сокращенные названия видов и трофические группы, к которым они относятся (W – ксилофаги, S – гумифаги, F – мицетофаги, L – лишенофаги (по Eggleton et al. 1997).

Показаны средние значения (mean), стандартное отклонение (SD) и повторность (n)

	Трофическая группа		$\delta^{13}\text{C}$, ‰		$\delta^{15}\text{N}$, ‰		n
	mean	SD	mean	SD			
RHINOTERMITIDAE							
COPTOTERMITINAE							
<i>Coptotermes curvignathus</i> Holmgren, 1913	CC	W	–26,2	0,1	1,0	0,1	3
RHINOTERMITINAE							
<i>Schedorhinotermes longirostris</i> Brauer, 1866	SL	W	–26,1	0,2	5,6	0,3	4
<i>Schedorhinotermes sarawakensis</i> Holmgren, 1913	SS	W	–26,3	0,2	1,9	0,1	3
<i>Schedorhinotermes tarakensis</i> (Oshima, 1914)	ST	W	–26,9	0,4	5,3	0,1	2
KALOTERMITIDAE							
KALOTERMITINAE							
<i>Cryptotermes havilandi</i> (Sjostedt, 1900)	CH	W	–27,3	0,6	1,2	0,3	3
<i>Glyptotermes brevicaudatus</i> (Haviland, 1898)	GB	W	–29,5	0,3	1,7	0,1	3
TERMITIDAE							
AMITERMITINAE							
<i>Globitermes sulphureus</i> (Haviland, 1898)	GS	W	–28,8	0,4	3,5	0,3	7
<i>Microcerotermes burmanicus</i> Ahmad, 1947	MiB	W	–30,7	0,1	1,5	0,4	5
<i>Microcerotermes tenuignathus</i> Holmgren, 1913	MiT	W	–31,5	0,1	0,3	0,4	2
TERMITINAE							
<i>Angulitermes obtusus</i> (Holmgren, Holmgren, 1917)	AO	S	–27,3	0,3	6,6	0,1	2
<i>Termes comis</i> Haviland, 1898	TC	S	–25,9	0,1	10,8	0,3	2
<i>Pseudocapritermes parasilvaticus</i> Ahmad, 1965	PPA	S	–26,4	—	9,1	—	1
<i>Procapritermes prostiger</i> Ahmad	PPR	S	–24,9	—	10,3	—	1
<i>Capritermes latignathus</i> Holmgren	CL	S	–26,8	0,1	7,5	0,2	6
<i>Capritermes padangensis</i> Kemner, 1934	CP	S	–25,3	0,5	12,5	0,7	8
MACROTERTERMITINAE							
<i>Macrotermes carbonarius</i> (Hagen, 1858)	MC	F	–26,3	0,3	1,1	0,6	25
<i>Macrotermes gilvus</i> (Hagen, 1858)	MG	F	–26,0	0,5	1,3	0,7	12

<i>Macrotermes malaccensis</i> (Haviland, 1898)	MM	F	-26,5	0,5	0,8	0,5	25
<i>Odontotermes ceylonicus</i> (Wasmann, 1902)	OC	F	-25,5	0,1	2,8	0,1	3
<i>Odontotermes feae</i> (Wasmann, 1896)	OF	F	-25,0	0,5	3,4	0,8	9
<i>Odontotermes hainanensis</i> (Light, 1924)	OH	F	-25,2	0,2	2,7	0,1	11
<i>Odontotermes latigula</i> (Snyder, 1934)	OLa	F	-24,9	0,2	2,1	0,1	3
<i>Odontotermes oblongatus</i> Holmgren, 1913	OO	F	-25,9	0,5	3,6	0,3	6
<i>Odontotermes wallonensis</i> (Wasmann, 1902)	OW	F	-25,9	0,4	2,1	0,4	14
<i>Odontotermes longignathus</i> Holmgren, 1914	OL	F	-25,7	0,1	2,5	0,2	3
<i>Hypotermes obscuriceps</i> (Wasmann, 1902)	HO	F	-25,6	0,2	4,4	0,1	3
<i>Hypotermes xenotermitis</i> (Wasmann, 1896)	HX	F	-25,6	—	2,9	—	1
<i>Microtermes incertoides</i> Holmgren, 1913	MiI	F	-26,1	0,3	1,7	0,4	4
<i>Microtermes jacobsoni</i> Holmgren, 1913	MiJ	F	-26,3	0,3	1,9	0,2	5
<i>Microtermes obesi</i> Holmgren, 1912	MiO	F	-26,3	0,3	2,3	0,4	17
<i>Microtermes pakistanicus</i> Ahmad, 1955	MiP	F	-25,8	0,4	2,0	0,7	12
<i>Microtermes pallidus</i> (Haviland)	MiPl	F	-26,4	0,2	3,6	0,2	2
NASUTITERMITINAE							
<i>Hospitalitermes bicolor</i> (Haviland, 1898)	HB	L	-28,5	0,2	-3,9	0,7	15
<i>Nasutitermes lacustris</i> Bugnion, 1912	NL	W	-29,6	0,3	2,8	0,3	4
<i>Nasutitermes matangensis</i> (Haviland, 1898)	NM	W	-31,8	0,3	2,3	0,1	3

Распределение «изотопных» трофических групп во многом соответствуют таксономическому положению термитов (рисунок 16). Четкое соответствие трофических групп, выделяемых традиционными методами (Eggleton et al. 1997), и «изотопных групп», наблюдалось у высших термитов (семейство Termitidae) и одного вида низших термитов (*Glyptotermes brevicaudatus*, Kalotermitidae). Большая часть низших термитов, представителей семейства Rhinotermitidae (*Coptotermes curvignathus* (Coptotermitinae) и все виды подсемейства Rhinotermitinae), и один вид семейства Kalotermitidae (*Cryptotermes havilandi*) по изотопному составу углерода были ближе к группе термитов-мицетофагов, чем к группе ксилофагов, к которой они относятся исходя из типа их питания. В частности, изотопный состав двух видов — *C. curvignathus* и *Schedorhinotermes sarawakensis* Holmgren — полностью перекрывался диапазоном величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ высших термитов-мицетофагов (рисунок 16). Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ низших термитов *Glyptotermes brevicaudatus*, соответствовали таковым у термитов-ксилофагов.

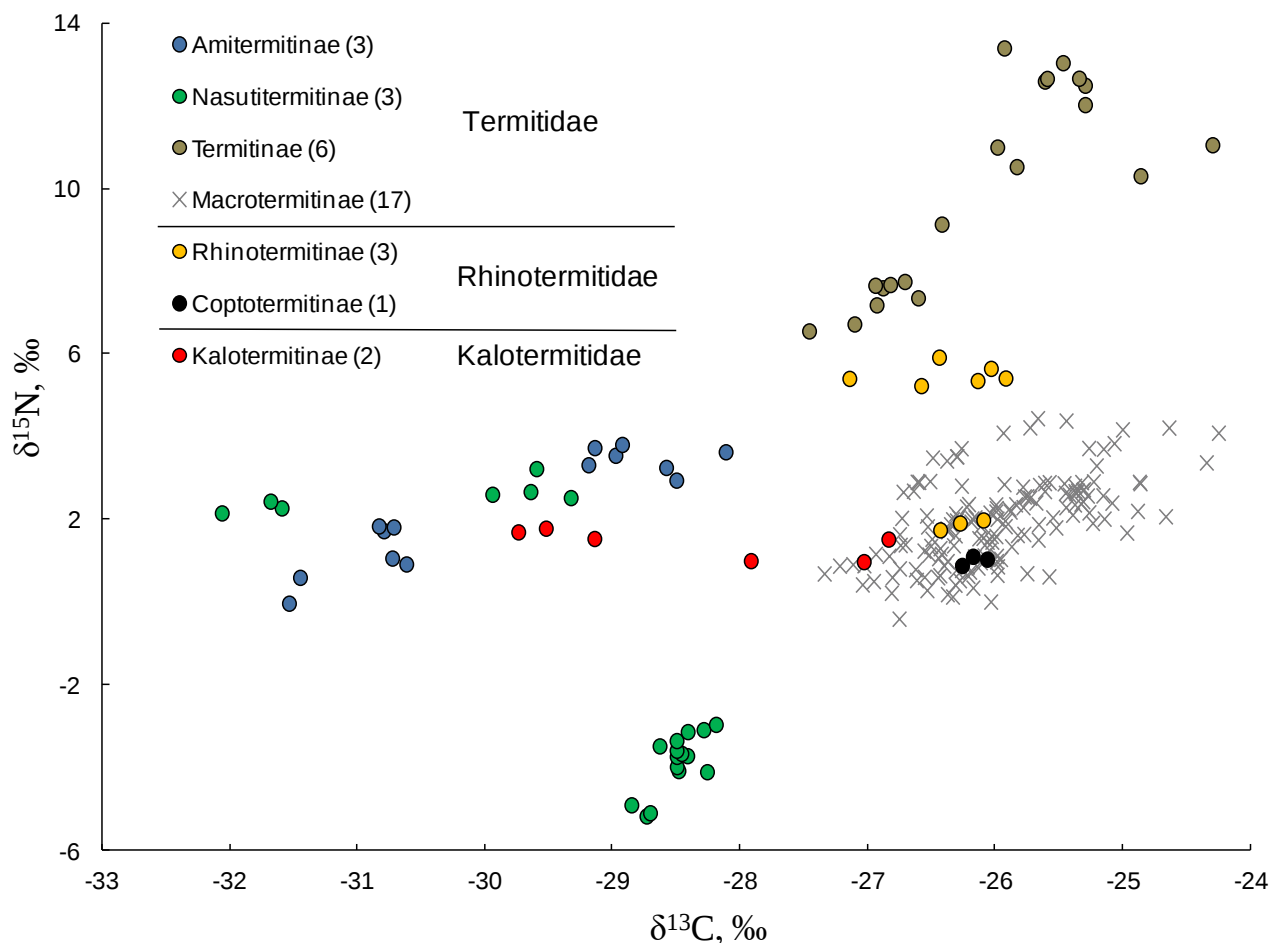


Рисунок 16. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) термитов из разных подсемейств. Каждая точка соответствует одному измерению.

3.2.2. Метаногенез и азотфиксация у термитов

Интенсивность метаногенеза и азотфиксации у разных видов и трофических групп термитов сильно различались (таблица 2). Наибольшая активность метаногенеза отмечена у низших термитов – ксилофагов *Schedorhinotermes* sp. 1 (Rhinotermitidae) ($12,13 \pm 5,75$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹) и высших гумусоядных термитов *Termes comis* ($10,29 \pm 1,10$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹), минимальная – у мицетофагов *Odontotermes* sp. 1 ($0,03 \pm 0,76$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹) и низших ксилофагов *Cryptotermes havilandi* ($0,18 \pm 0,06$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹). Статистически значимые различия в активности метаногенеза наблюдались только между группой мицетофагов и гумифагов, а также гумифагов и лихенофагов (таблица 2).

Интенсивность азотфиксации варьировала в меньших пределах. Максимальный уровень азотфиксации отмечен у низших термитов-ксилофагов *Coptotermes curvignathus* ($0,05 \pm 0,05$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹), минимальный – у гумифагов *Termes comis* ($0,01 \pm 0,00$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹), мицетофагов *Macrotermes carbonarius* ($0,01 \pm 0,01$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹) и высших термитов-ксилофагов *Globitermes sulphureus* ($0,01 \pm 0,01$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹).

Таблица 2. Активность микробного метаногенеза и азотфиксации живых особей рабочих термитов из разных трофических групп. Активность метаногенеза выражается в мкг(CH₄) ч⁻¹ г⁻¹ (живой вес), азотфиксации в мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹ (живой вес).

Разные буквы означают значимую ($p < 0,05$) разницу между видами термитов по активности метаногенеза (Tukey test)

Вид	Метаногенез			Азотфиксация		
	mean	SD	n	mean	SD	n
мицетофаги						
<i>Macrotermes carbonarius</i>	2,39 ^a	0,76	17	0,01	0,01	4
<i>Odontotermes</i> sp. 1	0,03 ^a	0,02	2			
ксилофаги						
<i>Coptotermes curvignathus</i>	8,57 ^{bc}	2,53	5	0,05	0,05	4
<i>Cryptotermes havilandi</i>	0,18 ^a	0,06	8	0,02	0,01	8
<i>Schedorhinotermes</i> sp. 1	12,13 ^c	5,75	8	0,03	0,01	8
<i>Globitermes sulphureus</i>	3,59 ^{ab}	1,65	4	0,01	0,01	3
<i>Microcerotermes burmanicus</i>	3,87 ^{ab}	1,62	2			
<i>Nasutitermes</i> sp. 1	2,41 ^a	1,59	5	0,02	0,00	3
гумифаги						
<i>Termes comis</i>	10,29 ^c	1,09	9	0,01	0,00	4
лихенофаги						
<i>Hospitalitermes bicolor</i>	3,75 ^{ab}	0,33	5			

3.3. Обсуждение

Значения $\delta^{13}\text{C}$ проанализированных термитов находились в диапазоне от $-32,1$ до $-24,3\text{‰}$ (рисунок 13), следовательно, в основе пищевых цепей всех термитов лежит углерод, ассимилированный растениями с C3 типом фотосинтеза (Lepage et al. 1993). Это не удивительно, поскольку все площадки расположены в лесных биотопах, а растительность леса представлена практически полностью C3 растениями (Boutton et al. 1983; Lepage et al. 1993) с очень небольшой примесью эпифитов с САМ типом фотосинтеза (А.К. Еськов, личное сообщение). Тем не менее, диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и особенно $\delta^{15}\text{N}$ (от $-5,2$ до $13,4\text{‰}$) очень велик, что говорит о широком наборе трофических ниш. Рассмотрим детально отдельные трофические группы термитов.

Основным пищевым субстратом **термитов-ксилофагов** служит слабо разложившаяся мертвая древесина, которая, однако, уже может быть заселена грибами (Rouland-Lefèvre 2000; Bradford et al. 2014). Относительно этого субстрата термиты-ксилофаги обогащены ^{15}N в среднем на 2‰ (рисунок 14), что лишь немногим меньше, чем ожидаемая величина трофического фракционирования (в среднем около $3,4\text{‰}$), и в общем соответствует величине трофического фракционирования азота на базовых уровнях детритных пищевых цепей (Potapov et al. 2013, 2019b). В связи с тем, что древесина имеет очень низкое содержание азота, ксилофагам приходится использовать разные механизмы преодоления азотного дефицита, что, вероятно, отражается на изотопном составе азота. Одним из таких механизмов является фиксация атмосферного азота кишечными микроорганизмами (Tayasu et al. 1994, 1997). Данный процесс должен приводить к уменьшению значений $\delta^{15}\text{N}$, так как величина $\delta^{15}\text{N}$ атмосферного азота равна 0‰ . Наши данные подтверждают наличие азотфиксации у представителей термитов-ксилофагов в большем объеме, чем у других трофических групп термитов (таблица 2), что, вероятно, и вносит вклад в сравнительно небольшое обогащение ^{15}N относительно предполагаемой пищи.

Углерод в тканях термитов-ксилофагов значительно обеднен ^{13}C по сравнению с их пищевым субстратом (рисунок 14). Это не соответствует обычно наблюдаемому сходству величин $\delta^{13}\text{C}$ консумента и его пищи (DeNiro, Epstein 1978), и тем более – типичному для почвенных сапрофагов высокому содержанию ^{13}C в тканях (Potapov et al. 2013). Причиной низкого содержания ^{13}C в тканях ксилофагов может быть преобладание в кишечнике ацетогенеза над метаногенезом, в результате чего происходит формирование и последующее усвоение термитами ацетата с низким содержанием ^{13}C (Pester, Brune 2007). Поскольку для протекания и метаногенеза, и ацетогенеза, необходимы одни и те же исходные вещества (CO_2 и H_2), то высокая активность метаногенеза влечет низкую активность ацетогенеза и наоборот (Brauman et al. 1992). По нашим данным, наибольшая активность метаногенеза характерна для *Schedorhinotermes* и *Coptotermes* (таблица 2), ткани которых имели высокое содержание ^{13}C (рисунки 14 и 17). У наименее обогащенных ^{13}C термитов-ксилофагов (*Microcerotermes*, *Nasutitermes*) активность метаногенеза значимо ниже. Высокая активность ацетогенеза ранее показана для термитов-ксилофагов (Brauman et al. 1992), что подтверждает наше предположение.

Интенсивный метаногенез наблюдался и у термитов-гумифагов (таблица 2), которые также имели высокую величину $\delta^{13}\text{C}$. Следовательно, есть основание предполагать, что разная активность метаногенеза может влиять на величину $\delta^{13}\text{C}$ термитов, однако это влияние не всегда предсказуемо (рисунок 17). Необходимо отметить, что проведенное в рамках данной работы определение интенсивности метаногенеза в кишечнике термитов было весьма небольшим как по числу исследованных видов, так и по числу повторностей. Кроме того, в процессе транспортировки и измерений термиты испытывали значительный стресс. Весьма вероятно, что дальнейшие исследования скорректируют полученные нами результаты.

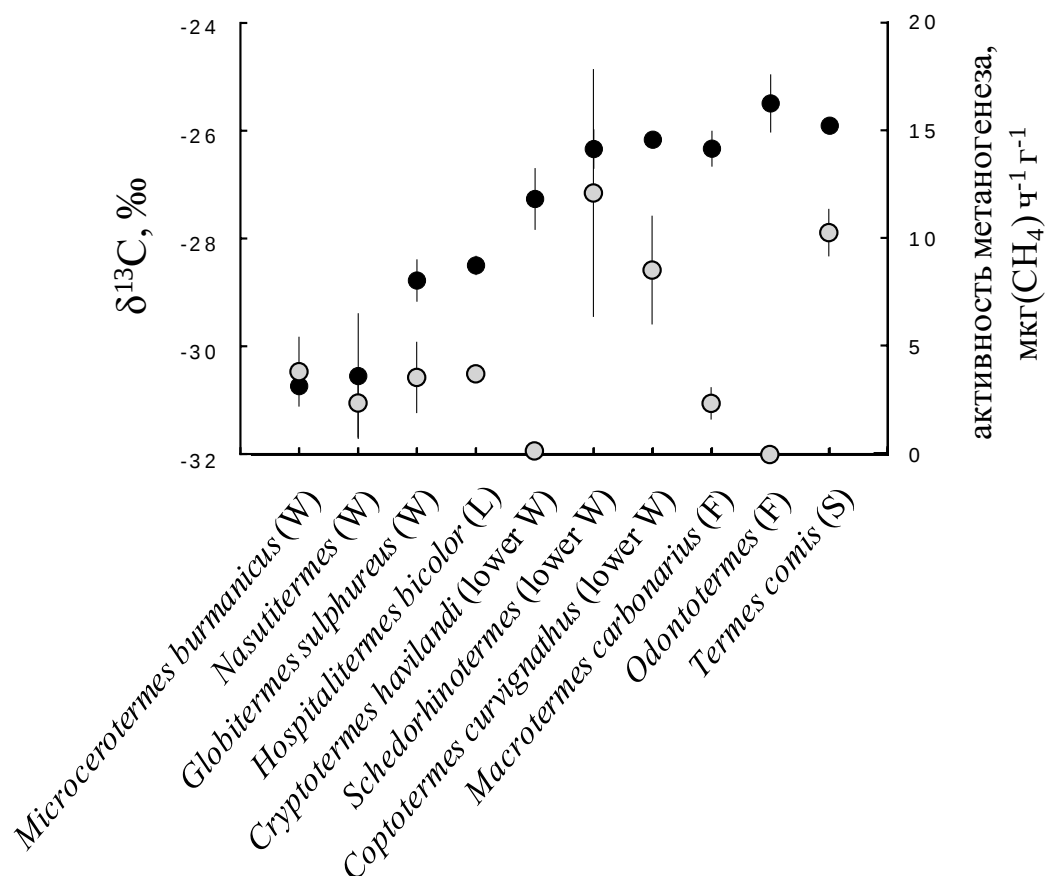


Рисунок 17. Изотопный состав углерода $\delta^{13}\text{C}$ (черные точки) и активность метаногенеза (серые точки; $\pm$ стандартное отклонение) термитов из разных трофических групп: W – ксилофаги, L – лишенофаги, lower W – низшие термиты-ксилофаги, F – мицетофаги, S – гумифаги. Термиты расположены в порядке увеличения $\delta^{13}\text{C}$.

Вероятно, на сильное обеднение ^{13}C термитов из группы ксилофагов также может влиять способность переваривать, а затем усваивать, лигнин древесины (Breznak, Brune 1994). Даже частичное усвоение продуктов расщепления лигнина может внести вклад в изменение изотопного состава углерода термитов, поскольку лигнин значительно обеднен ^{13}C по сравнению с другими компонентами древесины (Bowling et al. 2008; Hobbie, Werner 2004).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ большей части термитов-ксилофагов находились в диапазоне от $-32,1$ до $-28,2\text{‰}$. Возможно, большой диапазон значений может быть не только следствием разной активности метаногенеза и ацетогенеза в кишечнике термитов, но и результатом потребления термитами разных древесных остатков, изотопный состав которых несколько различался.

Согласно изотопному составу азота и углерода тканей представителей семейства Rhinotermitidae (*Coptotermes curvignathus* и виды *Schedorhinotermes*) и Kalotermitidae (*Cryptotermes havilandi*) следует отнести к трофической группе мицетофагов (рисунок 14). В то же время, данные литературы и наши наблюдения указывают на то, что они являются типичными ксилофагами (Eggleton et al. 1997; Donovan et al. 2001). Мы полагаем, что обогащение ^{13}C тканей низших термитов-ксилофагов связано с наличием отличного от высших термитов биохимического механизма освоения субстрата кишечными симбионтными системами. Предположительно, значительное обогащение ^{13}C относительно прочих ксилофагов связано с преобладанием процесса метаногенеза над ацетогенезом в кишечнике этих термитов, что косвенно подтверждают наши данные (таблица 2). В результате этого процесса обедненный ^{13}C метан покидает систему. Соответствие изотопного состава *Glyptotermes brevicaudatus* (Kalotermitidae) термитам из группы ксилофагов объясняется, вероятно, преобладанием ацетогенеза над метаногенезом. Эти термиты всю жизнь обитают в стволах деревьев, выбираясь наружу лишь для миграции половых особей, и использование ацетата в качестве энергетического ресурса (Odelson, Breznak 1983), вероятно, облегчает термитам освоение этого субстрата.

