

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Цуриков Сергей Михайлович

**Структура трофических ниш ключевых групп почвенных сапрофагов
тропического муссонного леса**

Специальность 03.02.05 – энтомология

Специальность 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2019

Работа выполнена на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова и в лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

**Научные
руководители**

Беляева Наталия Валентиновна
кандидат биологических наук

Тиунов Алексей Владимирович
доктор биологических наук

**Официальные
оппоненты**

Маталин Андрей Владимирович
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Московский педагогический
государственный университет»,
директор учебно-научного центра экологии и биоразнообразия

Новгородова Татьяна Александровна
доктор биологических наук
ФГБУН «Институт систематики и экологии животных» СО РАН,
зав. лабораторией экологии беспозвоночных животных

Рахлеева Анна Алексеевна
кандидат биологических наук,
МГУ имени М.В.Ломоносова, кафедра географии почв, доцент

Защита диссертации состоится «25» ноября 2019 г. в 15:30 часов на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М 1.

E-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В.Ломоносова (Ломоносовский проспект, д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <http://istina.msu.ru/dissertations/241421580>

Автореферат разослан «__» октября 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы 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 наземных животных. Исследование почвенного населения и структуры детритных пищевых сетей необходимо для познания принципов функционирования лесных экосистем, в том числе тропических.

Видовое разнообразие почвенных сапрофагов в тропических лесных экосистемах очень велико (Wardle 2002), хотя для некоторых групп почвенных животных, например, нематод и коллембол, 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 разнообразные по физическим и химическим свойствам компоненты, включая лиственный опад, древесные остатки, органическое вещество почвы, мертвые ткани животных, грибов и т.п. Одним из возможных механизмов, обеспечивающих высокое видовое разнообразие почвенных животных, 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 даже 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 (Криволицкий 1976; Maraun et al. 2008).

Описание структуры сложных и разнообразных сообществ беспозвоночных требует упрощения системы. Вопрос таксономической достаточности, то есть возможности адекватного описания функциональной структуры сообществ с использованием надвидовых таксонов, в экологических исследованиях звучит всё чаще, в том числе в приложении к тропическим экосистемам и почвенным сообществам (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. 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). 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.

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.

Научная новизна

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 таксоценами 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. 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 экологами 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* и *Kalotermitidae*. Многие представители этих семейств относятся к особо опасным вредителям. Исследование почвенного населения с точки зрения структуры и трофических взаимодействий необходимо для адекватной оценки функционирования лесных экосистем, и, в конечном счете, для правильного управления тропическими лесами.

Положения, выносимые на защиту

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

2) Несмотря на то, что и термиты, и орибатиды, 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/лихенофагов 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 таксоценозах 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.

Личный вклад автора

Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научными руководителями. Автором выполнены сбор части материалов, подготовка основной части образцов, проведение изотопного анализа 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 и верхнего горизонта почвы 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 на XXI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов–2014» (2014); XVII Всероссийском Собрании по почвенной зоологии (2014), IV (2015) и V (2017) Полевых школах по почвенной зоологии и экологии для молодых ученых, XVIII Всероссийском Собрании по почвенной зоологии (2018).

Публикации по теме диссертации

По материалам работы опубликовано 6 печатных работ в журналах, индексируемых в базе Web of Science, и 7 тезисов в материалах международных и всероссийских конференций.

Структура и объём диссертации

Диссертационная работа изложена на 172 страницах, содержит 23 рисунка, 6 таблиц и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы, три главы с результатами и обсуждением, заключение, выводы, благодарности, список литературы. Список литературы включает 417 работ (из них 35 на русском и 382 на иностранных языках).

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своим научным руководителям – А.В. Тиунову и Н.В. Беляевой за неоценимую помощь на всех этапах работы. 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, А.А. Гончарова – за помощь в проведении статистических анализов, В.Д. Леонова – за определение части панцирных клещей и ценные комментарии при обсуждении результатов. Отдельная благодарность сотрудникам

Южного отделения Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь при организации работы в тропическом лесу национального парка Донгнай.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Сформулированы цели и задачи исследования, обоснованы актуальность темы, ее научная новизна, теоретическое и практическое значение, обозначены положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы рассматриваются современные представления о структуре и источниках энергии детритных пищевых сетей. Освещаются вопросы «избыточного» видового разнообразия почвенных сапрофагов, а также современные гипотезы, объясняющие причины высокого видового разнообразия почвенных беспозвоночных тропических регионов. Приведена подробная информация о питании двух основных групп почвенных сапрофагов тропического леса – термитах и панцирных клещах. Приведены современные представления о структуре трофических ниш этих групп, в том числе методах их исследования. Дано описание метода изотопного анализа, а также рассмотрено его применение для определения трофической структуры исследуемых групп.

ГЛАВА 2. ОПИСАНИЕ МОДЕЛЬНЫХ ПЛОЩАДОК И ОСНОВНОЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал был собран в муссонном тропическом лесу национального парка Донгнай (бывший Каттхен), Южный Вьетнам (11°21'–11°48' N; 107°10'–107°34' E) в 2012 – 2017 годах. Сбор материала проходил на восьми площадках (A, B, D, F, L, R, FP1 и FP2). Площадки различаются типом почвы, составом и возрастом растительности (Khokhlova et al. 2017). Подробнее см. Тиунов 2011 и Tsurikov et al. 2019.