Термиты-гумифаги потребляют широкий спектр органики (Sleaford et al. 1996), но их основным пищевым субстратом служит органическое вещество почвы. Относительно почвы термиты-гумифаги обогащены ^{13}C в среднем на 2‰ , а ^{15}N на 5‰ (рисунок 14). Термиты-гумифаги питаются разложившимся органическим веществом почвы на разных глубинах.

С увеличением глубины почвы увеличивается степень гумификации и возраст органического вещества почвы, то есть степень переработки органического вещества микроорганизмами, что приводит к накоплению $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Natelhoffer, Fry 1988; Schmidt et al. 1997; Tayasu 1998; Hyodo et al. 2008). Определенный вклад в изотопный состав органического вещества почвы может вносить и непосредственное выделение живыми корнями деревьев свеже синтезированного углерода в виде сахаров (Goncharov et al. 2016; Potapov et al. 2016b).

Высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ термитов-гумифагов могут быть связаны с преобладанием процесса метаногенеза над ацетогенезом в их кишечнике, поскольку известно, что термиты этой трофической группы имеют высокий уровень метаногенеза (Brauman et al. 1992). Наши данные также подтверждают это предположение, так как характерный представитель гумифагов *Termes comis* показал высокую интенсивность метаногенеза (таблица 2).

Величины $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в ряду видов *Angulitermes obtusus*, *Capritermes latignathus*, *Pseudocapritermes parasilvaticus*, *Termes comis*, *Capritermes padangensis* значительно увеличиваются (рисунок 14). Так как все виды этой группы ведут сходный образ жизни, а фиксация атмосферного азота если и есть, то очень слабая (таблица 2), то различия в изотопном составе азота могут быть объяснены питанием термитов субстратами, находящимися на разных стадиях разложения. Для прояснения этого вопроса необходимы подробные исследования способа фуражировки разных видов термитов-гумифагов, либо проведение анализа содержания «бомбового» ^{14}C в организме термитов (Hyodo et al. 2008).

Разброс значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ термитов из группы **мицетофагов** относительно небольшой, что указывает на схожий пищевой ресурс у всех представителей Macrotermitinae. Все они питаются грибами рода *Termitomyces*, выращенных на переработанном в грибные сады субстрате (в основном листовом и веточном растительном опаде). Мицетофаги обогащены ^{13}C

относительно подстилки приблизительно на 4,5‰, а обогащение ^{15}N небольшое (рисунок 14). Слабое трофическое обогащение ^{15}N характерно и для других почвенных мицетофагов, например, коллембол (Potapov et al. 2013). Мицелий сапротрофных грибов (в том числе базидиальных, к которым относится *Termitomyces*) на 4 – 5‰ обогащен ^{13}C относительно субстрата, на котором они растут (Hobbie et al. 2001). Это определяет высокое значение $\delta^{13}\text{C}$ термитов-мицетофагов.

Как известно, эпифиты, в том числе лишайники, обеднены ^{15}N , в связи с ассимиляцией обедненных ^{15}N азотных соединений (преимущественно аммиака) из атмосферных депозитов (Stewart et al. 1995; Hietz et al. 2002). Представители *Hospitalitermes* относятся к специализированным **лихенофагам**, что было показано в ряде работ (Collins 1979; Jones, Gathorne-Hardy 1995). Питание сильно обедненными ^{15}N лишайниками приводит к низкому значению $\delta^{15}\text{N}$ самих термитов (рисунок 14). Термиты-лихенофаги накапливают значительное количество мочевого кислоты в жировом теле, что также может влиять на низкие величины $\delta^{15}\text{N}$ термитов, поскольку мочева кислота обеднена ^{15}N (Tayasu et al. 2000).

При реконструкциях трофических сетей часто исходят из того, что близкие виды должны иметь схожие экологические ниши в силу своего родства (Peterson et al. 1999; Wiens, Graham 2005; Losos 2008). Тем не менее, данный принцип «нишевого консерватизма» редко тестируется на практике (Bourguignon et al. 2011; Potapov et al. 2016a; Tsurikov et al. 2019). Сходство трофических ниш термитов в пределах подсемейств (рисунок 16) говорит в пользу данного принципа, поскольку основные трофические группы термитов чаще всего сформированы представителями одного подсемейства.

Таким образом, наши результаты показали, что высшие термиты тропического леса (Termitidae) формируют четыре четко различающиеся трофические группы – мицетофаги, ксилофаги, гумифаги и лихенофаги. Представители каждой группы имеют характерный диапазон изотопного

состава азота и углерода. Изотопный состав низших термитов предполагает, что они имеют отличный от высших термитов механизм усвоения субстрата. Широкий диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ термитов может быть связан не только с освоением разных субстратов, но и с различной активностью процессов метаногенеза и ацетогенеза в кишечнике.

Соответствие трофических групп высших термитов определенным подсемействам может указывать на то, что принцип «таксономической достаточности» в значительной степени приложим к термитам.

ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА

Панцирные клещи относятся к числу наиболее распространенных и богатых видами групп почвенной мезофауны. Численность и видовое разнообразие орибатид, как и многих других почвенных сапрофагов, между регионами тропических и умеренных широт сходны, причем в местообитаниях умеренных широт разнообразие может быть даже выше (Maraun et al. 2007). Основная причина такого распределения – наличие в местообитаниях умеренных широт значительного слоя подстилки, поскольку известно, например для почвенных клещей, что толщина подстилки положительно коррелирует с разнообразием: чем толще слой подстилки, тем больше численность и разнообразие видов (Gill 1969; Stanton 1979; Curry 1993). Более того, видовое разнообразие почвенных членистоногих положительно коррелирует со стадией разложения растительного опада (Whitford 2014). Таким образом, если в местообитаниях (особенно лесных) умеренных широт большое разнообразие панцирных клещей, как и других почвенных сапрофагов, можно объяснить большим разнообразием и сложной гетерогенной структурой растительного опада – основного ресурса сапрофагов (Anderson 1978; Giller 1996), то подобное объяснение для тропических регионов применить нельзя. В равнинных тропических лесах опавшие листья быстро разлагаются, и постоянный слой подстилки обычно не образуется (Heneghan et al. 1999; de Sá Barretto Sampaio et al. 2009), несмотря на то, что единовременная масса опада может быть значительно выше, чем в лесах умеренных широт (Scheu et al. 2008; Аничкин, Тиунов 2011).

Механизмы сосуществования большого числа видов тропических орибатид до сих пор остаются невыясненными. Одной из наиболее распространенных гипотез, объясняющих сосуществование большого числа сходных видов на одной территории, является разделение трофических ниш (Schneider et al. 2004).

Используя изотопный анализ, мы впервые на видовом уровне получили информацию о занимаемых орибатидами трофических нишах в муссонном тропическом лесу, а также о степени дифференциации трофических ниш. Для описания трофической структуры сапрофагов использовали стандартные формальные показатели, позволяющие сравнивать несколько сообществ из разных местообитаний, в том числе из разных регионов. Такие показатели были предложены около 10 лет назад (Layman et al. 2007) и включают следующие параметры: среднее Евклидово расстояние до ближайшего соседа, стандартное отклонение среднего Евклидова расстояния до ближайшего соседа, разница между максимальным и минимальным значением $\delta^{13}\text{C}$, разница между максимальным и минимальным значением $\delta^{15}\text{N}$. Кроме того, были построены «стандартные изотопные эллипсы» (Jackson et al. 2011), которые органичивают характерную для вида (или таксоцена) область величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ на изотопном биплоте.

Для того чтобы охватить максимально разнообразные сообщества орибатид тропического леса, и тем самым увеличить репрезентативность данных, для сбора орибатид нами выбраны площадки не только в естественном лесу, но также в искусственных лесных посадках. Посадки представлены нативными видами деревьев, высаженными около 20 лет назад, поэтому в настоящий момент представляет собой полноценный лес.

Описание структуры почвенных сообществ обычно выполняется с использованием крупных таксономических категорий (классов, отрядов, семейств; например, Аничкин 2011). Выбор таксономического уровня определяется сложностью сообщества, задачами исследования, возможностью провести определение видов, а также сложившимися традициями. В последнее время этот «интуитивный» выбор всё чаще сменяется более систематическим и статистически обоснованным подходом, который получил название «принцип таксономической достаточности» (Potapov et al. 2016a, 2019a). Концепция «таксономической достаточности» (Ellis 1985) разработана в приложении к

оценке состояния экосистем с использованием таксономически разнообразных и сложных сообществ, когда видовая идентификация технически трудно осуществима, либо требует больших затрат времени (Dauvin et al. 2003; Bacci et al. 2009). Применение данного принципа хорошо развито в отношении наземных беспозвоночных (Oliver, Beattie 1996; Pik et al. 1999; Groc et al. 2010). Пока немногочисленные исследования предполагают, что и функциональная структура таксоцена панцирных клещей может быть достаточно адекватно описана с использованием семейств в качестве операционных единиц (Caruso, Migliorini 2006; Minor et al. 2017). В этом случае можно предполагать, что трофические ниши семейств орибатид в разных регионах или даже биомах будут сходны, несмотря на то, что они будут представлены разными родами и видами. Полученные нами данные позволили проверить эту гипотезу.

Таким образом, в данной главе обсуждается три главных вопроса: (1) структура трофических ниш орибатид тропического леса, (2) сравнение данной структуры с таковой у орибатид в лесах умеренных широт и (3) устойчивость трофических ниш надвидовых таксонов (семейств) панцирных клещей в разных регионах.

4.1. Материал и методы

4.1.1. Материал исследования

Основная часть панцирных клещей собрана и определена в 2013 году научным сотрудником Тюменского государственного университета к.б.н. С.Г. Ермиловым на тех же площадках, где собраны термиты (А, В, D, F, L, R), а также на двух площадках из лесных посадок (FP1 и FP2). Описание площадок приведено в разделе 2.2. На каждой площадке с помощью почвенного бура отобрано 10 проб почвы (7,8 см диаметр, 10 см глубина). Панцирные клещи экстрагированы на эклекторах Тульгрена (с дополнительным нагревом лампами накаливания 40W) в 70% этанол. С каждой площадки отобран растительный опад (с использованием металлической рамки

50 × 50 см) и пропущен через сифтер (размер ячеек 2 × 2 см). Далее опад помещали в аппараты Винклера и экстрагировали в 70% этанол при комнатной температуре. Идентификация клещей проведена с использованием бинокля. Для дальнейшего анализа использовали только взрослых особей клещей.

Для изотопного анализа отобран 21 вид орибатид из 12 семейств (см. таблицу 4 в разделе 4.2).

Помимо орибатид, на площадке «Лагерстремия» собраны крупные хищные беспозвоночные: наземные пауки (Aranei), стафилины (Staphylinidae) и сенокосцы (Opiliones). Эти беспозвоночные в дальнейшем были использованы для интерпретации «изотопной» структуры таксоцены панцирных клещей. Для сбора макрофауны применяли модифицированный метод ручной разборки почвенных проб (Гиляров 1975; Аничкин 2011). Все представители макрофауны помещены в 70% этиловый спирт. После таксономической идентификации животные высушены в сушильном шкафу при температуре 50°C в течение двух суток и направлены на изотопный анализ.

Орибатид направляли на изотопный анализ целиком; если массы навески не хватало на один анализ (минимальная масса навески 50 мкг), объединяли несколько экземпляров одного вида из одного местообитания. При взвешивании пробы определяли сухую массу орибатид. Для изотопного анализа макрофауны использовали ноги хищных беспозвоночных и мышечные ткани гумусоядных червей. Всего проанализировано 222 образца орибатид (около 800 экземпляров), 22 пробы прочих беспозвоночных и около 200 проб почвы, опада, мертвой древесины, грибного мицелия и других субстратов. При анализе были также использованы данные об изотопном составе термитов и осваиваемых ими растительных остатков.

4.1.2. Коррекция изотопного состава на неорганические карбонаты

Для панцирных клещей обнаружена значимая корреляция ($R = 0,52$, $p < 0,001$, $n = 222$) величин C/N и $\delta^{13}\text{C}$ (рисунок 18). Это означает, что для

получения адекватных данных изотопного состава углерода орибатид необходимо провести коррекцию на неорганические карбонаты (подробнее см. раздел 3.1.2). Полученный коэффициент регрессии ($\delta^{13}\text{C} = 0,456 \cdot \text{C/N} - 28,66$) использован для корректировки изотопного состава углерода орибатид, величина C/N которых отличалась от среднего значения C/N для всех орибатид, равного 5,4:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}} = \delta^{13}\text{C} + 0,456 \cdot (5,4 - \text{C/N})$$

Скорректированные таким образом значения в данной работе обозначены как $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$.

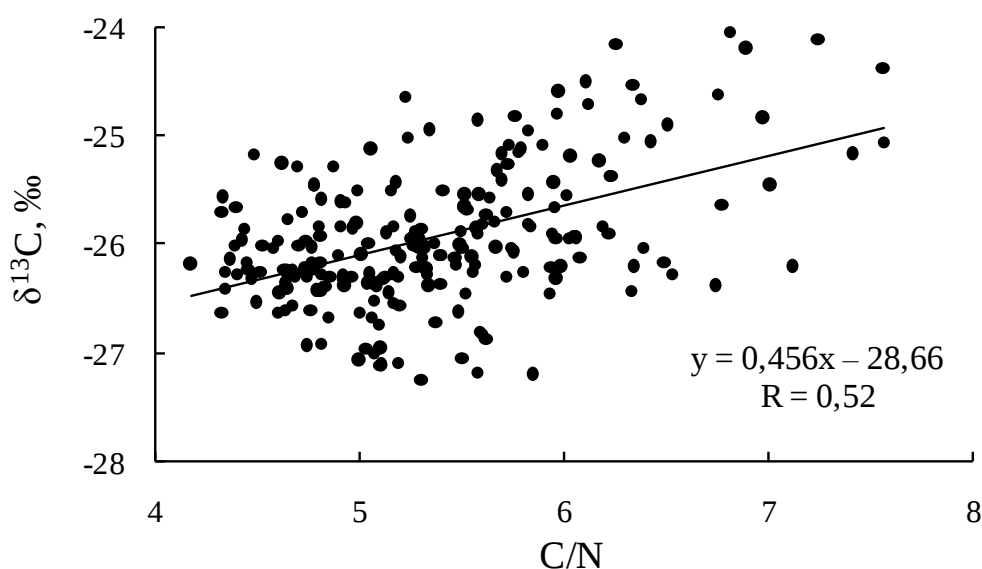


Рисунок 18. Корреляция между величиной $\delta^{13}\text{C}$ и массовым соотношением C/N панцирных клещей тропического леса национального парка Донгнай. Приведены уравнения линейной регрессии и коэффициент корреляции. Каждая точка соответствует одному измерению.

4.1.3. Опубликованные данные об изотопном составе орибатид

Для сравнения трофических ниш, занимаемых почвенно-подстилочными панцирными клещами тропического леса и лесов умеренного пояса, мы использовали опубликованные данные об «изотопной» трофической структуре таксоценов орибатид (Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011;

Corral-Hernández et al. 2015). Краткое описание использованных материалов приведено в таблице 3. Для увеличения количества наблюдений в тропическом регионе, мы использовали данные из Кении (Lagerlöf et al. 2017), хотя в этом исследовании панцирные клещи были определены лишь до уровня семейств. Для сравнения изотопного состава орибатид из разных регионов, значения изотопного состава орибатид из опубликованных работ необходимо нормализовать. Процедура аналогична нормализации термитов и орибатид, проведенной нами ранее, однако в качестве «якоря» вместо изотопного состава общего вида (это невозможно при сравнении таксоценов из разных регионов), использовали изотопный состав локального (т.е. собранного в месте сбора орибатид) растительного опада. Использование изотопного состава опада для нормализации изотопного состава почвенных беспозвоночных в разных регионах – широко известный и часто применяемый прием (Korobushkin et al. 2014).

Нормализацию проводили согласно уравнению:

$$\delta = \delta_{\text{опубликованная}} - (\delta_{\text{локальный опад}} - \delta_{\text{опад на площадке «Лагерстремия»}})$$

Для определения трофического сходства таксономически близких видов из разных регионов мы объединили виды орибатид на уровне семейств. Недавние работы показывают, что анализ на уровне семейств адекватно отражает экологическую структуру сообществ орибатид и других почвенных животных (Minor et al. 2017; Potapov et al. 2019b). Средние значения изотопного состава для каждого семейства определяли усреднением средних значений видов (не экземпляров) орибатид из данного семейства. Для орибатид из леса Кении использовали опубликованные величины изотопного состава азота и углерода, поскольку в этом исследовании идентификацию проводили до уровня семейств (Lagerlöf et al. 2017).

Таблица 3. Опубликованные исследования по изотопному составу орибатид

Регион	Местообитания (кол-во видов)	Описание	Публикация
Австрия	Fliess (8) и Kaunerberg (8)	редколесья ясеня и ольхи в центральных Альпах	Fischer et al. 2010
Германия	Hainich (23)	буковые леса в национальном парке Hainich	Maraun et al. 2011
Испания	Urduliz (10), Beluntza (9), Peniacerrada (7), Lesaka (14), Orokieta (11), Orderiz (8)	дубовые леса в северной Испании	Corral-Hernández et al. 2015
Кения	Irangi forest (19 семейств)	Многовидовой естественный тропический лес на склоне горы Кения	Lagerlöf et al. 2017

4.1.4. Статистическая обработка данных

При определении коэффициентов для коррекции изотопного состава орибатид использован линейный регрессионный анализ.

Для сравнения трофических ниш сообществ орибатид тропического леса и лесов умеренных широт, использованы формальные статистические показатели (так называемые Лаймановские метрики; Layman et al. 2007) и стандартные изотопные эллипсы (Jackson et al. 2011).

Лаймановские метрики включали следующие показатели: NND – среднее Евклидово расстояние до ближайшего соседа, SDNND – стандартное отклонение среднего Евклидова расстояния до ближайшего соседа, CR – разница между максимальным и минимальным значением $\delta^{13}\text{C}$, NR – разница

между максимальным и минимальным значением $\delta^{15}\text{N}$. Определение данных показателей проведено с использованием среды R в базовых пакетах (R Core Team 2014).

Определение площадей стандартных изотопных эллипсов (эллипсов, ограничивающих 95% доверительного интервала распределения выборки по двум осям) проведено согласно стандартной методике (Jackson et al. 2011) в пакете SIBER среды R. Поскольку число видов в сравниваемых местообитаниях различалось, площадь эллипсов была нормирована на количество видов орибатид в каждом исследовании (или в каждом местообитании). Нормирование проводили согласно уравнению:

$$\text{Нормированная площадь эллипса} = \text{площадь эллипса} / \text{количество видов в местообитании}$$

В опубликованных работах, как правило, отсутствуют данные о соотношении C/N в клещах. Поэтому сравнение ширины «изотопной трофической ниши» сообщества панцирных клещей в тропическом лесу и в лесах умеренного климата проводили без коррекции на карбонаты.

Определение значимости различий формальных Лаймановских метрик и площадей стандартных эллипсов между сообществами орибатид тропического леса и лесами умеренных широт проведено с помощью U-критерия Манна — Уитни (Mann–Whitney U test).

Построение графиков проведено в программе Excel 2007 и пакете SIBER среды R.

За уровень значимости принята вероятность $p < 0,05$. В тексте представлены средние величины $\pm$ стандартное отклонение (SD).

4.2. Результаты

4.2.1. Изотопный состав панцирных клещей

Диапазон значений изотопного состава орибатид на всех площадках составил по углероду $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}} = 2,9\text{‰}$, по азоту $\delta^{15}\text{N} = 10,7\text{‰}$ (рисунок 19).

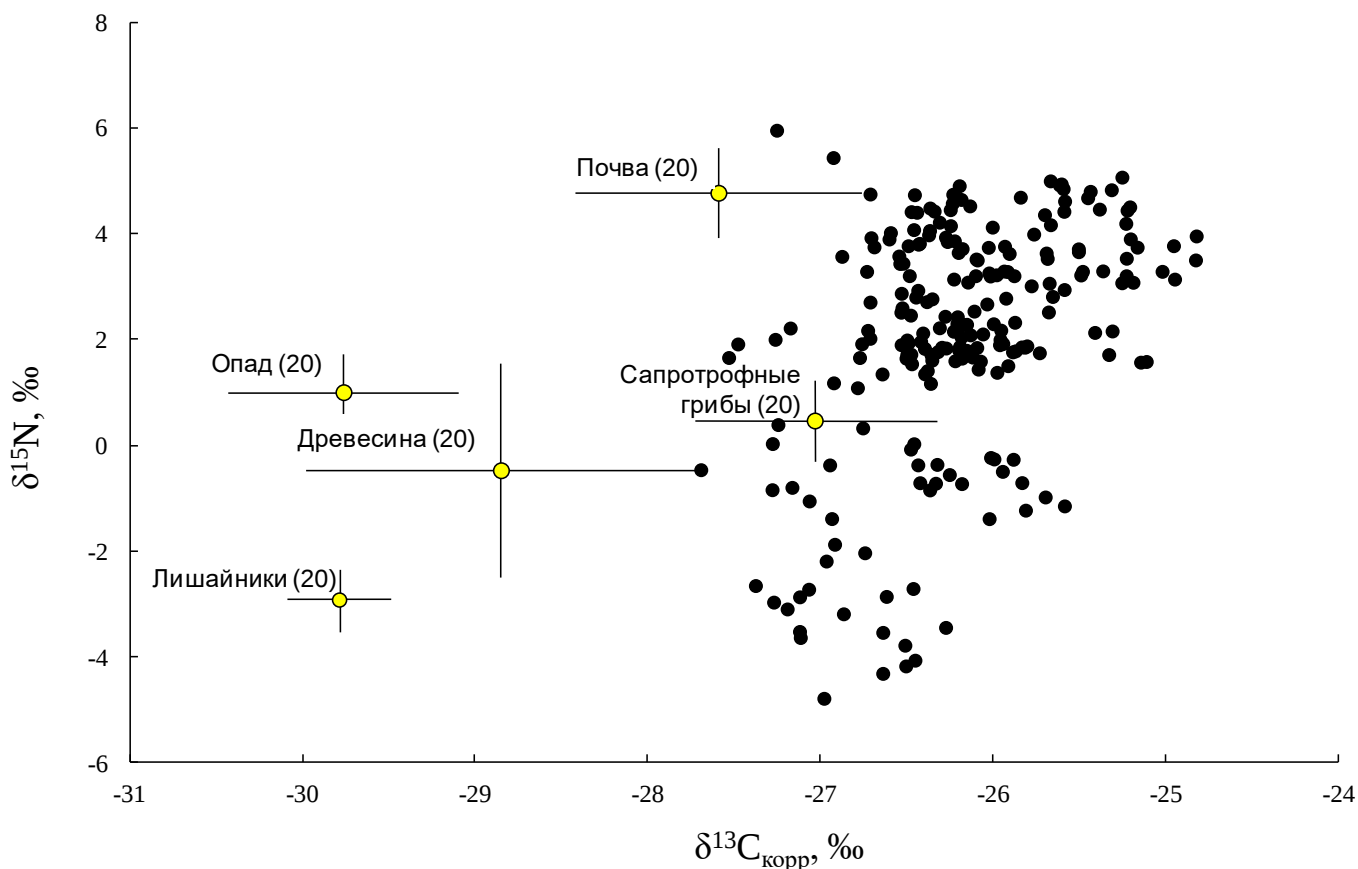


Рисунок 19. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) панцирных клещей и их предполагаемых пищевых субстратов. Каждая закрашенная точка соответствует одному измерению. Для субстратов (желтые точки) показаны средние значения $\pm$ стандартное отклонение (в скобках указана повторность). Субстраты показаны только для площадки «Лагерстремия».

В естественном тропическом муссонном лесу (6 площадок) проанализировано 16 видов из 8 семейств (таблица 4). Диапазон средних значений изотопного состава орибатид по углероду $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}} = 2,0\text{‰}$ ($\delta^{13}\text{C} =$

2,1‰), по азоту $\delta^{15}\text{N} = 7,8\text{‰}$. Максимальное значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ у *Otocephalus spatulatus* Mahunka (Otocephidae): $-25,2 \pm 0,2\text{‰}$, минимальное – у *Phyllhermannia similis* (Balogh, Mahunka) (Hermannidae): $-27,1 \pm 0,2\text{‰}$. Самые высокие средние значения $\delta^{15}\text{N}$ у *Gigantoppia zryanini* Ermilov, Anichkin (Granuloppiidae) и *Unguizetes cattienensis* Ermilov, Anichkin (Mochlozetidae): $4,3 \pm 1,0\text{‰}$, самые низкие у *Neoliodes* sp. 1. (Neoliodidae): $-3,5 \pm 0,6\text{‰}$.

В искусственных лесных посадках проанализировано 12 видов из 8 семейств (таблица 4). Диапазон средних значений изотопного состава орибатид $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составил 1,5, 1,5 и 8,1‰, соответственно. Несколько видов орибатид проанализированы только из посадок: *Allozetes pusilius* (Mycobatidae), *Galumna acutirostrum* (Galumnidae), *Javacarus kuehnelti* (Lohmannidae), *Protoribates paracapucinus*, *Trachyoribates ovulum* (Haplozetidae).

Изотопный состав большинства видов клещей в естественном лесу и в лесных посадках не различался (таблица 4). Только у трех видов различия между естественным лесом и посадками были статистически значимы (*D. bugiamapensis* и *M. sundensis* – по углероду, *O. spatulatus* – и по углероду и по азоту).

Изотопный состав углерода слабо изменился после проведения коррекции на неорганический углерод (таблица 4). Максимальное изменение изотопного состава углерода отмечено у *A. longisetosus* (Trhypochthoniidae) и составило 0,7‰.

При сравнении с другими почвенными беспозвоночными, изотопный состав углерода и азота орибатид в естественном лесу ближе всего соответствовал изотопному составу гриборазводящих термитов подсемейства Macrotermitinae ($-26,2 \pm 0,6\text{‰}$ и $1,8 \pm 1,0\text{‰}$, соответственно, рисунки 14 и 20).

Таблица 4. Средние значения (mean, ‰) и стандартное отклонение (SD) изотопного состава (величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ (с коррекцией на карбонаты), $\delta^{13}\text{C}$ (без коррекции на карбонаты) и $\delta^{15}\text{N}$) орибатид из естественного леса и лесных посадок. Все площадки в пределах типа леса объединены; n – число проанализированных образцов каждого вида. * – значимые различия изотопного состава орибатид между естественным лесом и посадками ($p < 0,05$, Mann–Whitney U test). # – различия в изотопном составе углерода между $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ и $\delta^{13}\text{C} \geq 0,5\text{‰}$. Приведены сокращенные названия видов (сокр.)

Вид	Сокр.	Естественный лес						Лесные посадки					
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$		$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$		$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		mean	SD	mean	mean	SD	n	mean	SD	mean	mean	SD	n
Trhypochthoniidae													
<i>Archegozetes longisetosus</i> Aoki, 1965	AL	−26,7	0,4	−26,0#	−0,1	0,5	4	—	—	—	—	—	—
Punctoribatidae													
<i>Allozetes pusillus</i> (Berlese, 1913)	AP	—	—	—	—	—	—	−26,2	—	−26,4	3,1	—	1
Otocephidae													
<i>Dolicheremaeus bugiamapensis</i> Ermilov, Anichkin, 2012	DB	−26,0	0,1	−25,8	1,7	0,2	4	−26,5*	0,2	−26,2	2,3	1,4	5
<i>Otocephus duplicornutus</i> Aoki, 1965	OD	−25,4	0,3	−25,0	3,4	0,9	11	—	—	—	—	—	—
<i>Otocephus spatulatus</i> Mahunka, 2000	OS	−25,1	0,2	−24,8	2,9	1,1	7	−26,0*	0,3	−25,9	4,2*	0,4	7
<i>Otocephus vietnamicus</i> Ermilov, Anichkin, 2011	OV	−25,8	0,4	−25,2#	1,4	1,6	5	—	—	—	—	—	—
Granuloppiidae													
<i>Gigantoppia zryanini</i> Ermilov, Anichkin, 2011	GZ	−25,7	0,3	−25,9	4,3	1,0	10	—	—	—	—	—	—
Lohmanniidae													
<i>Javacarus kuehnelti</i> Balogh, 1961	JK	—	—	—	—	—	—	−25,8	0,1	−26,1	3,9	0,3	3

<i>Meristacarus sundensis</i> Hammer, 1979	MS	−26,2	0,2	−26,6	1,9	0,3	24	−26,5	0,2	−26,6	1,9	0,4	8
Parakalummidae													
<i>Neoribates jacoti</i> (Balogh, Mahunka, 1967)	NJ	−25,3	0,3	−25,6	3,6	0,5	11	−25,6	0,4	−25,7	4,3	0,7	3
Neoliodidae													
<i>Neoliodes</i> sp. 1	Nsp1	−26,8	0,3	−26,9	−3,5	0,6	8	−26,9	0,3	−26,9	−3,8	0,9	3
Galumnidae													
<i>Pergalumna cattienica</i> Ermilov, Anichkin, 2011	PC	−26,1	0,3	−26,4	3,4	0,6	13	—	—	—	—	—	—
<i>Pergalumna indistincta</i> Ermilov, Anichkin, 2011	PI	−26,3	0,3	−26,3	3,4	0,9	14	−26,5	0,1	−26,3	4,0	0,2	3
<i>Galumna acutirostrum</i> Ermilov, Anichkin, 2010	GA	—	—	—	—	—	—	−26,3	0,2	−26,5	3,6	0,6	3
Hermanniidae													
<i>Phyllhermannia gladiata</i> Aoki, 1965	PG	−26,3	0,5	−26,1	−1,1	0,9	18	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllhermannia similis</i> (Balogh, Mahunka, 1967)	PS	−27,1	0,2	−26,6#	−1,1	0,3	3	—	—	—	—	—	—
Haplozetidae													
<i>Protoribates paracapucinus</i> (Mahunka, 1988)	PP	—	—	—	—	—	—	−26,5	—	−26,4	3,5	—	1
<i>Trachyoribates ovulum</i> Berlese, 1908	TO	—	—	—	—	—	—	−27,1	0,4	−27,2	1,8	0,4	7
Mochlozetidae													
<i>Unguizetes cattienensis</i> Ermilov, Anichkin, 2011	UC	−26,4	0,4	−26,4	4,3	1,0	9	−26,5	0,2	−26,6	4,1	0,4	8
<i>Unguizetes sphaerula</i> (Berlese, 1905)	US	−26,8	0,5	−26,8	−0,3	2,5	14	—	—	—	—	—	—
Zetorchestidae													
<i>Zetorchestes saltator</i> Oudemans, 1915	ZS	−26,3	0,2	−26,3	1,8	0,2	15	—	—	—	—	—	—

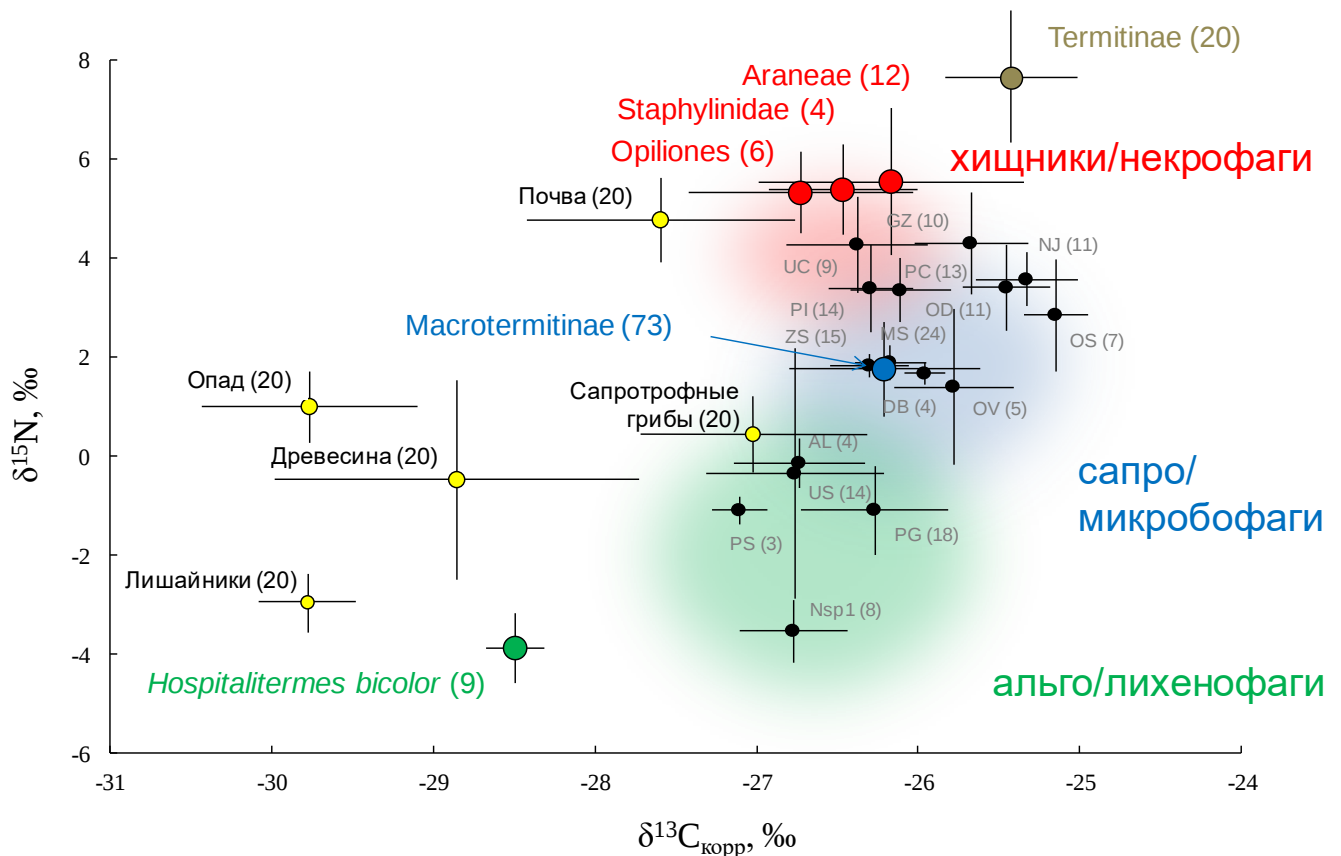


Рисунок 20. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}C$) и азота ($\delta^{15}N$) панцирных клещей из опада и верхнего (10 см) горизонта почвы, некоторых других почвенных беспозвоночных и пищевых субстратов в естественном тропическом муссонном лесу. Показаны средние и стандартное отклонение, в скобках указано число повторностей. Черным цветом отмечены панцирные клещи, красным – наземные хищники (Araneae, Opiliones, Staphylinidae), светло-коричневым – термиты-гумифаги Termitinae, синим – термиты-мицетофаги Macrotermitinae, зеленым – термиты-лихенофаги *H. bicolor* (Nasutitermitinae). Изотопный состав углерода орибатид приведен после коррекции на карбонаты ($\delta^{13}C_{\text{корр}}$). Расшифровка названий орибатид приведена в таблице 4.

Все проанализированные хищные беспозвоночные (Araneae, Opiliones, Staphylinidae) в среднем сильнее обогащены ^{15}N по сравнению с панцирными клещами (рисунок 20). Для термитов-гумифагов Termitinae характерны высокие значения $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ ($-26,1 \pm 0,9\text{‰}$ и $10,0 \pm 2,5\text{‰}$, соответственно).

Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ термитов-лихенофагов *Hospitalitermes bicolor* (Nasutitermitinae) минимально из всех проанализированных беспозвоночных ($-28,5 \pm 0,2\text{‰}$), а значение $\delta^{15}\text{N}$ ($-3,9 \pm 0,7\text{‰}$) приблизительно соответствуют таковому у *Neoliodes* sp. 1. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ опада с площадки «Лагерстремия» ($-29,8 \pm 0,7\text{‰}$) на два промилле ниже, чем у ближайших к нему значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ орибатид (рисунок 20).

Изотопный состав таксономически близких представителей орибатид, как правило, сходный (рисунок 21). Например, средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ и $\delta^{15}\text{N}$ видов семейства Otocepheidae не различались между собой более чем на $0,8\text{‰}$ и 2‰ , соответственно. Ещё более сходными значениями обладали виды семейства Galumnidae и Lohmanniidae. В то же время разброс значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$ и $\delta^{15}\text{N}$ представителей Mochlozetidae составил $1,9$ и $9,7\text{‰}$, соответственно.

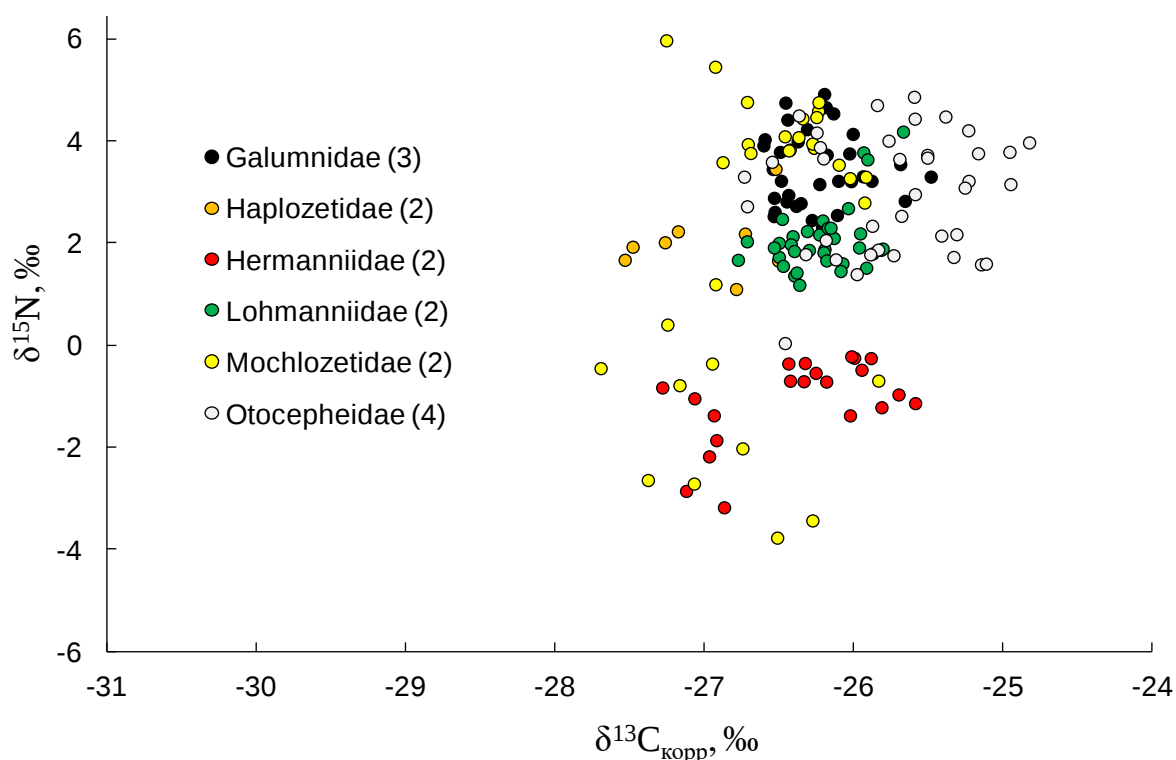


Рисунок 21. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{корр}}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) панцирных клещей. Приведены данные по семействам с числом видов более одного. Цифры после названий семейств отражают число видов из данного семейства, представленных на всех площадках. Каждая точка соответствует одному измерению.

4.2.2. Трофические ниши орибатид тропического и умеренного леса

Поскольку в опубликованных работах, посвященных трофической структуре орибатид, не применяли коррекцию изотопного состава панцирных клещей на неорганический углерод (Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015), ниже для анализа и сравнения мы используем нескорректированный изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$).

Площади стандартных изотопных эллипсов, среднее Евклидово расстояние до ближайшего соседа (NND) и разница между максимальным и минимальным значением $\delta^{13}\text{C}$ (CR) значительно различались между двумя регионами (таблица 5). Меньшая ширина ниш (т.е. площадь изотопных эллипсов) у тропических орибатид отражает меньший диапазон $\delta^{13}\text{C}$, но не $\delta^{15}\text{N}$, поскольку различия в значениях $\delta^{15}\text{N}$ для этих клещей из двух регионов не значимы (NR, таблица 5). Среднее Евклидово расстояние до ближайшего соседа (NND) статистически значимо ниже в тропическом лесу, по сравнению с лесами умеренных широт, поскольку у орибатид тропического леса величины $\delta^{13}\text{C}$ различались слабо. Дисперсия среднего Евклидова расстояния до ближайшего соседа (SDNND) не различалась между сообществами орибатид двух регионов, что говорит о том, что виды одинаково равномерно распределены в «изотопном пространстве».

Общая площадь стандартного изотопного эллипса для всех восьми площадок из тропического леса ($21,9\text{‰}^2$) была более чем в два раза меньше площади для орибатид с девяти площадок из европейских лесов ($58,9\text{‰}^2$) преимущественно за счет отсутствия в тропиках сильно обогащенных ^{13}C видов орибатид (рисунок 22).

Таблица 5. Площади стандартных изотопных эллипсов (эллипсов, ограничивающих область 95% доверительного интервала для всего таксоцена; нормализованы на число видов) и формальных Лаймановских показателей (Lauman et al. 2007) для сообществ орибатид тропического леса и лесов умеренных широт. NND – среднее Евклидово расстояние до ближайшего соседа, SDNND – стандартное отклонение среднего Евклидова расстояния до ближайшего соседа, CR и NR – разница между максимальным и минимальным значением $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, соответственно. n – размер выборки. Описания площадок в тропическом лесу даны в разделе 2.2. Внизу таблицы указан уровень значимости различий между площадками в тропическом лесу и европейскими лесами (Mann–Whitney *U* test).