Термиты отобраны вручную во время раскопки гнезд или на фуражировке. Панцирные клещи экстрагированы из почвенных кернов (7,8 см диаметр x 10 см глубина) на эклекторах Тульгрена и из растительного опада (50 см x 50 см) на аппаратах Винклера в 70% этанол. На изотопный анализ направлено 35 видов термитов из 7 подсемейств 3 семейств и 21 вид орибатид из 12 семейств. Всего проанализировано 229 образцов термитов, 222 пробы орибатид и 554 прочих образца (потенциальные пищевые субстраты,

почва и др.). Изотопный анализ проведен в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» на базе ИПЭЭ РАН.

Для оценки интенсивности метаногенеза и азотфиксации в кишечниках термитов, живых особей в течение трех дней после сбора доставляли в лабораторию. На микробиологический анализ отобрано 10 видов термитов из 7 подсемейств и 3 семейств. Проведено 65 измерений метаногенеза и 34 измерения азотфиксации. Для каждого измерения использовали несколько особей живых термитов касты рабочих (от 1 до 130 экз.). Исследование проводили на кафедре биологии почв факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. Определение активности метаногенеза (в $\text{мкг}(\text{CH}_4) \text{ ч}^{-1} \text{ г}^{-1}$ живого веса) и азотфиксации ($\text{мкг}(\text{C}_2\text{H}_4) \text{ ч}^{-1} \text{ г}^{-1}$ живого веса) проводили стандартными методами газовой хроматографии (Звягинцева 1991) на хроматографе «Кристалл – 2000».

Обработку полученных данных проводили с помощью пакетов программ Microsoft Office Excel 2007, Statistica 8 (StatSoft, Tulsa, USA) и пакете SIBER среды R. За уровень значимости принята вероятность $p < 0,05$. В тексте представлены средние величины $\pm$ стандартное отклонение (SD).

ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТЕРМИТОВ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА

Диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ (от $-31,9$ до $-24,9\text{‰}$) и $\delta^{15}\text{N}$ (от $-5,2$ до $13,4\text{‰}$) термитов очень велик, что говорит о широком наборе трофических ниш этого таксона (Рис. 1).

Термиты, имеющие низкую среднюю величину $\delta^{13}\text{C}$ тканей (от $-31,9$ до $-28,9\text{‰}$), относятся к группе ксилофагов – *Globitermes sulphureus*, *Microcerotermes burmanicus*, *M. tenuignathus* (подсемейство Amitermitinae), *Nasutitermes lacustris*, *N. matangensis* и *N. sp.* (Nasutitermitinae). Основным пищевым субстратом термитов-ксилофагов служит слабо разложившаяся мертвая древесина, которая уже может быть заселена грибами (Rouland-Lefèvre 2000; Bradford et al. 2014). Относительно этого субстрата термиты-ксилофаги обогащены ^{15}N в среднем на 2‰, что лишь немногим меньше, чем ожидаемая величина трофического фракционирования (в среднем около 3,4‰), 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). Наши данные подтверждают наличие

азотфиксации в кишечнике термитов-ксилофагов в большем объеме, чем у термитов из других трофических групп ($0,03 \pm 0,01$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹ против $0,01 \pm 0,01$ мкг(C₂H₄) ч⁻¹ г⁻¹). Это, вероятно, вносит вклад в сравнительно небольшое обогащение ¹⁵N относительно предполагаемой пищи.

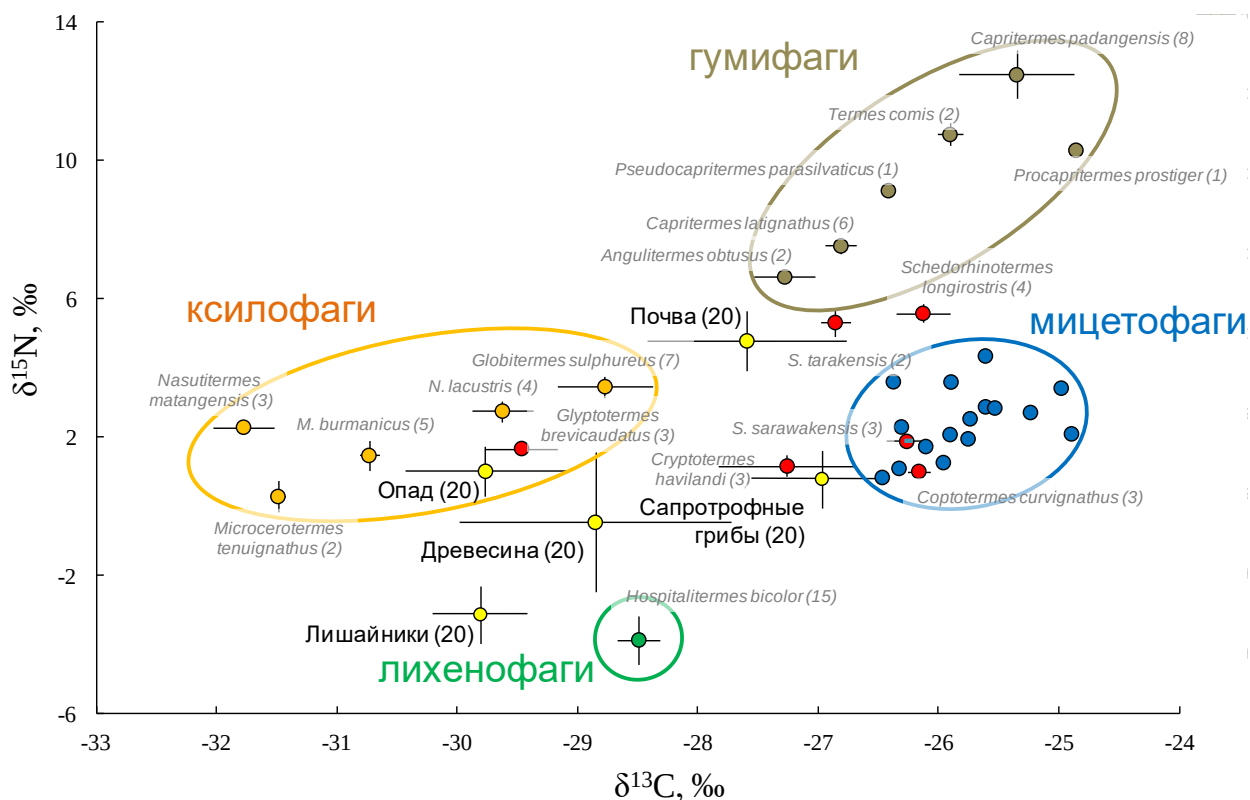


Рисунок 1. Изотопный состав (величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) термитов из разных трофических групп и их предполагаемых пищевых субстратов в тропическом муссонном лесу национального парка Донгнай. Показаны средние и стандартное отклонение, в скобках указано число повторностей. Для представителей подсемейства Macrotermitinae (мицетофаги) названия видов и стандартное отклонение не указаны. Красными точками обозначены низшие термиты.

Углерод в тканях термитов-ксилофагов значительно обеднен ¹³C по сравнению с их пищевым субстратом. 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 ¹³C в тканях (Potapov et al. 2013). Причиной низкого содержания ¹³C в тканях ксилофагов может быть преобладание в кишечнике ацетогенеза над метаногенезом, в результате чего происходит формирование и последующее усвоение термитами ацетата с низким содержанием ¹³C (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 представителей родов *Schedorhinotermes* и *Coptotermes* ($12,13 \pm 5,75$ и $8,57 \pm 2,53$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹, соответственно) которые сильно обогащены ¹³C (Рис. 1). У наименее обогащенных ¹³C термитов-ксилофагов (*Microcerotermes*, *Nasutitermes*) активность метаногенеза значимо ниже ($3,87 \pm 1,62$ и $2,41 \pm 1,59$ мкг(CH_4) ч⁻¹ г⁻¹, соответственно).

Высшие термиты с высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ тканей (от $-27,1$ до $-24,9\text{‰}$) и $\delta^{15}\text{N}$ (от $6,6$ до $13,4\text{‰}$) принадлежат к группе гумифагов – *Angulitermes obtusus*, *Termes comis*, *Pseudocapritermes parasilvaticus*, *Procapritermes prostiger*, *Capritermes latignathus* и *C. padangensis*. Все представители этой группы относятся к одному подсемейству Termitinae. Термиты-гумифаги потребляют широкий спектр органики (Sleaford et al. 1996), но их основным пищевым субстратом служит органическое вещество почвы. Все термиты-гумифаги обогащены ¹³C и ¹⁵N относительно почвы, но степень обогащения разнится между видами (Рис. 1). Термиты-гумифаги питаются разложившимся органическим веществом почвы на разных глубинах. С увеличением глубины почвы увеличивается возраст и степень гумификации, то есть степень переработки органического вещества почвы микроорганизмами, что приводит к накоплению $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Tayasu 1998; Hyodo et al. 2008).

Большинство исследованных видов высших термитов относилось к подсемейству Macrotermitinae (*Macrotermes carbonarius*, *M. gilvus*, *M. malaccensis*, *Odontotermes ceylonicus*, *O. feae*, *O. hainanensis*, *O. latigula*, *O. oblongatus*, *O. wallonensis*, *O. longignathus*, *Hypotermes obscuriceps*, *H. xenotermitis*, *Microtermes incertoides*, *M. jacobsoni*, *M. obesi*, *M. pakistanicus*, *M. pallidus*). Эти виды имели средние значения $\delta^{15}\text{N}$ и относительно высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ тканей (от $-0,4$ до $4,4\text{‰}$ и от $-27,3$ до $-24,3\text{‰}$, соответственно). Все данные виды входят в группу мицетофагов. Разброс значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ термитов из группы мицетофагов небольшой, что указывает на схожий пищевой ресурс у всех представителей Macrotermitinae. Они питаются грибами рода *Termitomyces*, выращенных на переработанном в грибные сады субстрате (в основном листовном и веточном растительном опаде). Относительно этих сапротрофных грибов высшие термиты-мицетофаги ожидаемо обогащены ¹⁵N и ¹³C (Рис. 1).