Регион	Площадка	Площадь эллипса	NND	SDNND	CR	NR	n
Тропический лес во Вьетнаме (оригинальные данные)							
	A	2,3	1,6	1,7	0,8	7,2	5
	B	1,0	0,6	0,2	1,2	4,2	9
	D	1,4	0,6	0,5	1,3	5,4	9
	F	0,8	0,6	0,5	1,9	5,9	7
	L	3,0	1,1	0,7	1,0	9,1	8
	R	2,4	0,9	1,0	2,0	8,1	10
	FP1	1,8	0,9	1,6	1,3	8,2	10
	FP2	1,4	0,6	0,2	1,2	3,0	7
Тропический лес (среднее, n = 8)		1,8	0,9	0,8	1,3	6,4	
Дубовые леса в Испании <i>Corral-Hernandez et al. 2015</i>	Beluntza	8,9	1,1	0,9	4,8	7,7	9
	Lesaka	4,4	1,0	0,7	4,8	6,4	14
	Orderiz	10,0	1,8	0,9	5,2	6,4	8
	Orokieteta	4,3	1,1	0,4	3,0	7,3	11
	Peniacerrada	7,7	1,2	0,6	3,7	5,1	7
	Urduliz	3,6	0,9	0,7	3,4	4,5	10
Смешанный лес в Австрии <i>Fischer et al. 2010</i>	Fliess	9,4	1,7	0,3	5,1	7,2	8
	Kaunerberg	2,5	1,0	0,7	2,1	4,2	8
Буковые леса в Германии <i>Maraun et al. 2011</i>	Hainich	3,1	0,7	0,5	6,1	8,7	23
Европейские леса (среднее, n = 9)		6,0	1,2	0,6	4,2	6,4	
Манн-Уитни тест							
Тропический лес/Европейский лес		0,000	0,046	0,815	0,000	0,321	

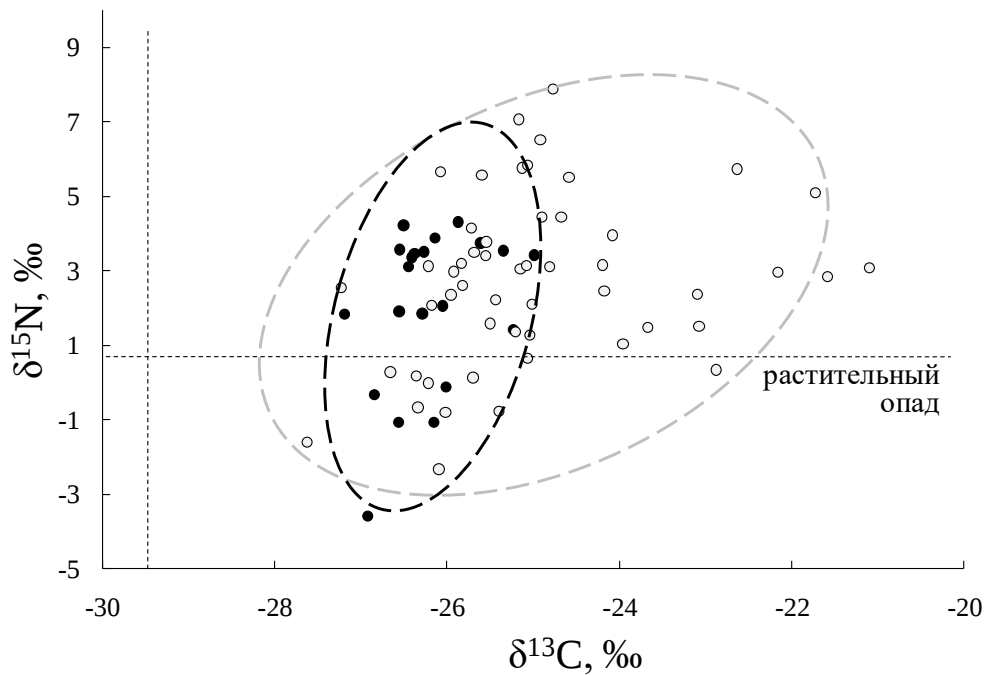


Рисунок 22. Изотопный состав (средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) почвенно-подстилочных орибатид тропического леса Вьетнама (эллипс с черной пунктирной линией, наши данные) и лесов умеренных широт (эллипс с серой пунктирной линией, Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015). Каждая точка отражает средние значения для одного вида после нормализации на растительный опад. Эллипсы ограничивают область 95% доверительного интервала и соответствуют стандартным изотопным эллипсам (по Jackson et al. 2011). Прямые пунктирные линии показывают средний изотопный состав опада. Используются нескорректированные на неорганический углерод значения $\delta^{13}\text{C}$. На графике совмещены наши и опубликованные данные.

4.2.3. Изотопный состав орибатид из разных регионов

Для оценки устойчивости трофических позиций надвидовых таксонов мы использовали семейства, присутствующие хотя бы в двух регионах – Crotoniidae, Nothridae, Hermannidae, Zetorchestidae, Hermannellidae, Nanhermannidae, Liacaridae, Haplozetida, Carabodidae, Phthiracaridae, Damaeidae, Scheloribatidae, Galumnidae, Oppiidae. Для оценки среднего

изотопного состава семейств усредняли средние значения видов (не экземпляров) орибатид из данного семейства (подробнее см. раздел 4.1.3). Средний изотопный состав углерода отдельных семейств орибатид из разных регионов (включая восточную Африку) сильно различался (рисунок 23). Особенно большие межрегиональные различия по величине $\delta^{13}\text{C}$ отмечены для семейств Galumnidae (до 5,5‰) и Carabodidae (до 5‰). Среди всех проанализированных семейств, только представители Scheloribatidae и особенно Phthiracaridae сохраняли стабильно высокие значения $\delta^{13}\text{C}$. Разброс значений $\delta^{15}\text{N}$ орибатид между регионами значительно меньше и не превышал 3‰. При этом общий диапазон $\delta^{15}\text{N}$ составил приблизительно 8‰. Минимальные величины $\delta^{15}\text{N}$ характерны для представителей семейства Crotoniidae, максимальные – для Oppiidae, Galumnidae, Scheloribatidae и Damaeidae (рисунок 23).

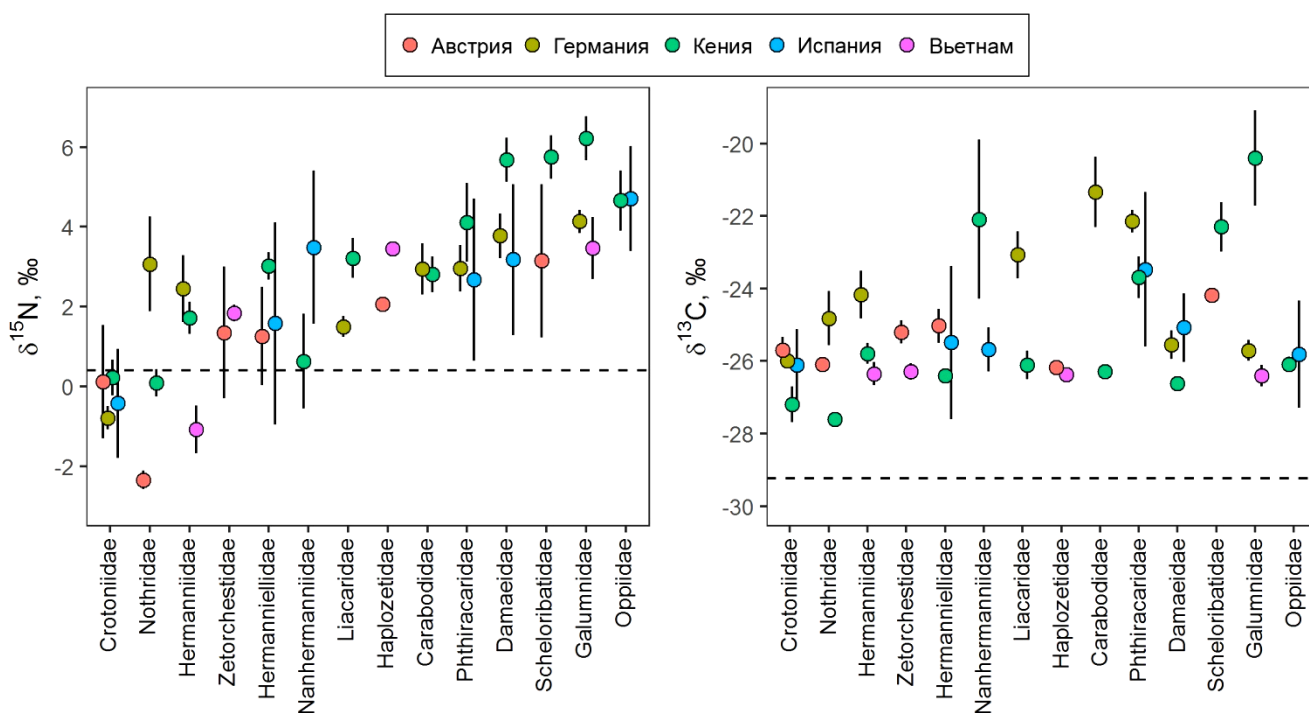


Рисунок 23. Изотопный состав (средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) семейств почвенно-подстилочных орибатид из разных регионов. Величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ нормализованы на опад (показан пунктирной линией). Показаны семейства, присутствующие хотя бы в двух регионах. Семейства расположены в порядке возрастания средних значений $\delta^{15}\text{N}$. Испания – дубовый лес

(Corral-Hernández et al. 2015), Австрия – смешанный широколиственный лес (Fischer et al. 2010), Германия – буковый лес (Maraun et al. 2011), Кения – тропический лес (Lagerlöf et al. 2017), Вьетнам – наши данные для муссонного леса. Для каждой точки показано стандартное отклонение (для точек из Кении – стандартная ошибка).

4.3. Обсуждение

4.3.1. Расшифровка трофических ниш панцирных клещей по данным изотопного анализа

Изотопный состав орибатид из искусственных посадок и из естественного леса схож, так же как и диапазон изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (таблица 4). Это можно объяснить по крайней мере двумя причинами. Во-первых, посадки изначально созданы как многовидовой лес, состоящий из местных видов (Jérôme Millet, неопубликованные данные, подробнее см. раздел 2.2). На момент сбора проб древостой уже в значительной степени был сформирован, кроны сомкнулись и достигали высоты 20 м. Во-вторых, в данной работе исследовали только клещей, обитающих в опаде и первых сантиметрах почвы. Таким образом, потенциально большое разнообразие трофических ниш в естественных тропических лесах (например, «подвешенные» почвы, эпифиты, стволы деревьев и т.д.) не учитывалось в данной работе.

Однако, учитывая небольшие размеры панцирных клещей, почва и подстилка представляют собой весьма гетерогенное пространство с возможностью выбора разных ресурсов (микромицеты и прокариоты на разлагающихся растительных остатках, водоросли и лишайники, сами растительные остатки и прочее).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ всех проанализированных орибатид в среднем на 3‰ выше, чем опад (рисунок 20), что говорит о присутствии выраженного детритного сдвига («detrital shift»; Schmidt et al. 2004; Okuzaki et al. 2009; Pollierer et al. 2009). Это ожидаемо, поскольку большая часть панцирных

клещей является типичными вторичными деструкторами (Стриганова 1980). Диапазон $\delta^{15}\text{N}$ орибатид (около 10‰) говорит о том, что они занимают по крайней мере три трофических уровня (Post 2002; Schneider et al. 2004; Pollierer et al. 2009), что показано в ранних исследованиях (Scheu, Falca 2000; Schneider et al. 2004). Однако точки, соответствующие изотопному составу азота и углерода для орибатид, достаточно равномерно располагаются на графике (рисунок 19), что может указывать на слабую дифференциацию трофических ниш отдельных видов. Чтобы определить, какой трофической группе могут соответствовать те или иные виды орибатид, мы применили метод «реперных точек» (Tiunov et al. 2015). По сравнению с термитами, диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ разных видов орибатид небольшой (около 3‰) (см. главу 5). Основная часть исследованных орибатид имели изотопный состав азота и углерода сходный с таковым у термитов-мицетофагов (рисунки 14 и 20). Известно, что значительная часть орибатид потребляют сапротрофные грибы и бактерии (Hubert et al. 2001). Изотопный состав азота и углерода бактерий, вероятно, соответствует таковому у сапротрофных грибов (Tiunov et al. 2015), поэтому отделить потребителей бактерий от мицетофагов не представляется возможным. По нашим данным, к группе **сапро/микробофагов** могут быть отнесены *Zetorchestes saltator* (Zetorchestidae), *Meristacarus sundensis* (Lohmanniidae), *Dolicheremaeus bugiamapensis* и *Otocephus vietnamicus* (Otocephidae). Панцирные клещи, занимающие наиболее отдаленные положения в изотопном поле относительно типичных сапро/микробофагов, включают в свой рацион и другие субстраты.

Организмы, потребляющие животную органику, обладают высокими значениями $\delta^{15}\text{N}$ (Minagawa, Wada 1984; McCutchan et al. 2003). По изотопному составу тканей к хищникам были близки *Pergalumna indistincta*, *P. cattienica* (Galumnidae) и особенно *Unguizetes cattienensis* (Mochlozetidae). Значительная доля рациона этих орибатид может составлять животная органика (как живая, так и мертвая) и их можно отнести к группе

хищников/некрофагов. Потребление животной органики и хищничество орибатид неоднократно описано в литературе (Rockett, Woodring 1966; Криволицкий 1976; Heidemann et al. 2011). Хищничество известно для ряда видов семейства Galumnidae, в том числе *Pergalumna*, которые охотятся на нематод (Rockett, Woodring 1966; Muraoka, Ishibashi 1976), коллембол (Wunderle 1992) и даже личинок мух (Graves 1960). Высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ некоторых представителей этого семейства были обнаружены и в европейских лесах (Schneider et al. 2004).

Значительное обогащение ^{13}C и ^{15}N характерно для органического вещества почвы (Ågren et al. 1996; Tayasu et al. 1997). Потребляющие его организмы также обладают высокими значениями как $\delta^{13}\text{C}$, так и $\delta^{15}\text{N}$. Несколько видов орибатид (*Gigantoppia zryanini* (Granuloppiidae), *Neoribates jacoti* (Parakalummidae), *Otocephus duplicornutus* (Otocephidae)) имели относительно высокие значения как $\delta^{13}\text{C}$, так и $\delta^{15}\text{N}$. Однако проанализированные ранее термиты-гумифаги Termitinae располагаются существенно выше (рисунок 20). Поэтому мы полагаем, что по крайней мере специализированных гумифагов среди проанализированных нами клещей нет, и выделение группы орибатид-гумифагов не обосновано. Вероятно, отсутствие специализированных орибатид-гумифагов – это одна из причин, по которой орибатиды практически отсутствуют в глубоких горизонтах почвы (Potapov et al. 2017).

Низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ микроартропод (ниже средних значений опада) указывают на присутствие в их рационе водорослей и/или лишайников (Schneider et al. 2004; Chahartaghi et al. 2005; Potapov et al. 2016a). Известно, что лишайники и свободноживущие водоросли сильно обеднены ^{15}N (Erdmann et al. 2007), поскольку используют обедненный ^{15}N азот атмосферных депозитов (Tozer et al. 2005). Специализированные термиты-лихенофаги *Hospitalitermes bicolor* (Nasutitermitinae) сильно обеднены ^{15}N (рисунок 20). Среди исследованных нами панцирных клещей **альго/лихенофагами** (первичными деструкторами) могут быть

Neoliodes sp. 1 (Neoliodidae), *Phyllhermannia gladiata*, *Ph. similis* (Hermanniidae), *Unguizetes sphaerula* (Mochlozetidae) и *Archegozetes longisetosus* (Trhypochthoniidae). Альтерофагия характерна для некоторых представителей Mochlozetidae (Smith et al. 1998). Питание *A. longisetosus* водорослями показано в ряде работ (Haq 1981; Smrž, Norton 2004). Сильное обеднение ^{15}N характерно также для мхов, однако питание мхами у орибатид встречается редко (Perdomo et al. 2012), и известен лишь единичный случай облигатного питания орибатид на печеночнике (Colloff, Cairns 2011).

4.3.2. Трофические ниши орибатид тропического леса и лесов умеренных широт

Структура «изотопных» трофических ниш (изотопный состав углерода и азота) орибатид лесов умеренных широт исследована в разных регионах Европы (Schneider et al. 2004; Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015; Melguizo-Ruiz et al. 2017). Однако публикации, посвященные структуре трофических ниш орибатид в тропических лесах, единичны (Illig et al. 2005; Lagerlöf et al. 2017). В наиболее подробном исследовании показано, что диапазон изотопного состава азота орибатид горного тропического леса южного Эквадора соответствует этому диапазону в лесах европейских широт (Illig et al. 2005).

Насколько нам известно, до нашей работы не было опубликовано ни одного исследования, где на видовом уровне определен изотопный состав не только азота, но и углерода, тканей тропических орибатид. Последний показатель является важной характеристикой разнообразия пищевых ресурсов.

В целом, количество трофических уровней орибатид тропического леса, определяемое диапазоном значений $\delta^{15}\text{N}$ (рисунок 19), соответствует таковому в европейских лесах (Schneider et al. 2004; Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015). Приблизительно такой же диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ выявлен у орибатид горных тропических лесов

южного Эквадора (около 9‰, Illig et al. 2005) и Кении (около 10‰, Lagerlöf et al. 2017). Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ исследованных нами клещей, напротив, значительно меньше, по сравнению с почвенно-подстилочными панцирными клещами лесов умеренных широт и орибатид из Кении (Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015; Lagerlöf et al. 2017).

На диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ сапрофагов влияет разнообразие растительных остатков, служащих базальным источником энергии (Тиунов 2007). Косвенно оценить разнообразие растительных остатков можно по средним значениям и величине стандартного отклонения изотопного состава углерода опада. Как в тропическом, так и в европейском лесу, базальным источником энергии (углерода) служат растения с С3 типом фотосинтеза (Boutton et al. 1983; Lepage et al. 1993). Средние значения и стандартные отклонения изотопного состава углерода опада из разных регионов приблизительно равны (таблица 6).

Таблица 6. Изотопный состав опада (подстилки) из разных регионов исследований орибатид

Регион	$\delta^{13}\text{C}$, ‰		$\delta^{15}\text{N}$, ‰	
	mean	SD	mean	SD
Буковый лес в Германии (Maraun et al. 2011)	-28,6	0,8	-4,5	0,5
Дубовый лес в Испании (Corral-Hernández et al. 2015)	-28,2	0,9	-1,6	1,7
Смешанный лес из ясеня и ольхи в Австрии (Fischer et al. 2010)	-27,1	0,1	2,0	1,1
Естественный тропический лес во Вьетнаме (оригинальные данные)	-29,2	0,8	0,4	1,4

Косвенно оценить разнообразие растительных остатков также можно по диапазону изотопного состава углерода грибов (как микоризных, так и сапротрофных) в разных регионах. Диапазон $\delta^{13}\text{C}$ грибов в тропическом лесу

национального парка Донгнай находится в пределах от -29 до -22‰ (Tiunov et al. 2015), в таком же диапазоне расположены величины $\delta^{13}\text{C}$ грибов в хвойных лесах Швеции (от -29 до -22‰ , Hogberg et al. 2002) и вообще он близок в тропических и умеренных широтах (Mayor et al. 2009). Следовательно, «изотопный фон» в исследованном нами тропическом лесу примерно также разнообразен, как в лесах умеренных широт, и объяснение узкого диапазона $\delta^{13}\text{C}$ орибатид тропического региона меньшим разнообразием растительного опада не выглядит оправданным.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ также сильно зависят от содержания неорганического углерода в покровах беспозвоночных (Семенюк, Тиунов 2011a; Potapov et al. 2019b). Неорганический углерод сильно обогащен ^{13}C (Jacob et al. 2005). Покровы многих беспозвоночных, в том числе орибатид, часто содержат значительное количество неорганического углерода (Norton, Behan-Pelletier 1991). Это может приводить к заметному обогащению ^{13}C сильно склеротизированных панцирных клещей. Например, обработка *Steganacarus magnus* (Nicolet) разбавленной соляной кислотой приводила к обеднению ^{13}C клещей на 4‰ (Maraun et al. 2011).

Значения C/N орибатид из европейских лесов в работах отсутствуют, что не позволяет прямо измерить содержание кальция у панцирных клещей. Косвенно это можно оценить анализом таксономического состава. Значительное содержание кальция в панцирях известна для видов семейств Phthiracaridae, Carabodidae и Otocepheidae (Norton, Behan-Pelletier 1991). Некоторые представители этих семейств из лесов умеренных широт действительно наиболее обогащены ^{13}C (*Carabodes coriaceus* C.L. Koch, *C. femoralis* (Nicolet) (Carabodidae), *Atropacarus striculus* (Koch), *Steganacarus ortizi* Pérez-Íñigo, *S. magnus* (Phthiracaridae)). В тропических лесах Кении орибатида из семейства Phthiracaridae имели одни из самых высоких значений $\delta^{13}\text{C}$ (Lagerlöf et al. 2017). Наши сборы включали представителей семейства Otocepheidae (*Dolicheremaeus bugiamapensis*, *Otocepheus duplicornutus*, *O. spatulatus*, *O. vietnamicus*), но они имели невысокие значения

$\delta^{13}\text{C}$, а проведенная нами коррекция на карбонаты практически не повлияла на изотопный состав углерода этих видов, за исключением *O. vietnamicus* (таблица 4). Представители семейства Carabodidae обнаружены нами в «подвешенном» опаде тропического леса, собираемом грибами в лесном пологе (Snaddon et al. 2012). Их изотопный и элементный состав также не указывает на высокое содержание кальция в покровах (С.М. Цуриков и В.Д. Леонов, неопубликованные данные).

Таким образом, более широкий диапазон $\delta^{13}\text{C}$ (и наличие сильно обогащенных ^{13}C видов) в почве лесов умеренных широт можно связать с присутствием видов с высоким содержанием кальция в покровах. Такие виды отсутствовали в исследованном тропическом лесу. Вероятно, наблюдаемая нами картина может отражать общий дефицит кальция в почвах национального парка Донгнай (Khokhlova et al. 2017). С другой стороны, данный лес богат моллюсками и двупарноногими многоножками (Тиунов 2011), для которых хорошо известна сильная зависимость от доступного кальция. Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ панцирных клещей в лесу Кении (Lagerlöf et al. 2017) подтверждает, что тропические сообщества могут включать сильно обогащенные ^{13}C виды. Таким образом, причины отсутствия (или низкой численности) обогащенных ^{13}C видов в исследованном нами муссонном лесу остаются невыясненными.

Средние значения Евклидовых расстояний до ближайшего соседа (NND) были значимо меньше в тропическом лесу, что должно указывать на более плотную упаковку трофических ниш. Однако это может быть артефактом, связанным с отсутствием ^{13}C -обогащенных видов (см. выше). Ширина «азотной трофической ниши» сообщества (NR) не отличалась между тропическим лесом и лесами умеренных широт (таблица 5). Схожие величины SDNND для орибатид из двух регионов могут свидетельствовать о том, что разные виды панцирных клещей одинаково равномерно занимают «изотопное пространство». Таким образом, несмотря на то, что «изотопные» ниши панцирных клещей в тропиках упакованы плотнее, мы не обнаружили

четких указаний на то, что «истинные» трофические ниши тропических орибатид более плотно упакованы, или что тропическими видами используется более широкий диапазон ресурсов.

4.3.3. Консервативность трофических ниш орибатид в разных регионах

Мы обнаружили значительную устойчивость трофических ниш семейств орибатид, отраженную в изотопном составе азота, у клещей из разных регионов (рисунок 23). Консервативность трофических ниш отдельных видов в лесах умеренного пояса ранее показана для сообществ орибатид разных кленовых лесов региона Великих озер Северной Америки (Gan et al. 2014), а также показано, что изотопный состав азота определенных видов орибатид не отличался между разными лесами Германии (Schneider et al. 2004). Аналогичная консервативность изотопного состава азота обнаружена и для орибатид, обитающих на коре хвойных и широколиственных пород (Erdmann et al. 2007). Другими словами, в разных сообществах и на разных субстратах таксономически близкие виды панцирных клещей занимают схожие трофические позиции. Несмотря на то, что рационы разных видов в пределах одного семейства могут различаться, возможно выделить наиболее типичный ресурс, характерный для надвидовых групп (Potapov et al. 2019a). Например, известно, что виды семейства Crotoniidae часто питаются обедненными ^{15}N лишайниками и водорослями (Erdmann et al. 2007; Fischer et al. 2010). И действительно, значения $\delta^{15}\text{N}$ представителей этого семейства минимальны как в тропическом лесу, так и в лесах умеренных широт (рисунок 23). Очень низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ отмечены также для клещей семейства Crotoniidae в бореальном лесу (Kudrin et al. 2015). Напротив, для некоторых наиболее обогащенных ^{15}N видов семейства Damaeidae и Galumnidae известно питание животной органикой (Rockett, Woodring 1966; Heidemann et al. 2011). Лишь несколько семейств орибатид, в частности Nothridae, показывают широкий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между

регионами, что может отражать пластичность в выборе пищи и/или местообитания.

Таким образом, в результате нашего исследования выделены три трофические группы почвенно-подстилочных орибатид тропического муссонного леса – сапро/микробофаги, хищники/некрофаги и альго/лихенофаги. Можно предположить, что гумусированные растительные остатки играют определенную роль в питании некоторых видов, но специализированных гумифагов не обнаружено. Выделение трофических групп стало возможным благодаря сравнению изотопного состава орибатид с таковым у известных «реперных» групп. В результате сравнения структуры трофических ниш панцирных клещей тропического леса и лесов умеренных широт обнаружено, что количество трофических уровней, занимаемых орибатидами в данных регионах, одинаковое. Также не обнаружено четких доказательств различия в плотности упаковки трофических ниш орибатид между двумя регионами. Объединение опубликованных и оригинальных данных об изотопном составе орибатид на уровне семейств (в соответствии с принципом «таксономической достаточности») позволило установить высокую степень консерватизма трофических ниш панцирных клещей из разных регионов.

ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ДВУХ КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП САПРОФАГОВ

Диапазон «изотопных ниш» у термитов существенно шире, чем у орибатид, хотя обе группы относятся к типичным представителям почвенных сапрофагов. Несмотря на то, что среди орибатид мы исследовали только почвенно-подстилочные виды, а среди термитов – ещё и обитателей стволов мертвых деревьев, непосредственное сравнение «изотопных ниш» двух таксоцентов обосновано, поскольку для орибатид, имеющих почти микроскопические размеры, подстилка тропического леса предоставляет широкий спектр ресурсов. В частности, в ней широко представлен (или даже доминирует) веточный опад (Аничкин, Тиунов 2011). Даже орибатида-обитатели коры занимают около трех трофических уровней (Erdmann et al. 2007), и нет сомнения, что растительный опад и верхний слой почвы предоставляют своим обитателям широкий набор ресурсов, в который, помимо листового опада, входят мелкие и крупные древесные частицы, фрагменты грибов, лишайники, одноклеточные водоросли и прочее (Mikola, Sulkava 2001; Proctor et al. 2002). Поэтому можно ожидать, что в составе орибатид-обитателей опада, должны быть представлены не только потребители листового опада, но и ксилофаги, а в составе орибатид первых десяти сантиметров почвы – потребители органического вещества почвы.

Типичный способ питания орибатид, связанный, прежде всего, с освоением сапротрофной микрофлоры, фактически соответствует способу питания термитов-мицетофагов подсемейства *Macrotermatinae* (что подтверждается данными изотопного анализа), с той лишь разницей, что у последних сапротрофные грибы представлены культивируемыми в термитниках специализированными формами. Похожий изотопный состав имеют и низшие термиты-ксилофаги (*Rhinotermitidae* и *Kalotermitidae*). Однако ни в нашей работе, ни в работах других авторов (Pollierer et al. 2009; Fischer et al. 2010; Maraun et al. 2011; Corral-Hernández et al. 2015), мы не

обнаружили орибатид, имеющих изотопный состав, сходный с таковым высших термитов-ксилофагов. Есть все основания полагать, что это связано со специфическим комплексом кишечных мутуалистов, позволяющих специализированным видам *Termitidae* успешно осваивать древесину. Панцирные клещи имеют определенный комплекс бактерий-мутуалистов, но в основном они способствуют перевариванию хитина и, соответственно, грибов (Smrž, Čatská 2010; Smrž et al. 2016), а специализированные мутуалисты-целлюлозолитики в кишечнике орибатид пока не обнаружены (Gong et al. 2018).

Аналогичным образом, термиты-гумифаги из подсемейства *Termitinae* обладают комплексом адаптаций (вероятно, также связанных с мутуалистами), позволяющим им, судя по уникально высоким значениям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, осваивать гумифицированное органическое вещество почвы более эффективно, чем орибатидам или любым другим группам почвенных животных (включая эндогеяных дождевых червей).

Значительно более широкий диапазон «изотопных» трофических ниш у термитов, по-видимому, отражает прогрессивную эволюцию данной группы насекомых, достигшей максимального успеха на пути диверсификации способов освоения мертвого растительного материала.

Сегрегация трофических ниш отдельных видов в таксоценозе термитов выражена очень четко. Трофическая дифференциация стала возможной благодаря нескольким факторам. Во-первых, относительно крупный размер особей позволяет термитам содержать в своем кишечнике комплекс специализированных мутуалистов, требовательных к строго определенным условиям существования. Во-вторых, высокая подвижность многих термитов, которые в поисках корма способны преодолевать значительные (для почвенных сапрофагов) расстояния и получать доступ к разным пищевым субстратам. Помимо этого, характерная для термитов социальность, разделение труда, трофоллаксис (то есть поддержание единой микрофлоры всех особей) и способность значительно изменять среду

обитания (в первую очередь сооружением термитников и прокладыванием ходов) способствуют эффективному освоению разнообразных ресурсов.

Принцип «таксономической достаточности», действующий в отношении многих групп почвенных сапрофагов (Minor et al. 2017; Potapov et al. 2019a), и успешно продемонстрированный нами на орибатидах, также может быть применен и к термитам, поскольку на уровне подсемейств термиты, как правило, формируют единую трофическую группу (см. рисунок 16).

Основные трофические группы высших термитов (ксилофаги, лихенофаги, мицетофаги и гумифаги) хорошо разделяются, но в пределах каждой группы отдельные виды могут располагаться достаточно плотно. Особенно плотно упакованы ниши мицетофагов (подсемейство *Macrotermitinae*; рисунок 14). Все термиты-мицетофаги осваивают схожий ресурс (листовой и веточный опад) и выращивают таксономически близкие виды грибов *Termitomyces*. С некоторой осторожностью можно предположить, что сходный изотопный состав мицетофагов, вкупе со сходством других экологических характеристик (размер, трофическое поведение, стратегия размножения и др.) может указывать на отсутствие значительных различий экологических ниш этих видов.

В соответствии с классической теорией экологических ниш (Hutchinson 1961) и принципу конкурентного исключения Вольтерра-Гаузе (Розенберг и др. 2000), виды не могут сосуществовать, если занимают одну и ту же экологическую нишу. Однако эта ситуация возможна в рамках относительно недавно предложенной нейтральной теории биоразнообразия (Hubbell 2001). Эта теория предполагает, что экологически близкие виды могут сосуществовать как раз потому, что они очень схожи по всем основным характеристикам, и в расчете на один организм имеют примерно равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования (Hubbell 2001). Таким образом, ни один из видов не имеет устойчивых конкурентных преимуществ. Классическим примером служит «планктонный парадокс» (Hutchinson 1961), то есть сосуществование десятков и сотен видов

водорослей и цианобактерий в поверхностном слое воды. Все они ограничены лишь несколькими биогенными элементами (фосфором, азотом, железом), и классический принцип конкурентного исключения, видимо, не соблюдается. Другим примером является сосуществование близких видов дафний, живущих в одном озере (Гиляров 2002).

Нейтральная теория широко принята научным сообществом (Гиляров 2010), хотя большинство исследователей всё же придерживается классической теории разделения экологических ниш, как основного принципа сосуществования близких видов. Впрочем, нишевые и нейтральные механизмы сосуществования видов вовсе не обязательно должны исключать друг друга, они вполне могут работать одновременно (Gravel et al. 2006; Adler et al. 2007). Вероятно, что в отношении термитов-мицетофагов в большей степени могут действовать нейтральные механизмы, а трофическая дифференциация остальных видов соответствует классическим представлениям о разделении трофических ниш. Строгое доказательство данного предположения требует дополнительных детальных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили описать структуру трофических ниш двух ключевых групп сапрофагов тропического леса – термитов и панцирных клещей. Несмотря на то, что обе эти группы почвенных беспозвоночных являются типичными сапрофагами, структура трофических ниш во многом отличается.

Трофическая структура таксоцена термитов тропического леса обладает двумя главными, в некоторой степени, противоречивыми, особенностями. С одной стороны, потребляя мертвую растительную органику, они демонстрируют максимальную степень диверсификации ресурсов, что показывают данные изотопного анализа – четыре трофические группы термитов формируют непересекающиеся «изотопные» области. Таким образом, распределение большей части термитов хорошо соответствует классической теории сосуществования видов за счет разделения трофических ниш. Однако, с другой стороны, сосуществование термитов-мицетофагов трудно объяснить простым разделением экологических (в том числе трофических) ниш. На наш взгляд, успешное сосуществование многих видов, обладающих очень сходным спектром пищевых объектов, жизненным циклом, приуроченностью к местообитаниям, размером и многими другими сходными характеристиками больше отвечает гипотезе нейтрального сосуществования близких видов (Hubbell 2001). Вероятно, формированию богатых видами, но морфологически и экологически монотонного таксоцена термитов, способствовал теплый климат, высокая влажность, относительно постоянные климатические условия и длительное время, прошедшее со времени формирования устойчивых сообществ тропических лесов.

Нет сомнений, что широкое использование термитами относительно бедного и однородного субстрата, такого как растительная органика, стало

возможным в первую очередь благодаря развитым мутуалистическим отношениям с кишечными микроорганизмами.

Панцирные клещи, по-видимому, не обладают столь широким арсеналом симбионтов для освоения растительного материала. В отличие от термитов, для орибатид характерен относительно узкий диапазон трофических ниш, и трофическая диверсификация выражена значительно слабее, причем она практически не отличается у клещей тропического леса и лесов умеренных широт, несмотря на значительные различия в доступности и разнообразии ресурсов.

Наши результаты как по термитам, так и, особенно, по орибатидам, подтверждают принцип «таксономической достаточности», согласно которому основные экологические характеристики видов сохраняются и на более высоких таксономических уровнях. Для орибатид удалось проследить данную закономерность не только в пределах тропического леса, но даже между разными регионами. Вероятно, это является следствием значительной консервативности всего таксона, слабо изменившемся за последние 300 млн. лет (Norton 1998).

ВЫВОДЫ

1) По данным изотопного анализа, высшие термиты (Termitidae) тропического леса формируют четыре четко выраженные трофические группы – мицетофаги, ксилофаги, гумифаги и лишенофаги. Изотопный состав низших термитов-ксилофагов (Rhinotermitidae и Kalotermitidae) не соответствует таковому у высших термитов.

2) Изотопный состав панцирных клещей, населяющих опад и верхний горизонт почвы тропического леса, предполагает наличие трех основных моделей питания (сапро/микробофагия, альго/лишенофагия и хищничество/некрофагия). Трофические группы орибатид не имеют четких границ.

3) Диапазон «изотопных» трофических ниш значительно шире и трофическая дифференциация видов у термитов существенно выше, чем у орибатид, вероятно, за счет сильно развитой системы кишечных мутуалистов, высокой социальной организации и мобильности.

4) Диапазон изотопного состава азота (т.е. число трофических уровней) и плотность упаковки «изотопных» трофических ниш слабо различаются между таксоценозами панцирных клещей тропического леса и лесов умеренных широт.

5) Надвидовые таксоны панцирных клещей (на уровне семейств) демонстрируют устойчивость трофических ниш не только в пределах локальных местообитаний, но и между разными регионами и биомами.

6) Слабая дифференциация «изотопных» трофических ниш разных видов термитов-мицетофагов может быть результатом действия нейтральных механизмов поддержания видового разнообразия почвенных сапрофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность своим научным руководителям – А.В. Тиуну за неоценимую помощь на всех этапах работы и Н.В. Беляевой – за всестороннюю помощь и содействие, а также за сбор большей части термитов и их определение. Автор благодарит С.Г. Ермилова – за сбор и определение панцирных клещей, А.Е. Аничкина – за помощь в сборе материала, Н.В. Костину – за проведение микробиологического анализа термитов и ценные консультации, В.Д. Леонова – за определение части панцирных клещей и ценные комментарии при обсуждении результатов, А.А. Гончарова – за помощь в проведении статистических анализов. Отдельная благодарность сотрудникам Южного отделения Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь при организации работы в тропическом лесу национального парка Донгнай.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-34-00830).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аничкин А.Е. 2011. Животное население почв: структура и сезонная динамика. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). КМК, Москва, с. 44–75.
2. Аничкин А.Е., Тиунов А.В. 2011. Динамика поступления и деструкции растительного опада. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса. КМК, Москва, с. 188–205.
3. Беляева Н.В. 2011. Фауна и биология термитов. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). КМК, Москва, с. 91–100.
4. Беляева Н.В., Тиунов А.В. 2010. Термиты (Isoptera) в лесных экосистемах национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам) // Известия РАН Серия Биологическая. – Т. 4. – С. 442–450.
5. Гиляров А.М. 2002. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – Т. 11. – С. 71–74.
6. Гиляров А.М. 2010. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журнал общей биологии. – Т. 71. – С. 386–401.
7. Гиляров М.С. 1975. Учёт крупных почвенных беспозвоночных (мезофауна). Учёт мелких членистоногих (микрофауны) и нематод. В книге: Методы почвенно-зоологических исследований. Наука, Москва, с. 12–43.
8. Гиляров М.С. 1951. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. – Т. 31. – С. 161–169.
9. Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. Издательство АН СССР, Москва.

10. Гиляров М.С. 1965. Зоологический метод диагностики почв. Наука, Москва.
11. Гиляров М.С. 1941. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. – Т. 4. – С. 48–77.
12. Гончаров А.А., Тиунов А.В. 2013. Трофические цепи в почве // Журнал общей биологии. – Т. 74. – С. 450–462.
13. Ермилов С.Г. 2008. Лабораторное культивирование орибатидных клещей надсемейства Crotonioidea (Acari, Oribatida) с целью изучения их развития. Вектор ТиС, Нижний Новгород, 52 с.
14. Жужиков Д.П. 1979. Термиты СССР. Издательство Московского университета, Москва.
15. Звягинцева Д.Г. (ред.) 1991. Методы почвенной микробиологии и биохимии. МГУ, Москва.
16. Коробушкин Д.И. 2014. Роль аллохтонного углерода в энергетике сообществ наземных беспозвоночных в градиенте удаления от Черного моря и пресноводного водоема (по данным изотопного анализа) // Экология. – Т. 3. – С. 221–229.
17. Криволуцкий Д.А. 1976. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // Зоологический Журнал. – Т. 55. – С. 226–236.
18. Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. 1990. Введение в биогеоценологию. Издательство МГУ, Москва.
19. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. 2011. Лесная растительность: видовой состав и структура древостоев. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). КМК, Москва, с. 16-43.
20. Курчева Г.Ф. 1971. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. Наука, Москва.
21. Моргун Е.Г., Ковда И.В., Рысков Я.Г., Олейник С.А. 2008. Возможности и проблемы использования методов геохимии стабильных изотопов углерода в почвенных исследованиях // Почвоведение. – Т. 3. –

С. 299–310.

22. Одум Ю. 1975. Основы экологии.
23. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. 2000. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. СНЦ РАН, Самара, 396 с.
24. Сазонова О.Н. 1970. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор. В книге: Средообразующая деятельность животных. Издательство МГУ, Москва, с. 65–71.
25. Семенюк И.И., Тиунов А.В. 2011a. Трофическая дифференциация видов в сообществе диплопод (Diploroda, Myriaroda) по данным изотопного анализа. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). КМК, Москва, с. 254–273.
26. Семенюк И.И., Тиунов А.В. 2011b. Сходство трофических ниш диплопод (Myriaroda, Diploroda) в широколиственном лесу подтверждается изотопным анализом ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // Известия РАН Серия Биологическая. – Т. 3. – С. 340–348.
27. Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. Наука, Москва, 244 с.
28. Тиунов А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН Серия Биологическая. – Т. 4. – С. 475–489.
29. Тиунов А.В. (ред.) 2011. Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). Товарищество научных изданий КМК, Москва, 277 с.
30. Тиунов А.В., Семенина Е.Э., Александрова А.В. 2011. Изотопный состав ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) почвы, растительности, растительных остатков и сапротрофных подстилочных грибов. В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса

(Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). КМК, Москва, с. 236–253.

31. Тур Л.П. 2004. Состав и фенология семей *Reticulitermes lucifugus* (Isoptera, Rhinotermitidae) в сосновых насаждениях Херсонской области // Vestn Zool. – Т. 38. – С. 81–86.

32. Хохлова О.С., Мякшина Т.Н., Кузнецов А.Н., Губин С.В. 2017. Морфогенетические Особенности Почв Национального Парка Кат Тьен, Южный Вьетнам // Почвоведение. – С. 176–194.

33. Цуриков С.М., Гончаров А.А., Тиунов А.В. 2015. Изотопный состав ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) разных тканей жесткокрылых насекомых (Coleoptera) и его изменения в онтогенезе // Зоологический Журнал. – Т. 94. – С. 336–344.

34. Чернова Н.М., Былова А.М. 2004. Общая экология. Просвещение, Москва.

35. Швеёнкова Ю.Б. 2011. Сообщества коллембол (Collembola, Hexapoda). В книге: Тиунов А.В. (ред.) Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). Товарищество научных изданий КМК, Москва, с. 131–147.

36. Abe T. 1987. Evolution of life types in termites. In: Kawano S., Connell J., Hidaka T. (eds) Evolution and coadaptation in biotic communities. University of Tokyo Press, Tokyo, p. 126–148.

37. Abe T., Bignell D., Higashi M. (eds) 2000. Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

38. Abe T., Matsumoto T. 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of west Malaysia: (3) Distribution and abundance of termites in Pasoh Forest Reserve // Japanese J Ecol. – V. 29. – P. 337–351.

39. Achard F., Eva H.D., Stibig H.J., Mayaux P., Gallego J., Richards T., Malingreau J.P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests // Science. – V. 297. – P. 999–1002.

40. Adler P.B., HilleRislambers J., Levine J.M. 2007. A niche for

neutrality // *Ecol Lett.* – V. 10. – P. 95–104.

41. Ågren G.I., Bosatta E., Balesdent J. 1996. Isotope discrimination during decomposition of organic matter: A theoretical analysis // *Soil Sci Soc Am J.* – V. 60. – P. 1121–1126.

42. Altig R., Whiles M.R., Taylor C.L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats // *Freshw Biol.* – V. 52. – P. 386–395.

43. Anderson J.M. 1975a. The enigma of soil animal species diversity. In: *Progress in Soil Zoology*. Springer Netherlands, p. 51–58.

44. Anderson J.M. 1975b. Succession, Diversity and Trophic Relationships of Some Soil Animals in Decomposing Leaf Litter // *J Anim Ecol.* – V. 44. – P. 475–495.

45. Anderson J.M. 1978. Inter- and intra-habitat relationships between woodland cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats // *Oecologia.* – V. 32. – P. 341–348.

46. Anderson J.M. 2009. Why should we care about soil fauna? // *Pesqui Agropecuária Bras.* – V. 44. – P. 835–842.

47. André H.M., Ducarme X., Lebrun P. 2002. Soil biodiversity: Myth, reality or conning? // *Oikos.* – V. 96. – P. 3–24.

48. Andrén O., Brussaard L., Clarholm M. 1999. Soil organism influence on ecosystem-level processes—bypassing the ecological hierarchy? // *Appl Soil Ecol.* – V. 11. – P. 177–188.

49. Anichkin A.E., Belyaeva N.V., Dovgobrod I.G., Shveenkova Y.B., Tiunov A.V. 2007. Soil microarthropods and macrofauna in monsoon tropical forests of Cat Tien and Bi Dup-Nui Ba National Parks, southern Vietnam // *Biol Bull.* – V. 34. – P. 498–506.

50. Arita H.T., Vázquez-Domínguez E. 2008. The tropics: Cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity // *Ecol Lett.* – V. 11. – P. 653–663.

51. Avise J.C. 2008. Clonality: the genetics, ecology, and evolution of

sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford University Press, Oxford.