В группу термитов – потребителей лишайников (лихенофаги) – входит единственный вид *Hospitalitermes bicolor*, для которого характерны минимальные

значения $\delta^{15}\text{N}$ ($-3,9 \pm 0,7\text{‰}$). Эпифиты, в том числе лишайники, обеднены ^{15}N в связи с ассимиляцией обедненных ^{15}N азотных соединений (преимущественно аммиака) из атмосферы (Stewart et al. 1995; Hietz et al. 2002).

В отличие от высших термитов, которые занимают разные трофические ниши, все низшие термиты являются ксилофагами (Eggleton et al. 1997; Donovan et al. 2001). Однако четкое соответствие трофических групп, выделяемых традиционными методами (Eggleton et al. 1997), и групп согласно изотопному составу наблюдалось лишь у высших термитов (семейство Termitidae) и одного вида низших термитов (*Glyptotermes brevicaudatus*, Kalotermitidae). Большая часть низших термитов, представителей семейства Rhinotermitidae (*Coptotermes curvignathus* (Coptotermitinae), *Schedorhinotermes longirostris*, *S. sarawakensis*, *S. tarakensis* (Rhinotermitinae)), и один вид семейства Kalotermitidae (*Cryptotermes havilandi*) по изотопному составу углерода были ближе к группе термитов-мицетофагов. Мы полагаем, что обогащение ^{13}C тканей низших термитов-ксилофагов связано с наличием отличного от высших термитов механизма биохимического освоения субстрата кишечными симбионтными системами. Предположительно, значительное обогащение ^{13}C относительно прочих ксилофагов связано с преобладанием процесса метаногенеза над ацетогенезом в кишечнике.

ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА

Значения $\delta^{13}\text{C}$ всех проанализированных орибатид в среднем на 3‰ выше, чем в опаде (Рис. 2), что говорит о присутствии выраженного детритного сдвига («detrital shift»; Potapov et al. 2019b). 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). Однако точки, соответствующие изотопному составу азота и углерода орибатид, достаточно плотно располагаются в «изотопном поле» (Рис. 2), что указывает на слабую дифференциацию трофических ниш.

Для тропических орибатид, в отличие от термитов, не были известны особенности питания тех или иных видов. Поэтому для определения трофических групп клещей мы применили разработанный нами метод «реперных точек» (Тупов et al. 2015). Метод основывается на том, что изотопный состав отражает трофический уровень организма и практически не зависит от его таксономического положения. Это значит, что возможно определить трофические группы орибатид путем сравнения с хорошо исследованными

«реперными группами», в данном случае, термитами и представителями хищной макрофауны.