52. Bacci T., Trabucco B., Marzialetti S., Marusso V., Lomiri S., Vani D., Lamberti C.V. 2009. Taxonomic sufficiency in two case studies: Where does it work better? // *Mar Ecol.* – V. 30. – P. 13–19.

53. Bai T.T., Manh V.Q. 1986. Results of Fundamental and Practical studies on the soil invertebrates community in Vietnam // *Res study Contrib to Educ Socioecon Dev.* – P. 68–74.

54. Ballinger A., Lake P.S. 2006. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // *Mar Freshw Res.* – V. 57. – P. 15–28.

55. Bardgett R.D. 2002. Causes and consequences of biological diversity in soil // *Zoology.* – V. 105. – № 4. – P. 367–375.

56. Beare M.H., Parmelee R.W., Hendrix P.F., Cheng W., Coleman D.C., Crossley D.A. 1992. Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems // *Ecol Monogr.* – V. 62. – P. 569–591.

57. Behan-Pelletier V.M., Bissett B. 1992. Biodiversity of nearctic soil arthropods // *Can Biodivers.* – V. 2. – P. 5–14.

58. Behan-Pelletier V.M., Hill S.B. 1983. Feeding habitat of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy Ireland // *Rev d'Ecologie, Biol du Sol.* – V. 20. – P. 221–267.

59. Behan-Pelletier V.M., Walter D.E. 2000. Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. In: Coleman D.C., Hendrix P.F. (eds) *Invertebrates as webmasters in ecosystems.* CAB International, Wallingford, p. 187–202.

60. Bennett P.M., Hobson K.A. 2009. Trophic structure of a boreal forest arthropod community revealed by stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses // *Entomol Sci.* – V. 12. – P. 17–24.

61. Berg M.P. 2012. Patterns of biodiversity at fine and small spatial scales. In: Wall D.H., Bardgett R.D., Behan-Pelletier V., Jones T.H., Herrick J.E., Ritz K., Six J., Strong D.R., van der Putten W.H. (eds) *Soil ecology and ecosystem services.* Oxford Academic Press, New York, p. 136–152.

62. Bhusal D.R., Kallimanis A.S., Tsiafouli M.A., Sgardelis S.P. 2014. Higher taxa vs. functional guilds vs. trophic groups as indicators of soil nematode diversity and community structure // *Ecol Indic.* – V. 41. – P. 25–29.
63. Bignell D. 2000. Introduction to symbiosis. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 189–208.
64. Bignell D.E. 1994. Soil-feeding and gut morphology in higher termites. In: Hunt H., Nalepa C. (eds) *Nourishment and evolution in insect societies*. Westview Press, Boulder, p. 131–158.
65. Bignell D.E., Eggleton P. 2000. Termites in ecosystems. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 363–387.
66. Billings S.A., Richter D.D. 2006. Changes in stable isotopic signatures of soil nitrogen and carbon during 40 years of forest development // *Oecologia*. – V. 148. – P. 325–333.
67. Blanc A.L., Pascal J. 2008. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: An analysis of the successional trends // *J Biogeogr.* – V. 27. – P. 141–157.
68. Blomberg S.P., Garland T. 2002. Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods // *J Evol Biol.* – V. 15. – P. 899–910.
69. Boag B., Yeates G.W. 1998. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems // *Biodivers Conserv.* – V. 7. – P. 617–630.
70. Bonkowski M., Griffiths B.S., Ritz K. 2000. Food preferences of earthworms for soil fungi // *Pedobiologia*. – V. 44. – P. 666–676.
71. Boström B., Comstedt D., Ekblad A. 2008. Can isotopic fractionation during respiration explain the ^{13}C -enriched sporocarps of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi? // *New Phytol.* – V. 177. – P. 1012–1019.
72. Bourguignon T., Šobotník J., Lepoint G., Martin J.M., Hardy O.J., Dejean A., Roisin Y. 2011. Feeding ecology and phylogenetic structure of a

complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios // *Ecol Entomol.* – V. 36. – P. 261–269.

73. Bourguignon T., Šobotník J., Lepoint G., Martin J.M., Roisin Y. 2009. Niche differentiation among neotropical soldierless soil-feeding termites revealed by stable isotope ratios // *Soil Biol Biochem.* – V. 41. – P. 2038–2043.

74. Boutton T.W., Arshad M.A., Tieszen L.L. 1983. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands // *Oecologia.* – V. 59. – P. 1–6.

75. Bowling D.R., Pataki D.E., Randerson J.T. 2008. Carbon isotopes in terrestrial ecosystem pools and CO₂ fluxes // *New Phytol.* – V. 178. – P. 24–40.

76. Bradford M.A., Warren R.J., Baldrian P., Crowther T.W., Maynard D.S., Oldfield E.E., Wieder W.R., Wood S.A., King J.R. 2014. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales // *Nat Clim Chang.* – V. 4. – P. 625–630.

77. Brauman A., Kane M.D., Labat M., Breznak J.A. 1992. Genesis of acetate and methane by gut bacteria of nutritionally diverse termites // *Science.* – V. 257. – P. 1384–1387.

78. Breznak J.A. 1975. Symbiotic relationships between termites and their intestinal microbiota. In: Jennings D., Lee D. (eds) *Symposia of the society for experimental biology.* Cambridge University Press, p. 559–580.

79. Breznak J.A. 2000. Ecology of prokaryotic microbes in the guts of wood-and litter-feeding termites. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 209–231.

80. Breznak J.A., Brune A. 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites // *Annu Rev Entomol.* – V. 39. – P. 453–487.

81. Breznak J.A., Switzer J.M. 1986. Gut microbes acetate synthesis from H₂ plus CO₂ by termite gut microbes // *Appl Environ Microbiol.* – V. 52. – P. 623–630.

82. Briones M.J.I., Bol R., Sleep D., Sampedro L., Allen D. 1999. A

dynamic study of earthworm feeding ecology using stable isotopes // *Rapid Commun Mass Spectrom.* – V. 13. – P. 1300–1304.

83. Briones M.J.I., Ineson P. 2002. Use of ^{14}C carbon dating to determine feeding behaviour of enchytraeids // *Soil Biol Biochem.* – V. 34. – P. 881–884.

84. Brook B.W., Bradshaw C.J., Koh L.P., Sodhi N.S. 2006. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics // *Biotropica J Biol Conserv.* – V. 38. – P. 302–305.

85. Brooks J.R., Flanagan L.B., Varney G.T., Ehleringer J.R. 1997. Vertical gradients in photosynthetic gas exchange characteristics and refixation of respired CO_2 within boreal forest canopies // *Tree Physiol.* – V. 17. – P. 1–12.

86. Brown J. 1988. Species diversity. In: Myers A., Giller P. (eds) *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, London, p. 57–90.

87. Brückner A., Hilpert A., Heethoff M. 2017. Biomarker function and nutritional stoichiometry of neutral lipid fatty acids and amino acids in oribatid mites // *Soil Biol Biochem.* – V. 115. – P. 35–43.

88. Brune A. 1998. Termite guts: The world's smallest bioreactors // *Trends Biotechnol.* – V. 16. – P. 16–21.

89. Butler M.J., Day A.W. 1998. Fungal melanins: A review // *Can. J. Microbiol.* – V. 44. – P. 1115–1136.

90. Cardillo M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies // *Proc R Soc B Biol Sci.* – V. 266. – P. 1221–1225.

91. Caruso T., Migliorini M. 2006. Micro-arthropod communities under human disturbance: is taxonomic aggregation a valuable tool for detecting multivariate change? Evidence from Mediterranean soil oribatid coenoses // *Acta Oecologica.* – V. 30. – P. 46–53.

92. Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // *Soil Biol Biochem.* – V. 37. – P. 1718–1725.

93. Cianciolo J.M., Norton R.A. 2006. The ecological distribution of reproductive mode in oribatid mites, as related to biological complexity // *Exp*

Appl Acarol. – V. 40. – P. 1–25.

94. Cleveland L.R. 1925. The ability of termites to live perhaps indefinitely on a diet of pure cellulose // Biol Bull. – V. 48. – P. 289–293.

95. Coleman D.C., Callaham M.A., Crossley D.A. 2017. Fundamentals of soil ecology. Academic press.

96. Collins N.M. 1979. Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak // Ecol Entomol. – V. 4. – P. 231–238.

97. Collins N.M. 1989. Termites. In: Lieth H., Werger M.J.A. (eds) Ecosystems of the world. Elsevier, p. 451–471.

98. Colloff M.J., Cairns A. 2011. A novel association between oribatid mites and leafy liverworts (Marchantiophyta: Jungermanniidae), with a description of a new species of *Birobates* Balogh, 1970 (Acari: Oribatida: Oripodidae) // Aust J Entomol. – V. 50. – P. 72–77.

99. Corral-Hernández E., Maraun M., Iturrondobeitia J.C. 2015. Trophic structure of oribatid mite communities from six different oak forests (*Quercus robur*) // Soil Biol Biochem. – V. 83. – P. 93–99.

100. Crotty F. V., Stocki M., Knight J.D., Adl S.M. 2013. Improving accuracy and sensitivity of isotope ratio mass spectrometry for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in very low mass samples for ecological studies // Soil Biol Biochem. – V. 65. – P. 75–77.

101. Curry J.P. 1993. Grassland invertebrates, ecology, influence on soil fertility and effects on plant growth. Chapman and Hall, London.

102. Dahlsjö C.A.L., Parr C.L., Malhi Y., Rahman H., Meir P., Jones D.T., Eggleton P. 2014. First comparison of quantitative estimates of termite biomass and abundance reveals strong intercontinental differences // J Trop Ecol. – V. 30. – P. 143–152.

103. Darlington J.P.E.C. 1984. Two types of mound built by the termite *Macrotermes subhyalinus* in Kenya // Int J Trop Insect Sci. – V. 5. – P. 481–492.

104. Darlington J.P.E.C. 1994. Nutrition and evolution in fungus-growing

termites. In: Hunt H., Nalepa C. (eds) *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Westview Press, Boulder, p. 105–130.

105. Dauvin J.C., Gomez G.J.L., Salvande F.M. 2003. Taxonomic sufficiency: An overview of its use in the monitoring of sublittoral benthic communities after oil spills // *Mar. Pollut. Bull.* – V. 46. – P. 552–555.

106. Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R., Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies // *Science*. – V. 300. – P. 969–972.

107. De Deyn G.B., Van Der Putten W.H. 2005. Linking aboveground and belowground diversity // *Trends Ecol Evol.* – V. 20. – P. 625–633.

108. de Sá Barretto Sampaio E.V., Dall'Olio A., Nunes K.S., de Lemos E.E.P. 2009. A model of litterfall, litter layer losses and mass transfer in a humid tropical forest at Pernambuco, Brazil // *J Trop Ecol.* – V. 9. – P. 291–301.

109. De Visser S.N., Freymann B.P., Schnyder H. 2008. Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: A stable isotope approach // *Ecol Entomol.* – V. 33. – P. 758–764.

110. DeNiro M.J., Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochim Cosmochim Acta.* – V. 42. – P. 495–506.

111. DeNiro M.J., Epstein S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals // *Geochim Cosmochim Acta.* – V. 45. – P. 341–351.

112. Deshcherevskaya O.A., Dinh B.D., Kurbatova J.A., Tran C.H., Avilov V.K. 2014. Modern climate of the Cát Tiên National Park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies // *Izv Atmos Ocean Phys.* – V. 49. – P. 819–838.

113. Dial K.P., Vaughan T.A. 1987. Opportunistic predation on alate termites in Kenya // *Biotropica.* – V. 19. – P. 185–187.

114. Digel C., Curtsdotter A., Riede J., Klarner B., Brose U. 2014. Unravelling the complex structure of forest soil food webs: Higher omnivory and more trophic levels // *Oikos.* – V. 123. – P. 1157–1172.

115. Dijkstra P., LaViolette C.M., Coyle J.S., Doucett R.R., Schwartz E.,

Hart S.C., Hungate B.A. 2008. ^{15}N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function // *Ecol Lett.* – V. 11. – P. 389–397.

116. Dix N.J., Webster J. 1995. *Fungal Ecology*. Chapman and Hall, London.

117. Domes K., Scheu S., Maraun M. 2007. Resources and sex: Soil recolonization by sexual and parthenogenetic oribatid mites // *Pedobiologia.* – V. 51. – P. 1–11.

118. Donovan S.E., Eggleton P., Bignell D.E. 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites // *Ecol Entomol.* – V. 26. – P. 356–366.

119. Donovan S.E., Jones D.T., Sands W.A., Eggleton P. 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera) // *Biol J Linn Soc.* – V. 70. – P. 467–513.

120. Dreyer J., Hoekman D., Gratton C. 2012. Lake-derived midges increase abundance of shoreline terrestrial arthropods via multiple trophic pathways // *Oikos.* – V. 121. – P. 252–258.

121. Ducarme X., André H.M., Wauthy G., Lebrun P. 2004. Are there real endogeic species in temperate forest mites? // *Pedobiologia.* – V. 48. – P. 139–147.

122. Dunger W. 1958. Ueber die zersetzung der laubstreu durch die boden – makrofauna im auenwald // *Zool Jahrbuecher Abteilung fuer Syst Oekologie und Geogr der Tiere.* – V. 86. – P. 174–193.

123. Eggleton P. 2000. Global patterns of termite diversity. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 25–51.

124. Eggleton P. 2011. An introduction to termites: Biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Springer Netherlands, p. 1–26.

125. Eggleton P., Bignell D.E., Sands W.A., Mawdsley N.A., Lawton J.H., Wood T.G., Bignell N.C. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites

under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon // *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* – V. 351. – P. 51–68.

126. Eggleton P., Homathevi R., Jeeva D., Jones D.T., Davies R.G., Maryati M. 1997. The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, East Malaysia // *Ecotropica.* – V. 3. – P. 119–128.

127. Eggleton P., Tayasu I. 2001. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites // *Ecol Res.* – V. 16. – P. 941–960.

128. Eisenhauer N., Partsch S., Parkinson D., Scheu S. 2007. Invasion of a deciduous forest by earthworms: Changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation // *Soil Biol Biochem.* – V. 39. – P. 1099–1110.

129. Ellis D. 1985. Taxonomic sufficiency in pollution assessment // *Mar Pollut Bull.* – V. 16. – P. 459.

130. Engel M.S., Grimaldi D.A., Krishna K. 2009. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance // *Am Museum Novit.* – V. 2009. – P. 1–27.

131. Erdmann G., Otte V., Langel R., Scheu S., Maraun M. 2007. The trophic structure of bark-living oribatid mite communities analysed with stable isotopes (^{15}N , ^{13}C) indicates strong niche differentiation // *Exp Appl Acarol.* – V. 41. – P. 1–10.

132. Ermilov S.G., Anichkin A.E. 2011a. The oribatid mite families Nanhermanniidae and Lohmanniidae of Cat Tien National Park (Vietnam) // *Acarina.* – V. 19. – P. 231–241.

133. Ermilov S.G., Anichkin A.E. 2011b. The Galumnoid fauna (Acari: Oribatida) of Cat Tien National Park (Southern Vietnam) with description of two new species // *Int J Acarol.* – V. 37. – P. 85–94.

134. Ermilov S.G., Niedbała W., Anichkin A.E. 2012. Oribatid mites of Dong Nai Biosphere Reserve (= Cat Tien National Park) of southern Vietnam, with description of a new species of *Pergalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae) // *Acarina.* – V. 20. – P. 20–28.

135. Ermilov S.G.S.G., Anichkin A.E. 2013. Checklist of oribatid mites (Acari: Oribatida) from two forest plantations of southern Vietnam, including new records and description of a new species of the genus *Suctobelbata* (Suctobelbidae) // Syst Appl Acarol. – V. 18. – P. 225.
136. Erwin T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. Coleopt Bull.
137. Fábíán M. 1998. The effects of different methods of preservation on the ^{15}N concentration in *Folsomia candida* (Collembola) // Appl Soil Ecol. – V. 9. – P. 101–104.
138. Farahat A.Z. 1966. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari // Pedobiologia. – V. 6. – P. 258–268.
139. Feldhaar H., Gebauer G., Blüthgen N. 2010. Stable Isotopes: Past and future in exposing secrets of ant nutrition (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. – V. 13. – P. 3–13.
140. Ferlian O., Scheu S., Pollierer M.M. 2012. Trophic interactions in centipedes (Chilopoda, Myriapoda) as indicated by fatty acid patterns: Variations with life stage, forest age and season // Soil Biol Biochem. – V. 52. – P. 33–42.
141. Fiedler K. 1998. Geographical patterns in life-history traits of Lycaenidae butterflies: ecological and evolutionary implications // Zoology. – V. 100. – P. 336–347.
142. Finlay B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // Science. – V. 296. – P. 1061–1063.
143. Fischer B.M., Schatz H., Maraun M. 2010. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem // Exp Appl Acarol. – V. 52. – P. 221–237.
144. Fry B. 2006. Stable Isotope Ecology. Springer, New York.
145. Fujii S., Saitoh S., Takeda H. 2014. Effects of rhizospheres on the community composition of Collembola in a temperate forest // Appl Soil Ecol. – V. 83. – P. 109–115.
146. Fujikawa T. 1974. Comparison among oribatid faunas from different

microhabitats in forest floors // *Appl Entomol Zool.* – V. 9. – P. 105–114.

147. Gan H., Zak D.R., Hunter M.D. 2014. Trophic stability of soil oribatid mites in the face of environmental change // *Soil Biol Biochem.* – V. 68. – P. 71–77.

148. Gannes L.Z., O'Brien D.N., Martinez del Rio C. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments // *Ecology.* – V. 78. – P. 1271–1276.

149. Gaston K.J., Spicer J.I. 1998. Biodiversity. An introduction. Blackwell.

150. Gelwicks J.T., Risatti J.B., Hayes J.M. 1989. Carbon isotope effects associated with autotrophic acetogenesis // *Org Geochem.* – V. 14. – P. 441–446.

151. Gentry A.H. 1988. Tree species richness of upper amazonian forests // *Proc Natl Acad Sci.* – V. 85. – P. 156–159.

152. Gill R.W. 1969. Soil microarthropod abundance following old-field litter manipulation // *Ecology.* – V. 50. – P. 805–816.

153. Giller P.S. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest" // *Biodivers Conserv.* – V. 5. – P. 135–168.

154. Gladyshev M.I. 2009. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) // *J Sib Fed Univ Biol.* – V. 2. – P. 381–402.

155. Gleixner G., Danier H.J., Werner R.A., Schmidt H.L. 1993. Correlations between the ^{13}C content of primary and secondary plant products in different cell compartments and that in decomposing basidiomycetes // *Plant Physiol.* – V. 102. – P. 1287–1290.

156. Goncharov A.A., Tsurikov S.M., Potapov A.M., Tiunov A.V. 2016. Short-term incorporation of freshly fixed plant carbon into the soil animal food web: field study in a spruce forest // *Ecol Res.* – V. 31. – P. 923–933.

157. Gong X., Chen T.W., Zieger S.L., Bluhm C., Heidemann K., Schaefer I., Maraun M., Liu M., Scheu S. 2018. Phylogenetic and trophic determinants of gut microbiota in soil oribatid mites // *Soil Biol Biochem.* – V. 123. – P. 155–164.

158. Gratton C., Donaldson J., Zanden M.J. V 2008. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in northeast Iceland // *Ecosystems*. – V. 11. – P. 764–774.
159. Gravel D., Canham C.D., Beaudet M., Messier C. 2006. Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis // *Ecol Lett*. – V. 9. – P. 399–409.
160. Graves R.C. 1960. Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf fungi (Basidiomycetes: Polyporaceae) in the Chicago area // *Ann Entomol Soc Am*. – V. 53. – P. 61–78.
161. Griffiths H.M., Ashton L.A., Evans T.A., Parr C.L., Eggleton P. 2019. Termites can decompose more than half of deadwood in tropical rainforest // *Curr Biol*. – V. 29. – P. 118–119.
162. Grimaldi D.A. 1997. A fossil mantis (Insecta: Mantodea) in cretaceous amber of New Jersey: with comments on the early history of the Dictyoptera // *American Museum novitates*. – V. 3204.
163. Groc S., Delabie J.H.C., Longino J.T., Orivel J., Majer J.D., Vasconcelos H.L., Dejean A. 2010. A new method based on taxonomic sufficiency to simplify studies on Neotropical ant assemblages // *Biol Conserv*. – V. 143. – P. 2832–2839.
164. Groombridge B., Jenkins M.D. 2002. World atlas of biodiversity: Earth's living resources in the 21st century. University of California Press
165. Gunn A., Cherrett J.M. 1993. The exploitation of food resources by soil meso- and macro invertebrates // *Pedobiologia*. – V. 37. – P. 303–320.
166. Hackstein J., Van Alen T., Rosenberg J. 2006. Methane production by terrestrial arthropods. In: König H., Varma A. (eds) *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*. Springer, Berlin, p. 155–180.
167. Haq M.A. 1981. Feeding habits of ten species of oribatid mites (Acari: Oribatei) from the soils of Malabar, South India // *Indian J Acarol*. – V. 6. – P. 39–50.
168. Haq M.A., Prabhoo N.R. 1976. Observations on the feeding habits of oribatid mites from the soils of Kerala (Acarina: Cryptostigmata) –

panphythophages // Entomon. – V. 1. – P. 133–137.

169. Hasegawa M., Ito M.T., Yoshida T., Seino T., Chung A.Y.C., Kitayama K. 2014. The effects of reduced-impact logging practices on soil animal communities in the Deramakot Forest Reserve in Borneo // Appl Soil Ecol. – V. 83. – P. 13–21.

170. Hättenschwiler S., Tiunov A. V., Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. – V. 36. – P. 191–218.

171. Heidemann K., Scheu S., Ruess L., Maraun M. 2011. Molecular detection of nematode predation and scavenging in oribatid mites: Laboratory and field experiments // Soil Biol Biochem. – V. 43. – P. 2229–2236.

172. Heneghan L., Coleman D.C., Zou X., Crossley D.A., Haines B.L. 1999. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate // Ecology. – V. 80. – P. 1873–1882.

173. Herrera L.G., Gutierrez E., Hobson K.A., Altube B., Díaz W.G., Sánchez-Cordero V. 2002. Sources of assimilated protein in five species of new world frugivorous bats // Oecologia. – V. 133. – P. 280–287.

174. Hewitt P.H., Van der Westhuizen M.C., Van der Linde T.C.D.K., Adam R.A. 1987. Acetylene reduction by the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen) // J Entomol Soc South Afr. – V. 50. – P. 513–520.

175. Hietz P., Wanek W., Wania R., Nadkarni N.M. 2002. Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition // Oecologia. – V. 131. – P. 350–355.

176. Higashi M., Abe T., Burns T.P. 1992. Carbon-nitrogen balance and termite ecology // Proc R Soc B Biol Sci. – V. 249. – P. 303–308.

177. Hill J.L., Hill R.A. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories // Prog Phys Geogr. – V. 25. – P. 326–354.

178. Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity

gradient // *Am Nat.* – V. 163. – P. 192–211.

179. HilleRisLambers J., Adler P.B., Harpole W.S., Levine J.M., Mayfield M.M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory // *Annu Rev Ecol Evol Syst.* – V. 43. – P. 227–248.

180. Hishi T., Fujimaki R., McGonigle T.P., Takeda H. 2008. Relationships among fine roots, fungal hyphae and soil microarthropods among different soil microhabitats in a temperate coniferous forest of *Chamaecyparis obtusa* // *Eur J Soil Biol.* – V. 44. – P. 473–477.

181. Hobbie E.A., Colpaert J. V. 2004. Nitrogen availability and mycorrhizal colonization influence water use efficiency and carbon isotope patterns in *Pinus sylvestris* // *New Phytol.* – V. 164. – P. 515–525.

182. Hobbie E.A., Macko S.A., Shugart H.H. 1999. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence // *Oecologia.* – V. 118. – P. 353–360.

183. Hobbie E.A., Rygiewicz P.T., Johnson M.G., Moldenke A.R. 2007. ^{13}C and ^{15}N in microarthropods reveal little response of Douglas-fir ecosystems to climate change // *Glob Chang Biol.* – V. 13. – P. 1386–1397.

184. Hobbie E.A., Weber N.S., Trappe J.M. 2001. Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: The isotopic evidence // *New Phytol.* – V. 150. – P. 601–610.

185. Högberg P. 1997. Tansley review No. 95: ^{15}N natural abundance in soil-plant systems // *New Phytol.* – V. 137. – P. 179–203.

186. Högberg P. 1990. Forests losing large quantities of nitrogen have elevated $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios // *Oecologia.* – V. 84. – P. 229–231.

187. Högberg P., Nordgren A., Buchmann N., Taylor A.F.S., Ekblad A., Högberg M.N., Nyberg G., Ottosson-Löfvenius M., Read D.J. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration // *Nature.* – V. 411. – P. 789–792.

188. Hogberg P., Plamboeck A.H., Taylor A.F.S., Fransson P.M.A. 2002. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in

mycorrhizal fungi in mixed forests // Proc Natl Acad Sci. – V. 96. – P. 8534-8539.

189. Holt J.A., Lepage M. 2000. Termites and soil properties. In: Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Springer Netherlands, p. 389–407.

190. Hopkins D.W., Chudek J.A., Bignell D.E., Frouz J., Webster E.A., Lawson T. 1998. Application of ^{13}C NMR to investigate the transformations and biodegradation of organic materials by wood- and soil-feeding termites, and a coprophagous litter-dwelling dipteran larva // Biodegradation. – V. 9. – P. 423–431.

191. Hubbell S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton and Oxford.

192. Hubert J., Žilová M., Pekár S. 2001. Feeding preferences and gut contents of three panphytophagous oribatid mites (Acari: Oribatida) // Eur J Soil Biol. – V. 37. – P. 197–208.

193. Hutchinson G. 1957. Concluding remarks: cold spring harbor symposia on quantitative biology. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Yale University, New Haven, p. 66–77.

194. Hutchinson G.E. 1961. The paradox of the plankton // Am Nat. – V. 95. – P. 137–145.

195. Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // Am Nat. – V. 93. – P. 145–159.

196. Hyodo F., Azuma J.I., Abe T. 1999. Estimation of effect of passage through the gut of a lower termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, on lignin by solid-state CP/MAS ^{13}C NMR // Holzforschung. – V. 53. – P. 244–246.

197. Hyodo F., Inoue T., Azuma J.I., Tayasu I., Abe T. 2000. Role of the mutualistic fungus in lignin degradation in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera; Macrotermitinae) // Soil Biol Biochem. – V. 32. – P. 653-658.

198. Hyodo F., Tayasu I., Inoue T., Azuma J.I., Kudo T., Abe T. 2003. Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae: Isoptera) // Funct Ecol. – V. 17. –

P. 186-193.

199. Hyodo F., Tayasu I., Konaté S., Tondoh J.E., Lavelle P., Wada E. 2008. Gradual enrichment of ^{15}N with humification of diets in a below-ground food web: Relationship between ^{15}N and diet age determined using ^{14}C // *Funct Ecol.* – V. 22. – P. 516–522.

200. Illig J., Langel R., Norton R.A., Scheu S., Maraun M. 2005. Where are the decomposers? Uncovering the soil food web of a tropical montane rain forest in southern Ecuador using stable isotopes (^{15}N) // *J Trop Ecol.* – V. 21. – P. 589–593.

201. Inoue T., Kitade O., Yoshimura T., Yamaoka I. 2000. Symbiotic associations with protists. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 275-288.

202. Inward D., Beccaloni G., Eggleton P. 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches // *Biol Lett.* – V. 3. – P. 331–335.

203. Jablonski D., Belanger C.L., Berke S.K., Huang S., Krug A.Z., Roy K., Tomasovych A., Valentine J.W. 2013. Out of the tropics, but how? Fossils, bridge species, and thermal ranges in the dynamics of the marine latitudinal diversity gradient // *Proc Natl Acad Sci USA.* – V. 110. – P. 10487–10494.

204. Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // *J Anim Ecol.* – V. 80. – P. 595–602.

205. Jacob U., Mintenbeck K., Brey T., Knust R., Beyer K. 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment // *Mar Ecol Prog Ser.* – V. 287. – P. 251–253.

206. Jacot A.P. 1930. Oribatid mites of the subfamily Phthiracarinae of the northeastern United States // *Proc Bost Soc Nat Hist.* – V. 39. – P. 209–261.

207. Jaffe K., Ramos C., Issa S. 1995. Trophic interactions between ants

and termites that share common nests // Ann Entomol Soc Am. – V. 88. – P. 328–333.

208. Jiang X., Xiong J., Song Z., Morse J.C., Jones F.C., Xie Z. 2013. Is coarse taxonomy sufficient for detecting macroinvertebrate patterns in floodplain lakes? // Ecol Indic. – V. 27. – P. 48–55.

209. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. – V. 69. – P. 373–386.

210. Jones D.T., Gathorne-Hardy F. 1995. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo // Insectes Soc. – V. 42. – P. 359–369.

211. Josens G. 1972. Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire).

212. Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J., Lavelle P., Lepage M. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops // Appl Soil Ecol. – V. 32. – P. 153–164.

213. Judas M. 1988. The species-area relationship of European Lumbricidae (Annelida, Oligochaeta) // Oecologia. – V. 76. – P. 579–587.

214. Juen A., Traugott M. 2007. Revealing species-specific trophic links in soil food webs: molecular identification of scarab predators // Mol Ecol. – V. 16. – P. 1545–1557.

215. Kambhampati S., Eggleton P. 2000. Taxonomy and phylogeny of termites. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 1–23.

216. Kaneko N. 1988. Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan // Rev d'Ecologie, Biol du Sol. – V. 25. – P. 353–363.

217. Khalil M.A., Rasmussen R.A., French J.R.J., Holt J.A. 1990. The influence of termites on atmospheric trace gases: CH₄, CO₂, CHCl₃, N₂O, CO, H₂, and light hydrocarbons // J Geophys Res Atmos. – V. 95. – P. 3619–3634.

218. Khokhlova O.S., Myakshina T.N., Kuznetsov A.N., Gubin S.V. 2017.

Morphogenetic features of soils in the Cat Tien National Park, southern Vietnam // Eurasian Soil Sci. – V. 50. – P. 158–175.

219. King J.R. 2016. Where do eusocial insects fit into soil food webs? // Soil Biol Biochem. – V. 102. – P. 55–62.

220. Kjøller A., Struwe S., Kjøller A. 1982. Microfungi in ecosystems: fungal occurrence and activity in litter and soil // Oikos. – V. 39. – P. 391.

221. Klironomos J.N., Kendrick B. 1995. Relationships among microarthropods, fungi, and their environment // Plant Soil. – V. 170. – P. 183–197.

222. Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Tiunov A.V. 2014. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // Rapid Commun Mass Spectrom. – V. 28. – P. 1303–1311.

223. Korotkevich A.Y., Potapov A.M., Tiunov A. V., Kuznetsova N.A. 2018. Collapse of trophic-niche structure in belowground communities under anthropogenic disturbance // Ecosphere. – V. 9. – P. 25–28.

224. Krab E.J., Van Logtestijn R.S.P., Cornelissen J.H.C., Berg M.P. 2012. Reservations about preservations: storage methods affect $\delta^{13}\text{C}$ signatures differently even in closely related soil fauna // Methods Ecol Evol. – V. 3. – P. 138–144.

225. Krzycki J.A., Kenealy W.R., Deniro M.J., Zeikus J.G. 1987. Stable carbon isotope fractionation by *Methanosarcina barkeri* during methanogenesis from acetate, methanol, or carbon dioxide-hydrogen // Appl Environ Microbiol. – V. 53. – P. 2597–2599.

226. Kudrin A.A., Tsurikov S.M., Tiunov A.V. 2015. Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis // Soil Biol Biochem. – V. 86. – P. 193–200.

227. Kuzyakov Y., Domanski G. 2000. Carbon input by plants into the soil. Review // J Plant Nutr Soil Sci. – V. 163. – P. 421–431.

228. Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects // Soil Biol Biochem. – V. 32. – P. 1485–1498.

229. La Fage J.P., Nutting W.L. 1978. Nutrient dynamics of termites // *Int Biol Program*.
230. Labandeira C.C., Phillips T.L., Norton R.A. 1997. Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic Coal-Swamp Forests // *Palaios*. – V. 12. – P. 319–353.
231. Lagerlöf J., Maribie C., Muturi John J. 2017. Trophic interactions among soil arthropods in contrasting land-use systems in Kenya, studied with stable isotopes // *Eur J Soil Biol.* – V. 79. – P. 31–39.
232. Laurentiaux D. 1951. Le problème des blattes paléozoïques a ovipositeur externe // *Ann Paléontologie*. – V. 37. – P. 187–194.
233. Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O., Dhillon S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem // *Eur J Soil Biol.* – V. 33. – P. 159–193.
234. Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M., Allgeier J.E. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation // *Ecol Lett.* – V. 10. – P. 937–944.
235. Legendre F., Whiting M.F., Bordereau C., Cancellato E.M., Evans T.A., Grandcolas P. 2008. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors // *Molecular phylogenetics and evolution*. – V. 48, № 2. – P. 615–627.
236. Lepage M., Abbadie L., Mariotti A. 1993. Food habits of sympatric termite species (Isoptera, Macrotermitinae) as determined by stable carbon isotope analysis in a Guinean savanna (Lamto, Côte d'Ivoire) // *J Trop Ecol.* – V. 9. – P. 303–311.
237. Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S.E., Höglberg P., Stenlid J., Finlay R.D. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest // *New Phytol.* – V. 173. – P. 611–620.
238. Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: An integral and

influential component of the Earth's biosphere // *Ecosystems*. – V. 13. – P. 612–627.

239. Lindo Z., Winchester N.N. 2006. A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees // *Pedobiologia*. – V. 50. – P. 31–41.

240. Lindquist E.E. 1984. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida, with consequent implications for their classification. In: Griffith D.A., Bowman C.E. (eds) *Acarology VI*. Ellis Horwood Publisher, Chichester, p. 28–62.

241. Litton C.M., Raich J.W., Ryan M.G. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems // *Glob. Chang. Biol.* – V. 13. – P. 2089–2109.

242. Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science*. – V. 294. – P. 804–808.

243. Losos J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species // *Ecol Lett.* – V. 11. – P. 995–1003.

244. Lüscher M. 1961. Air-conditioned termite nests // *Sci Am.* – V. 205. – P. 138–147.

245. Luxton M. 1991. Seasonal and spatial variation in food intake by the oribatid mites of a beech woodland soil. In: Schuster R., Murphey P.W. (eds) *The acari: reproduction, development and life history strategies*. Chapman and Hall, New York, p. 459–471.

246. Luxton M. 1979. Food and energy processing by oribatid mites // *Rev d'Ecologie Biol du Sol*. – V. 16. – P. 103–111.

247. Luxton M. 1966. Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh acarina, with notes on their behavior // *Acarologia*. – V. 8. – P. 163–175.

248. Luxton M. 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech

wood soil // *Pedobiologia*. – V. 12. – P. 434–463.

249. MacFadyen A. 1962. Soil Arthropod Sampling // *Adv Ecol Res*. – V. 1. – P. 1–34.

250. Machida M., Kitade O., Miura T., Matsumoto T. 2001. Nitrogen recycling through proctodeal trophallaxis in the Japanese damp-wood termite *Hodotermopsis japonica* (Isoptera, Termopsidae) // *Insectes Soc.* – V. 48. – P. 52–56.

251. MacKinnon J., MacKinnon K. 1986. Review of the protected areas system in the Afrotropical Realm. Stephen Austin & Sons Ltd. Hertford, England, p. 259

252. Magilton M., Maraun M., Emmerson M., Caruso T. 2019. Oribatid mites reveal that competition for resources and trophic structure combine to regulate the assembly of diverse soil animal communities // *Ecol Evol.* – P. 1–11.

253. Mannion P.D., Upchurch P., Benson R.B.J., Goswami A. 2014. The latitudinal biodiversity gradient through deep time // *Trends Ecol. Evol.* – V. 29. – P. 42–50.

254. Maraun M., Alphei J., Beste P., Bonkowski M., Buryn R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S. 2001. Indirect effects of carbon and nutrient amendments on the soil meso- and microfauna of a beechwood // *Biol Fertil Soils*. – V. 34. – P. 222–229.

255. Maraun M., Erdmann G., Fischer B.M., Pollierer M.M., Norton R.A., Schneider K., Scheu S. 2011. Stable isotopes revisited: Their use and limits for oribatid mite trophic ecology // *Soil Biol Biochem.* – V. 43. – P. 877–882.

256. Maraun M., Hermann M., Migge S., Theenhaus A., Scheu S. 2003. Adding to "the enigma of soil animal diversity": fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates // *Eur J Soil Biol.* – V. 39. – P. 85–95.

257. Maraun M., Illig J., Sandmann D., Krashevskaya V., Norton R.A., Scheu S. 2008. Fauna: composition and function. In: *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 181–192.

258. Maraun M., Migge S., Schaefer M., Scheu S. 1998a. Selection of microfungal food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari) from two different beech forests // *Pedobiologia*. – V. 42. – P. 232–240.
259. Maraun M., Schatz H., Scheu S. 2007. Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites // *Ecography (Cop)*. – V. 30. – P. 209–216.
260. Maraun M., Scheu S. 2000. The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research // *Ecography (Cop)*. – V. 23. – P. 374–382.
261. Maraun M., Visser S., Scheu S. 1998b. Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance // *Appl Soil Ecol.* – V. 9. – P. 175–181.
262. Mariotti A., Germon J.C., Hubert P., Kaiser P., Letolle R., Tardieux A., Tardieux P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: Some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes // *Plant Soil*. – V. 62. – P. 413–430.
263. Martin M.M. 1979. Biochemical implications of insect mycophagy // *Biological reviews*. – V. 54. – № 1. – P. 1–21.
264. Martin M.M., Martin J.S. 1978. Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: the role of acquired digestive enzymes // *Science*. – V. 199. – P. 1453–1455.
265. Martínez Del Rio C., Wolf N., Carleton S.A., Gannes L.Z. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biol Rev.* – V. 84. – P. 91–111.
266. Matsumoto T., Abe T. 1979. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia - II. Leaf litter consumption on the forest floor // *Oecologia*. – V. 38. – P. 261–274.
267. Mayor J.R., Schuur E.A.G., Henkel T.W. 2009. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes // *Ecol Lett.* – V. 12. – P. 171–183.
268. McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C. 2003.

Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. – V. 102. – P. 378–390.

269. McMahan E.A. 1982. Bait-and-capture strategy of a termite-eating assassin bug // *Insectes Soc.* – V. 29. – P. 346–351.

270. Meier F.A., Scherrer S., Honegger R. 2002. Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola* // *Biol J Linn Soc.* – V. 76. – P. 259–268.

271. Melguizo-Ruiz N., Jiménez-Navarro G., Zieger S.L., Maraun M., Scheu S., Moya-Laraño J. 2017. Complex effects of precipitation and basal resources on the trophic ecology of soil oribatid mites: Implications for stable isotope analysis // *Eur J Soil Biol.* – V. 82. – P. 98–107.

272. Mikola J., Bardgett R.D., Hedlund K. 2002. Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford, p. 169–180.

273. Mikola J., Sulkava P. 2001. Responses of microbial-feeding nematodes to organic matter distribution and predation in experimental soil habitat // *Soil Biol Biochem.* – V. 33. – P. 811–817.

274. Minagawa M., Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains; Further evidence and the relation between delta ^{15}N and animal age // *Geochim Cosmochim Acta.* – V. 48. – P. 1135–1140.

275. Minor M.A., Ermilov S.G., Tiunov A. V. 2017. Taxonomic resolution and functional traits in the analysis of tropical oribatid mite assemblages // *Exp Appl Acarol.* – V. 73. – P. 365–381.

276. Mitchell M., Parkinson D. 1976. Fungal feeding of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil // *Ecology.* – V. 57. – P. 302–312.

277. Miyake Y., Wada E. 1967. The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments // *Rec Oceanogr Work Japan.* – V. 9. – P. 37–53.

278. Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., de Ruiter P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity // *Ecol Lett.* – V. 7. – P. 584–600.
279. Moore J.C., de Ruiter P.C. 1997. Compartmentalization of resource utilization within soil ecosystems. In: Gange A.C., Brown V.K. (eds) *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science, Oxford, p. 375–393.
280. Moreau C.S., Bell C.D. 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: Phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants // *Evolution* (NY). – V. 67. – P. 2240–2257.
281. Moskacheva E.A. 1973. On depth of soil inhabiting with oribatids (Acariformes, Oribatei) // *Zool Zhurnal.* – V. 46. – P. 1400–1405.
282. Muraoka M., Ishibashi N. 1976. Nematode-feeding mites and their feeding behavior // *Appl Entomol Zool.* – V. 11. – P. 1–7.
283. Nadelhoffer K.F., Fry B. 1988. Controls on natural Nitrogen-15 and Carbon-13 abundances in forest soil organic matter // *Soil Sci Soc Am J.* – V. 52. – P. 1633–1640.
284. Neufeld J.D., Mohn W.W. 2005. Unexpectedly high bacterial diversity in arctic tundra relative to boreal forest soils, revealed by serial analysis of ribosomal sequence tags // *Appl Environ Microbiol.* – V. 71. – P. 5710–5718.
285. Nielsen U.N., Osler G.H.R., Campbell C.D., Neilson R., Burslem D.F.R.P., van der Wal R. 2010. The enigma of soil animal species diversity revisited: The role of small-scale heterogeneity // *PLoS One.* – V. 5. – № 7. – P. e11567
286. Norton R.A. 1983. Redefinition of *Mochloribatula* (Acari, Mochlozetidae), with new species, recombinations, and notes on plant associations // *Acarologia.* – V. 24. – P. 449–464.
287. Norton R.A. 1998. Morphological evidence for the evolutionary origin of Astigmata (Acari: Acariformes) // *Exp Appl Acarol.* – V. 22. – P. 559–594.

288. Norton R.A., Alberti G. 1997. Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida). 3. Evolutionary and ecological aspects // *Zoologica*. – V. 146. – P. 115–143.
289. Norton R.A., Behan-Pelletier V.M. 1991. Calcium carbonate and calcium oxalate as cuticular hardening agents in oribatid mites (Acari: Oribatida) // *Can J Zool*. – V. 69. – P. 1504–1511.
290. Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E., O'Connor B.M. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch D., Ebbert M. (eds) *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman and Hall, New York, p. 8–99.
291. Odelson D.A., Breznak J.A. 1983. Volatile fatty acid production by the hindgut microbiota of xylophagous termites // *Appl Environ Microbiol*. – V. 45. – P. 1602–1613.
292. Ohkubo N., Aoki J., Hu S. 1993. Oribatid mites from tropical forests of Yunnan Province in China. III. Family Oppiidae (Part 1) // *J Acarol Soc Japan*. – V. 2. – P. 83–90.
293. Okuzaki Y., Tayasu I., Okuda N., Sota T. 2009. Vertical heterogeneity of a forest floor invertebrate food web as indicated by stable-isotope analysis // *Ecol Res*. – V. 24. – P. 1351–1359.
294. Oliver I., Beattie A.J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study // *Conserv Biol*. – V. 10. – P. 99–109.
295. Ostle N., Briones M.J.I., Ineson P., Cole L., Staddon P., Sleep D. 2007. Isotopic detection of recent photosynthate carbon flow into grassland rhizosphere fauna // *Soil Biol Biochem*. – V. 39. – P. 768–777.
296. Paetzold A., Lee M., Post D.M. 2008. Marine resource flows to terrestrial arthropod predators on a temperate island: The role of subsidies between systems of similar productivity // *Oecologia*. – V. 157. – P. 653–659.
297. Paetzold A., Schubert C.J., Tockner K. 2005. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects // *Ecosystems*. – V. 8. – P. 748–759.