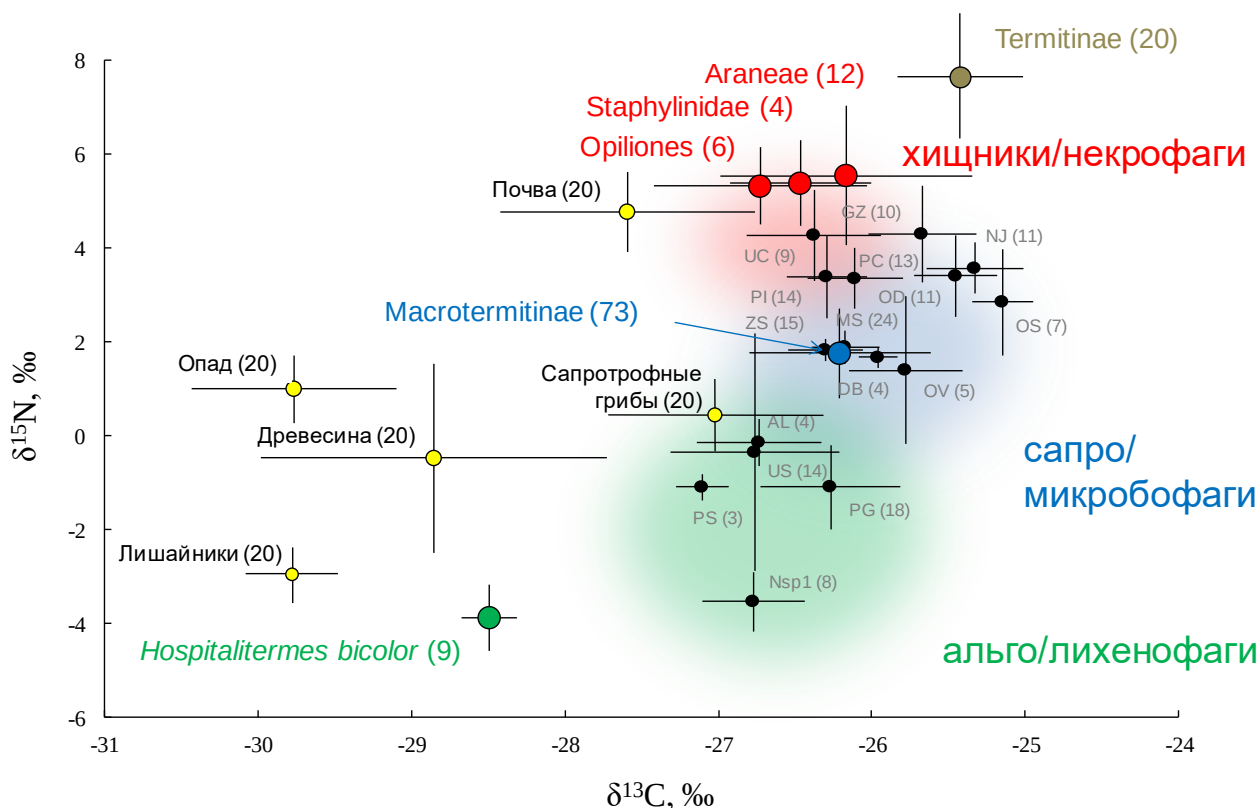


Рисунок 2. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) панцирных клещей из опада и верхнего (10 см) горизонта почвы, некоторых других почвенных беспозвоночных и пищевых субстратов в тропическом муссонном лесу национального парка Донгнай. Показано стандартное отклонение и в скобках размер выборки. 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*. Виды панцирных клещей: AL – *Archegozetes longisetosus*; DB – *Dolicheremaeus bugiamapensis*; OD – *Otocephalus duplicornutus*; OS – *O. spatulatus*; OV – *O. vietnamicus*; GZ – *Gigantoppia zryanini*; MS – *Meristacarus sundensis*; NJ – *Neoribates jacoti*; Nsp1 – *Neoliodes* sp. 1; PC – *Pergalumna cattienica*; PI – *P. indistincta*; PG – *Phyllhermannia gladiata*; PS – *Ph. similis*; UC – *Unquizetes cattienensis*; US – *U. sphaerula*; ZS – *Zetorchestes saltator*.

Основная часть исследованных орибатид имели изотопный состав азота и углерода сходный с таковым у термитов-мицетофагов (Рис. 2). Изотопный состав 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).

Несколько видов орибатид имели высокое содержание ^{15}N . Такой изотопный состав характерен для организмов, регулярно потребляющих органику животного происхождения (в нашем исследовании в качестве типичных хищников были взяты наземные пауки, стафилины и сенокосцы). По изотопному составу тканей к хищникам были близки *Pergalumna indistincta*, *P. cattienica* (Galumnidae) и особенно *Unguizetes cattienensis* (Mochlozetidae) (Рис. 2). Этим орибатид можно отнести к группе хищников/некрофагов. Некрофагия и хищничество орибатид неоднократно описаны в литературе (Кривоуцкий 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).

Несколько видов орибатид (*Gigantoppia zryanini* (Granuloppiidae), *Neoribates jacoti* (Parakalummidae), *Otocephus duplicornutus* (Otocephidae)) имели относительно высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, предполагающие питание гумусированным органическим веществом. Однако термиты-гумифаги Termitinae располагаются в «изотопном поле» существенно выше (Рис. 2). Поэтому мы полагаем, что специализированных гумифагов среди проанализированных клещей нет, и выделение группы орибатид-гумифагов не обосновано. Неспособность освоения стабилизированного органического вещества может быть одной из причин отсутствия орибатид 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; Potapov et al. 2016). Среди исследованных нами панцирных клещей альго/лихенофагами могут быть *Neoliodes* sp. 1 (Neoliodidae), *Phyllhermannia gladiata*, *Ph. similis* (Hermanniidae), *Unguizetes sphaerula* (Mochlozetidae) и *Archegozetes longisetosus* (Trhypochthoniidae). Альгофагия характерна для некоторых представителей Mochlozetidae (Smith et al. 1998). Питание *A. longisetosus* водорослями показано в ряде работ (Haq 1981; Smrž, Norton 2004).

Трофические ниши надвидовых таксонов

Практически важный вопрос таксономической достаточности смыкается с фундаментальным вопросом экологического единства высших таксонов (Potapov et al. 2019a). Сходство трофических ниш термитов, относящихся к одному семейству или подсемейству, уже отмечалось в литературе (Tayasu 1998; Bourguignon et al. 2011) и хорошо отражается в их изотопном составе, хотя в некоторых случаях представители одного подсемейства могут иметь существенно разные трофические ниши (Рис. 3А). В таксоцене панцирных клещей мы обнаружили аналогичный феномен. Изотопный состав разных видов орибатид из одного семейства, как правило, сходный (Рис. 3Б). Например, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ видов семейства Otosepheididae не различались между собой более чем на 0,8‰ и 2,0‰, соответственно. Ещё более сходными значениями обладали виды семейства Galumnidae и Lohmanniidae.