298. Paoletti M.G., Osler G.H.R., Kinnear A., Black D.G., Thomson L.J., Tsitsilas A., Sharley D., Judd S., Neville P., D'Inca A. 2007. Detritivores as indicators of landscape stress and soil degradation // *Aust J Exp Agric.* – V. 47. – P. 412-423.
299. Parmelee R.W., Ehrenfeld J.G., Tate R.L. 1993. Effects of pine roots on microorganisms, fauna, and nitrogen availability in two soil horizons of a coniferous forest spodosol // *Biol Fertil Soils.* – V. 15. – P. 113–119.
300. Perdomo G., Evans A., Maraun M., Sunnucks P., Thompson R. 2012. Mouthpart morphology and trophic position of microarthropods from soils and mosses are strongly correlated // *Soil Biol Biochem.* – V. 53. – P. 56–63.
301. Pester M., Brune A. 2007. Hydrogen is the central free intermediate during lignocellulose degradation by termite gut symbionts // *ISME J.* – V. 1. – P. 551–565.
302. Petersen H., Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // *Oikos.* – V. 39. – P. 288.
303. Peterson A.T., Soberón J., Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time // *Science.* – V. 285. – P. 1265–1267.
304. Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annu Rev Ecol Syst.* – V. 18. – P. 293–320.
305. Pik A.J., Oliver I., Beattie A.J. 1999. Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates // *Austral Ecol.* – V. 24. – P. 555–562.
306. Pokarjevsky V. 1985. Data on the soil invertebrate community structures of the tropical system, Central Vietnam // *Proc study Trop Ecosyst.* – P. 25–27.
307. Pokarzhevskii A.D., Van Straalen N.M., Zaboev D.P., Zaitsev A.S. 2003. Microbial links and element flows in nested detrital food-webs // *Pedobiologia.* – V. 47. – P. 213–224.
308. Pollierer M.M., Dyckmans J., Scheu S., Haubert D. 2012. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ¹³C fatty acid analysis // *Funct Ecol.* – V. 26. – P. 978–990.

309. Pollierer M.M., Langel R., Körner C., Maraun M., Scheu S. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs // *Ecol Lett.* – V. 10. – P. 729–736.
310. Pollierer M.M., Langel R., Scheu S., Maraun M. 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // *Soil Biol Biochem.* – V. 41. – P. 1221–1226.
311. Ponsard S., Arditì R. 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? // *Ecology.* – V. 81. – P. 852–864.
312. Post D.M. 2002. Using Stable Isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions // *Ecology.* – V. 83. – P. 703–718.
313. Potapov A.A., Semenina E.E., Korotkevich A.Y., Kuznetsova N.A., Tiunov A. V. 2016a. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // *Soil Biol Biochem.* – V. 101. – P. 20–31.
314. Potapov A.M., Goncharov A.A., Semenina E.E., Korotkevich A.Y., Tsurikov S.M., Rozanova O.L., Anichkin A.E., Zuev A.G., Samoylova E.S., Semenyuk I.I., Yevdokimov I. V., Tiunov A. V. 2017. Arthropods in the subsoil: Abundance and vertical distribution as related to soil organic matter, microbial biomass and plant roots // *Eur J Soil Biol.* – V. 82. – P. 88–97.
315. Potapov A.M., Goncharov A.A., Tsurikov S.M., Tully T., Tiunov A.V. 2016b. Assimilation of plant-derived freshly fixed carbon by soil collembolans: Not only via roots? // *Pedobiologia.* – V. 59. – P. 189–193.
316. Potapov A.M., Scheu S., Tiunov A. V. 2019a. Trophic consistency of supraspecific taxa in belowground invertebrate communities. *Funct Ecol.* In press.
317. Potapov A.M., Semenina E.E., Kurakov A.V., Tiunov A.V. 2013. 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) // *Ecol Res.* – V. 28. – P. 1069–1079.
318. Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S. 2019b. Uncovering trophic

positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biol Rev.* – V. 94. – P. 37–59.

319. Potrikus C.J., Breznak J.A. 1981. Gut bacteria recycle uric acid nitrogen in termites: A strategy for nutrient conservation // *Proc Natl Acad Sci.* – V. 78. – P. 4601–4605.

320. Potthoff M., Loftfield N., Buegger F., Wick B., John B., Joergensen R.G., Flessa H. 2003. The determination of $\delta^{13}\text{C}$ in soil microbial biomass using fumigation-extraction // *Soil Biol Biochem.* – V. 35. – P. 947–954.

321. Proctor H.C., Montgomery K.M., Rosen K.E., Kitching R.L. 2002. Are tree trunks habitats or highways? A comparison of oribatid mite assemblages from hoop-pine bark and litter // *Aust J Entomol.* – V. 41. – P. 294–299.

322. R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

323. Rahbek C., Graves G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness // *Proc Natl Acad Sci USA.* – V. 98. – P. 4534–4539.

324. Renker C., Otto P., Schneider K., Zimdars B., Maraun M., Buscot F. 2005. Oribatid mites as potential vectors for soil microfungi: Study of mite-associated fungal species // *Microb Ecol.* – V. 50. – P. 518–528.

325. Riha G. 1951. Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden // *Zool Jahrbücher Abteilung für Syst Geogr und Biol der Tiere.* – V. 80. – P. 407–450.

326. Rihani M., Cancela Da Fonseca J.P., Kiffer E. 1995. Decomposition of beech leaf litter by microflora and mesofauna. II. Food preferences and action of oribatid mites on different substrates // *Eur J Soil Biol.* – V. 31. – P. 67–79.

327. Rockett C.L., Woodring J.P. 1966. Oribatid mites as predators of soil nematodes // *Ann Entomol Soc Am.* – V. 59. – P. 669–671.

328. Roisin Y. 2000. Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 95–119.

329. Rolland J., Condamine F.L., Beeravolu C.R., Jiguet F., Morlon H. 2015. Dispersal is a major driver of the latitudinal diversity gradient of Carnivora //

Glob Ecol Biogeogr. – V. 24. – P. 1059–1071.

330. Rooney N., McCann K., Gellner G., Moore J.C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature*. – V. 442. – № 7100. – P. 265

331. Rosenzweig M.L. 1992. Species diversity gradients: We know more and less than we thought // *J Mammal*. – V. 73. – P. 715–730.

332. Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.

333. Rouland-Lefèvre C. 2000. Symbiosis with fungi. In: Abe T., Bignell D.E., Higashi M. (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 289–306.

334. Rozanova O.L., Tsurikov S.M., Tiunov A.V., Semenina E.E. 2019. Arthropod rain in a temperate forest: Intensity and composition // *Pedobiologia*. – V. 75. – P. 52–56.

335. Ruess L., Chamberlain P.M. 2010. The fat that matters: Soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature // *Soil Biol Biochem*. – V. 42. – P. 1898–1910.

336. Sands W.A. 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian region // *Bull Br Museum (Natural Hist Entomol Suppl)*. – V. 4. – P. 1–172.

337. Schaefer I., Norton R.A., Scheu S., Maraun M. 2010. Arthropod colonization of land – Linking molecules and fossils in oribatid mites (Acari, Oribatida) // *Mol Phylogenet Evol*. – V. 57. – P. 113–121.

338. Scheu S. 2002. The soil food web: structure and perspectives // *Eur J Soil Biol*. – V. 38. – P. 11–20.

339. Scheu S., Drossel B. 2007. Sexual reproduction prevails in a world of structured resources in short supply // *Proc R Soc B Biol Sci*. – V. 274. – P. 1225–1231.

340. Scheu S., Falca M. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-

and a mesofauna-dominated community // *Oecologia*. – V. 123. – P. 285–296.

341. Scheu S., Illig J., Eissfeller V., Krashevskaya V., Maraun M. 2008. The soil fauna of a tropical mountain rain forest in south Ecuador: Structure and functioning // *Trop Mt For Patterns Process a Biodivers Hotspots*. – V. 2. – P. 79–96.

342. Scheu S., Simmerling F. 2004. Growth and reproduction of fungal feeding Collembola as affected by fungal species, melanin and mixed diets // *Oecologia*. – V. 139. – P. 347–353.

343. Schmidt O., Curry J.P., Dyckmans J., Rota E., Scrimgeour C.M. 2004. Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources // *Pedobiologia*. – V. 48. – P. 171–180.

344. Schmidt O., Scrimgeour C.M., Handley L.L. 1997. Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field // *Soil Biol Biochem*. – V. 29. – P. 1301–1308.

345. Schneider K., Maraun M. 2005. Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiacea”) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari) // *Pedobiologia*. – V. 49. – P. 61–67.

346. Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M. 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): Evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Soil Biol Biochem*. – V. 36. – P. 1769–1774.

347. Schneider K., Renker C., Maraun M. 2005. Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi // *Mycorrhiza*. – V. 16. – P. 67–72.

348. Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities: Research on how similar species divide resources helps // *Science*. – V. 185. – P. 27–39.

349. Schulz E., Scheu S. 1994. Oribatid mite mediated changes in litter decomposition: model experiments with ^{14}C -labelled holocellulose // *Pedobiologia*. – V. 38. – P. 344–352.

350. Schuster R. 1956. Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden // Zeitschrift für Morphol und Ökologie der Tiere. – V. 45. – P. 1–33.
351. Schuurman G. 2006. Termite diets in dry habitats of the Okavango Delta region of northern Botswana: A stable carbon isotope analysis // Sociobiology. – V. 47. – № 2. – P. 373–390.
352. Schyra J., Scheu S., Korb J. 2018. Cryptic niche differentiation in West African savannah termites as indicated by stable isotopes // Ecol Entomol. – V. 44. – № 2. – P. 190–196.
353. Semenyuk I., Tiunov A.V., Golovatch S. 2011. Structure of mandibles in relation to trophic niche differentiation in a tropical millipede community // Int J Myriap. – V. 6. – P. 37–49.
354. Setälä H., Huhta V. 1991. Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor // Ecology. – V. 72. – P. 665–671.
355. Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // Proc R Soc B Biol Sci. – V. 273. – P. 1–9.
356. Siepel H. 1990. Niche relationships between two panphytophagous soil mites, *Nothrus silvestris* Nicolet (Acari, Oribatida, Nothridae) and *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acari, Oribatida, Camisiidae) // Biol Fertil Soils. – V. 9. – P. 139–144.
357. Siepel H., de Ruiter-Dijkman E.M. 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities // Soil Biol Biochem. – V. 25. – P. 1491–1497.
358. Sime K.R., Brower A.V.Z. 1998. Explaining the latitudinal gradient anomaly in ichneumonid species richness: Evidence from butterflies // J Anim Ecol. – V. 67. – P. 387–399.
359. Simroth H. 1891. Die entstehung der landtiere: ein biologischer versuch. Leipzig.

360. Slaytor M., Chappell D.J. 1994. Nitrogen metabolism in termites // *Comp Biochem Physiol.* – V. 107. – P. 1–10.
361. Sleaford F., Bignell D.E., Eggleton P. 1996. A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon // *Ecol Entomol.* – V. 21. – P. 57–72.
362. Smith I., Lindquist E.E., Behan-Pelletier V.M. 1998. Mites (Acari) Introduction. In: Smith I., Scudder G. (eds) *Assessment of species diversity in the Montane Cordillera Ecozone. Ecological Monitoring and Assessment Network*, Burlington.
363. Smrž J. 1992. Some adaptive features in the microanatomy of moss-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida) with respect to their ontogenetical development // *Pedobiologia.* – V. 36. – P. 306–320.
364. Smrž J., Čatská V. 2010. Mycophagous mites and their internal associated bacteria cooperate to digest chitin in soil // *Symbiosis.* – V. 52. – P. 33–40.
365. Smrž J., Norton R.A. 2004. Food selection and internal processing in *Archegozetes longisetosus* (Acari: Oribatida) // *Pedobiologia.* – V. 48. – P. 111–120.
366. Smrž J., Soukalová H., Čatská V., Hubert J. 2016. Feeding patterns of *Tyrophagus putrescentiae* (Sarcoptiformes: Acaridae) indicate that mycophagy is not a single and homogeneous category of nutritional biology // *J Insect Sci.* – V. 16. – № 1. – P. 94.
367. Snaddon J.L., Turner E.C., Fayle T.M., Khen C. V., Eggleton P., Foster W.A. 2012. Biodiversity hanging by a thread: The importance of fungal litter-trapping systems in tropical rainforests // *Biol Lett.* – V. 8. – P. 397–400.
368. Sodhi N.S., Koh L.P., Brook B.W., Ng P.K.L. 2004. Southeast Asian biodiversity: An impending disaster // *Trends Ecol. Evol.* – V. 19. – P. 654–660.
369. Stanton N.L. 1979. Patterns of species diversity in the temperate and tropical litter mites // *Ecology.* – V. 60. – P. 295–304.
370. Steffan S.A., Chikaraishi Y., Currie C.R., Horn H., Gaines-Day H.R.,

Pauli J.N., Zalapa J.E., Naohiko O. 2015. Microbes are trophic analogs of animals // *Proc Natl Acad Sci.* – V. 112. – P. 15119–15124.

371. Stewart G.R., Schmidt S., Handley L.L., Turnbull M.H., Erskine P.D., Joly C.A. 1995. ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition // *Plant Cell Environ.* – V. 18. – P. 85–90.

372. Stork N.E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation // *Biol J Linn Soc.* – V. 35. – P. 321–337.

373. Struck U., Altenbach A. V., Gaulke M., Glaw F. 2002. Tracing the diet of the monitor lizard *Varanus mabitang* by stable isotope analyses ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$) // *Naturwissenschaften.* – V. 89. – P. 470–473.

374. Subías, L. S. 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758-2002) // *Graellsia.* – V. 60. – P. 3–305.

375. Sugimoto A., Wada E. 1993. Carbon isotopic composition of bacterial methane in a soil incubation experiment: Contributions of acetate and CO_2/H_2 // *Geochim Cosmochim Acta.* – V. 57. – P. 4015–4027.

376. Swift M., Heal O., Anderson J. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Volume 5. University of California Press, Berkeley.

377. Tayasu I. 1998. Use of carbon and nitrogen isotope ratios in termite research // *Ecol Res.* – V. 13. – P. 377–387.

378. Tayasu I., Abe T., Eggleton P., Bignell D. 1997. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. // *Ecol Entomol.* – V. 22. – P. 343–351.

379. Tayasu I., Hyodo F., Takematsu Y., Sugimoto A., Inoue T., Kirtibutr N., Abe T. 2000. Stable isotope ratios and uric acid preservation in termites belonging to three feeding habits in Thailand // *Isotopes Environ Health Stud.* – V. 36. – P. 259–272.

380. Tayasu I., Inoue T., Miller L.R., Sugimoto A., Takeichi S., Abe T. 1998. Confirmation of soil-feeding termites (Isoptera; Termitidae; Termitinae) in

Australia using stable isotope ratios // *Funct Ecol.* – V. 12. – P. 536–542.

381. Tayasu I., Nakamura T., Oda H., Hyodo F., Takematsu Y., Abe T. 2002. Termite ecology in a dry evergreen forest in Thailand in terms of stable ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and radio (^{14}C , ^{137}Cs and ^{210}Pb) isotopes // *Ecol Res.* – V. 17. – P. 195–206.

382. Tayasu I., Sugimoto A., Wada E., Abe T. 1994. Xylophagous termites depending on atmospheric nitrogen // *Naturwissenschaften.* – V. 81. – P. 229–231.

383. Terlizzi A., Anderson M.J., Bevilacqua S., Frascchetti S., Włodarska-Kowalczyk M., Ellingsen K.E. 2009. Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? // *Divers Distrib.* – V. 15. – P. 450–458.

384. Terlizzi A., Bevilacqua S., Frascchetti S., Boero F. 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise // *Mar Pollut Bull.* – V. 46. – P. 556–561.

385. Thorne B.L., Grimaldi D.A., Krishna K. 2000. Early fossil history of the termites. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* Springer Netherlands, p. 77–93.

386. Tibbets T.M., Wheelless L.A., Martínez Del Rio C. 2008. Isotopic enrichment without change in diet: An ontogenetic shift in $\delta^{15}\text{N}$ during insect metamorphosis // *Funct Ecol.* – V. 22. – P. 109–113.

387. Tiessen H., Karamanos R.E., Stewart J.W.B., Selles F. 1984. Natural nitrogen-15 abundance as an indicator of soil organic matter transformations in native and cultivated soils // *Soil Sci Soc Am J.* – V. 48. – P. 312–315.

388. Tillberg C. V., McCarthy D.P., Dolezal A.G., Suarez A. V. 2006. Measuring the trophic ecology of ants using stable isotopes // *Insectes Soc.* – V. 53. – P. 65–69.

389. Timms L.L., Bowden J.J., Summerville K.S., Buddle C.M. 2013. Does species-level resolution matter? Taxonomic sufficiency in terrestrial arthropod biodiversity studies // *Insect Conserv Divers.* – V. 6. – P. 453–462.

390. Tiunov A.V., Semenina E.E., Aleksandrova A.V., Tsurikov S.M.,

Anichkin A.E., Novozhilov Y.K. 2015. Stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of slime molds: Placing bacterivorous soil protozoans in the food web context // *Rapid Commun Mass Spectrom.* – V. 29. – P. 1465–1472.

391. Tiunov A. V. 2007. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies // *Biol Bull.* – V. 34. – P. 395–407.

392. Tozer W.C., Hackell D., Miers D.B., Silvester W.B. 2005. Extreme isotopic depletion of nitrogen in New Zealand lithophytes and epiphytes; the result of diffusive uptake of atmospheric ammonia? // *Oecologia.* – V. 144. – P. 628–635.

393. Tsurikov S.M., Ermilov S.G., Tiunov A. V. 2019. Trophic structure of a tropical soil- and litter-dwelling oribatid mite community and consistency of trophic niches across biomes // *Exp Appl Acarol.* – V. 78. – P. 29–48.

394. Usher M.B., Parr T.W. 1977. Are there successional changes in arthropod decomposer communities // *J Environ Manage.* – V. 5. – P. 151–160.

395. Vogt K.A., Vogt D.J., Palmiotto P.A., Boon P., O'Hara J., Asbjornsen H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species // *Plant Soil An Int J Plant-Soil Relationships.* – V. 187. – P. 159–219.

396. Voss R.S., Emmons L.H. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment // *Bull Am Museum Nat Hist.* – V. 230. – P. 1–86.

397. Vu M.Q. 2011. Oribatid soil mites (Acari: Oribatida) of northern Vietnam: Species distributions and densities according to soil and habitat type // *Pan-Pac Entomol.* – V. 87. – P. 209–222.

398. Wada E. 1996. Carbon, nitrogen, and oxygen isotope ratios of CH_4 and N_2O in soil ecosystems // *Mass Spectrom soils.* – P. 177–203.

399. Wada E., Mizutani H., Minagawa M. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis // *Crit Rev Food Sci Nutr.* – V. 30. – P. 361–371.

400. Wainwright P.C., Richard B.A. 1995. Predicting pattern of prey use morphology of fishes // *Environ Biol Fishes.* – V. 44. – P. 97–113.

401. Wallwork J.A. 1976. The distribution and diversity of soil fauna.

Distrib Divers Soil Fauna

402. Walter D.E., Behan-Pelletier V. 1999. Mites in forest canopies: filling the size distribution shortfall? // *Annu Rev Entomol.* – V. 44. – P. 1–19.
403. Walter D.E., Behan-Pelletier V.M. 1993. Systematics and ecology of *Adhaesozetes polyphyllos* sp.nov. (Acari: Oribatida: Licneremaeoidea), a leaf-inhabiting mite from Australian rainforests // *Can J Zool.* – V. 71. – P. 1024–1040.
404. Walter D.E., Ikonen E.K. 1989. Species, guilds, and functional groups: taxonomy and behavior in nematophagous arthropods // *J Nematol.* – V. 21. – P. 315–27.
405. Walter D.E., Proctor H.C. 2013. Mites: Ecology, evolution and behaviour: Life at a microscale: Second edition. Springer Netherlands.
406. Wardle D.A. 2002. Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press, Princeton.
407. Ware J.L., Litman J., Klass K.D., Spearman L.A. 2008. Relationships among the major lineages of Dictyoptera: The effect of outgroup selection on dictyopteran tree topology // *Syst Entomol.* – V. 33. – P. 429–450.
408. Watanabe H., Tokuda G. 2001. Animal cellulases // *Cell Mol Life Sci C.* – V. 58. – P. 1167–1178.
409. Webb C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees // *Am Nat.* – V. 156. – P. 145–155.
410. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology // *Annu Rev Ecol Syst.* – V. 33. – P. 475–505.
411. West S.A., Lively C.M., Read A.F. 1999. A pluralist approach to the evolution of sex and recombination // *J Evol Biol.* – V. 12. – P. 1003–1012.
412. Whitford W.G. 2014. The importance of biodiversity of soil biota in arid ecosystems // *Biodiversity & Conservation.* – V. 5. – № 2. – P. 185–195.
413. Wiens J.J., Graham C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology // *Annu Rev Ecol Evol Syst.* –

V. 36. – P. 519–539.

414. Wilson E.O. 1992. Social insects as dominant organisms. In: First European Congress of Social Insects. Leuven University Press, Leuven.

415. Wood T. 1996. The agricultural importance of termites in the tropics // Agric Zool Rev (United Kingdom). – V. 7. – P. 117–155.

416. Wood T., Sands W. 1978. The role of termites in ecosystems. In: Brian M. (ed) Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, p. 245–292.

417. Wunderle I. 1992. Die Oribatiden-Gemeinschaften der verschiedenen Habitate eines Buchenwaldes // Carolea. – V. 50. – P. 79–144.