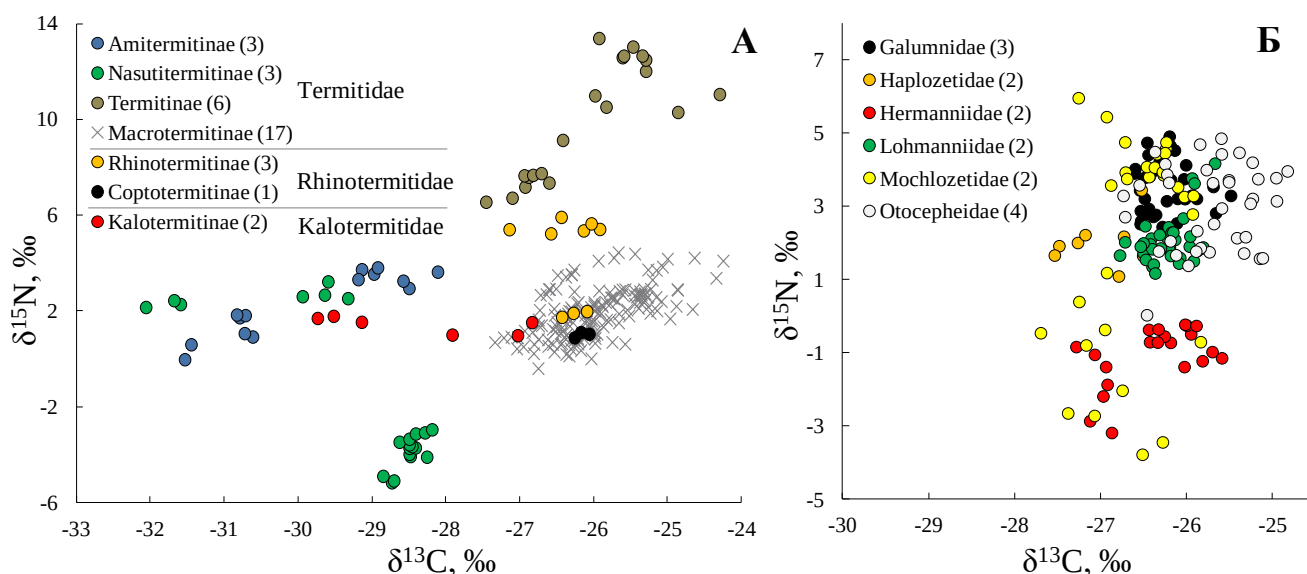


Рисунок 3. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) термитов из разных подсемейств (А) и панцирных клещей из разных семейств (Б) тропического муссонного леса национального парка Донгнай. Для панцирных клещей приведены данные по семействам с числом видов более одного. Цифры после названий семейств и подсемейств отражают число представленных видов в данной таксономической группе. Каждая точка соответствует одному измерению.

Обнаружив постоянство трофических ниш орибатид на уровне семейств, мы получили возможность оценить устойчивость трофических ниш таксонов орибатид между разными регионами. На уровне видов, очевидно, это сделать невозможно.

Консервативность трофических ниш семейств орибатид в разных регионах

Структура «изотопных» трофических ниш орибатид лесов умеренных широт исследована в разных регионах Европы (см. Рис. 4, Таблица 1). Изотопный состав азота и углерода тропических панцирных клещей определен лишь в единственном исследовании в Кении (Lagerlöf et al. 2017). Для оценки трофического сходства таксономически близких видов мы использовали семейства, присутствующие хотя бы в двух регионах (Рис. 4). Для определения среднего изотопного состава семейств усредняли средние значения видов орибатид из данного семейства.

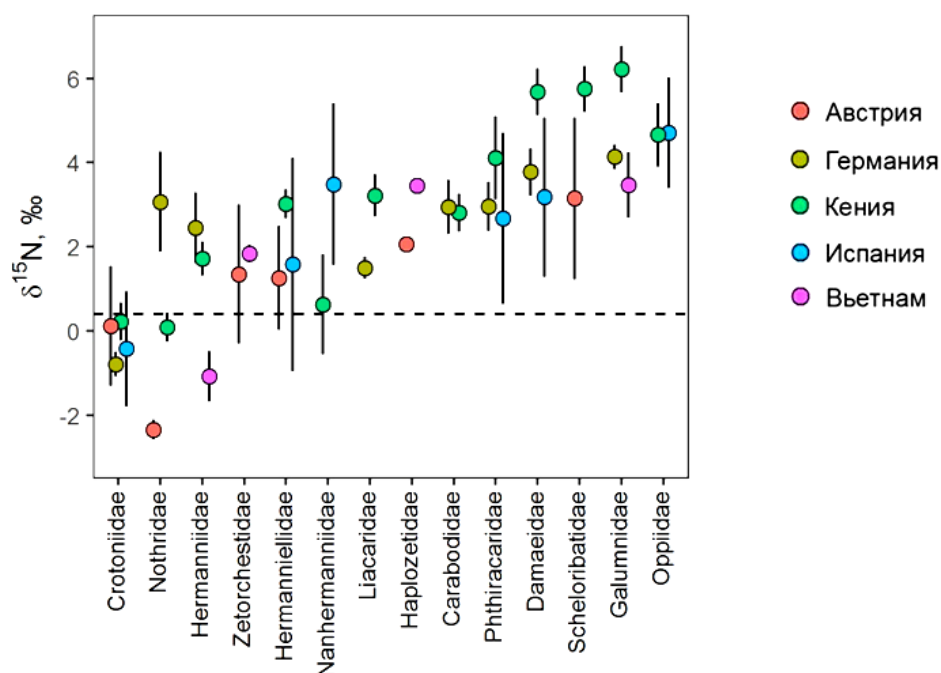


Рисунок 4. Изотопный состав азота (средние величины $\delta^{15}\text{N}$) семейств почвенно-подстилочных орибатид из разных регионов, нормализованные на опад (показан пунктирной линией). Показаны семейства, присутствующие хотя бы в двух регионах. Семейства расположены в порядке возрастания средних значений $\delta^{15}\text{N}$. Испания – дубовый лес (Corral-Hernández et al. 2015), Австрия – смешанный 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).

Мы обнаружили значительную устойчивость трофических ниш семейств орибатид, отраженную в изотопном составе азота, у клещей из разных регионов (Рис. 4). Другими словами, в разных сообществах и на разных субстратах таксономически близкие виды

клещей занимают схожие трофические позиции. Несмотря на то, что рационы разных видов в пределах одного семейства могут различаться, можно выделить наиболее типичный спектр ресурсов, характерный для надвидовых таксонов. Например, известно, что виды семейства Crotoniidae часто питаются обедненными ^{15}N лишайниками и водорослями (Erdmann et al. 2007; Fischer et al. 2010). Действительно, значения $\delta^{15}\text{N}$ представителей этого семейства минимальны как в тропическом лесу, так и в лесах умеренных широт (Рис. 4). Очень низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ отмечены 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 величин $\delta^{15}\text{N}$ между регионами, что может отражать пластичность в выборе пищи и/или местообитания.

Поскольку трофические ниши панцирных клещей сохраняют своё постоянство даже в пределах разных регионов, следующим шагом в исследовании трофической структуры орибатид стало сравнение самой структуры трофических ниш тропических панцирных клещей с таковой у клещей умеренных широт.

Сравнение трофической структуры таксоценов панцирных клещей разных регионов

Для сравнения трофических ниш таксоценов орибатид тропического леса и лесов умеренных широт были использованы стандартные параметры, так называемые Лаймановские метрики (Layman et al. 2007) и стандартные изотопные эллипсы (Jackson et al. 2011).

Диапазон величин $\delta^{15}\text{N}$ (NR) таксоценов двух регионов одинаков (Таблица 1), то есть формальное число трофических уровней в таксоцене тропических орибатид соответствует таковому у орибатид лесов умеренных широт. Диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ (CR) значительно различается между двумя регионами, что может указывать на существенно больший диапазон потребляемых ресурсов у панцирных клещей умеренных широт.

Значимые различия в среднем Евклидовом расстоянии до ближайшего соседа (NND) и отсутствие значимых различий в дисперсии этого показателя (SDNND) указывает на то, что плотность упаковки трофических ниш орибатид в тропическом лесу выше, но виды равномерно заполняют «изотопное пространство». Площади стандартных изотопных эллипсов, ограничивающих область 95% доверительного интервала распределения выборки по двум осям для таксоцена панцирных клещей, была в среднем более чем в три раза меньше в тропическом лесу, чем в лесах умеренных широт (1,8 и 6,0‰²,

соответственно) за счет существенного различия в диапазонах $\delta^{13}\text{C}$.

Таблица 1. Площади стандартных изотопных эллипсов (Jackson et al. 2011; нормализованы на число видов) и формальных Лаймановских показателей (Layman et al. 2007) для сообществ орибатид тропического леса и лесов умеренных широт. n – размер выборки. Внизу таблицы указан уровень значимости различий между тропическим лесом и европейскими лесами (Mann–Whitney U test).

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

Однако широкий диапазон величин $\delta^{13}\text{C}$ у клещей из европейских лесов может быть артефактом, связанным с присутствием ^{13}C -обогащенных видов. Значения $\delta^{13}\text{C}$ зависят от содержания неорганического углерода в покровах беспозвоночных, поскольку неорганический углерод сильно обогащен ^{13}C (Jacob et al. 2005; Семенюк, Тиунов 2011). Многие виды панцирных клещей из лесов умеренных широт обладают покровами, богатым неорганическим углеродом (Norton, Behan-Pelletier 1991), что отразилось на диапазоне изотопного состава углерода. Подобные виды отсутствовали в исследованном тропическом лесу. Можно предполагать, что это может отражать дефицит кальция в

почвах национального парка Донгнай (Khokhlova et al. 2017), однако этот 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. После коррекции на неорганические карбонаты панцирных клещей из лесов умеренных широт различия в плотности упаковки трофических ниш и в общем диапазоне потребляемых ресурсов у орибатид из двух регионов перестают быть значимыми.

ГЛАВА 5. СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ДВУХ КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП САПРОФАГОВ

Диапазон «изотопных ниш» у термитов существенно шире, чем у орибатид (Рис. 1 и 2), хотя обе группы относятся к типичным представителям почвенных сапрофагов. Среди орибатид мы исследовали только почвенно-подстилочные виды, а среди термитов – ещё и обитателей стволов мертвых деревьев. Однако сравнение «изотопных ниш» двух таксоценов обосновано, поскольку для орибатид, имеющих почти микроскопические размеры, подстилка тропического леса предоставляет широкий спектр 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).

Типичный способ питания орибатид, связанный, прежде всего, с освоением сапротрофной микрофлоры, фактически соответствует способу питания мицетофагов Macrotermitinae (что подтверждается данными изотопного анализа), с той лишь разницей, что у последних сапротрофные грибы представлены культивируемыми в термитниках специализированными формами. 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 у 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 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 осваивать гумифицированное органическое вещество почвы более эффективно, чем орибатидам или любым другим группам почвенных животных (включая эндогеичных дождевых червей).

Значительно более широкий диапазон «изотопных» трофических ниш у термитов, по-видимому, отражает прогрессивную эволюцию данной группы насекомых. Сегрегация трофических ниш отдельных видов в таксоценозе термитов выражена очень четко. Она стала возможной благодаря нескольким факторам. Относительно крупный размер особей позволяет термитам содержать в своем кишечнике комплекс специализированных мутуалистов, требовательных к строго определенным условиям существования. Высокая подвижность позволяет преодолевать значительные (для почвенных сапрофагов) расстояния и получать доступ к разным пищевым субстратам. Характерная для термитов социальность, разделение труда, трофоллаксис (то есть поддержание единой микрофлоры всех особей) и способность значительно модифицировать среду обитания также способствуют эффективному освоению разнообразных ресурсов.

Основные трофические группы высших термитов (ксилофаги, лихенофаги, мицетофаги и гумифаги) хорошо разделяются по изотопному составу, но в пределах каждой группы отдельные виды могут располагаться достаточно плотно. Особенно плотно упакованы ниши мицетофагов (подсемейство Macrotermitinae; Рис. 1). 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 (Hutchinson 1961) и принципу конкурентного исключения Вольтерра-Гаузе (Розенберг и др. 1999), виды не могут сосуществовать, если занимают одну и ту же экологическую нишу. Однако эта ситуация возможна в нейтральной теории биоразнообразия (Hubbell 2001). Эта теория предполагает, что экологически близкие виды могут сосуществовать как раз потому, что они схожи по всем основным характеристикам, и имеют примерно равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования. Таким образом, ни один из видов не имеет устойчивых

конкурентных преимуществ.

Нейтральная теория широко принята научным сообществом (Гиляров 2010), хотя большинство исследователей всё же придерживается классической теории разделения экологических ниш. 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.

ВЫВОДЫ

1) По данным изотопного анализа, высшие термиты (Termitidae) тропического леса формируют четыре четко выраженные трофические группы – мицетофаги, ксилофаги, гумифаги и лихенофаги. 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/лихенофагия 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.

Публикации по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science:

1. **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 (Insecta, Coleoptera) и его изменения в онтогенезе // Зоологический журнал. – Т. 94. – № 3. – С. 336–344. DOI 10.7868/S0044513415030149. Impact factor: 0,468

2. 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 Biology and Biochemistry. – V. 86. – P. 193–200. DOI 10.1016/j.soilbio.2015.03.017. Impact factor: 5,290

3. Tiunov A.V., Semenina E.E., Aleksandrova A.V., **Tsurikov S.M.**, Anichkin A.E., Novozhilov Yu.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 Communications in Mass Spectrometry. – V. 29. – P. 1465–1472. DOI 10.1002/rcm.7238. Impact factor: 2,045

4. 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 // Ecological Research. – V. 31. – P. 923–933. DOI:10.1007/s11284-016-1402-7. Impact factor: 1,546

5. Potapov A.M., Goncharov A.A., **Tsurikov S.M.**, Tully T., Tiunov A.V. 2016. Assimilation of plant-derived freshly fixed carbon by soil collembolans: Not only via roots? // Pedobiologia. – V. 59. – P. 189–193. DOI 10.1016/j.pedobi.2016.07.002. Impact factor: 1,833

6. **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 // Experimental and Applied Acarology. – V. 78. – P. 29–48. DOI 10.1007/s10493-019-00374-4. Impact factor: 1,760

Тезисы и материалы конференций

1. Гончаров А.А., **Цуриков С.М.**, Потапов А.М., Тиунов А.В. 2013. Оценка вклада корневых выделений растений в энергетику сообщества лесных почвенных беспозвоночных с применением изотопной метки (^{13}C). Сборник «Материалы VI международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция», посвященная 150-летию со дня рождения известного ботаника В.И. Липского». Печатный дом. Одесса. С. 77–78.

2. **Цуриков С.М.** 2014. Расшифровка трофических связей почвенных беспозвоночных с помощью анализа стабильных изотопов: использование реперных таксонов. Сборник «Ломоносов–2014: XXI Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых»; секция «Биология». Издательство Московского университета. Москва. С. 136–136.

3. **Цуриков С.М.** 2014. Трофические связи почвенных сапрофагов в тропическом лесу: сравнение термитов и панцирных клещей. Сборник «Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии, посвященного 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д.А. Криволуцкого)». Т-во научных изданий КМК. Москва. С. 245–247.

4. Goncharov A., **Tsurikov S.**, Anichkin A., Tiunov A. 2015. The contribution of «root carbon» and SOM in soil food webs as reflected in the vertical distribution of soil animals. Abstracts of the 5th International Symposium on Soil Organic Matter, Goettingen, Germany. Sept. 20–24. P. 355.

5. Kudrin A., **Tsurikov S.** 2016. Trophic position of soil nematodes in boreal forests as indicated by stable isotope analysis. Geophysical Research Abstracts. Vol. 18, EGU2016-515, EGU General Assembly 2016, Vienna, Austria.

6. Беляева Н.В., **Цуриков С.М.** 2018. Особенности расположения гнезд термитов в тропическом лесу национального парка «Кат Тьен» (Южный Вьетнам). Сборник «Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVIII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии)». Т-во научных изданий КМК. Москва. С. 32–33.

7. **Цуриков С.М.** 2018. Высокая плотность трофических ниш как фактор видового разнообразия панцирных клещей тропического леса. Сборник «Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVIII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии)». Т-во научных изданий КМК. Москва. С. 212–213.