

УДК 631.468 (597.3)

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ В СООБЩЕСТВАХ ДИПЛОПОД ЛЕСОВ УМЕРЕННОЙ И ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОН

И.И. Семенюк, А.В. Тиунов

(Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва;
e-mail: free-cat@bk.ru)

С помощью изотопного анализа исследована степень трофической дифференциации диплопод в таксоценозах лесов умеренной и тропической зон. Изотопная дифференциация разных видов была существенно более выражена в тропическом лесу (23 вида диплопод, диапазон $\delta^{15}\text{N}$ 10‰), чем в широколиственном лесу умеренного климата (9 видов, диапазон $\delta^{15}\text{N}$ менее 3‰). Эти данные позволяют предположить, что разделение пищевых ресурсов является одним из механизмов поддержания высокого биоразнообразия первичных сапрофагов тропических экосистем.

Ключевые слова: *Diplopoda*, изотопный метод, почвенное сообщество, экологические ниши.

Работа базируется на изотопном методе определения трофических связей животных в биоценозе. Этот метод позволяет определить позицию животных в трофических цепях и круг возможных пищевых ресурсов в естественных условиях без экспериментального вмешательства [1, 2]. Метод основан на естественном изменении соотношения (фракционировании) тяжелых и легких стабильных изотопов ключевых биогенных элементов (^{14}N и ^{15}N , ^{12}C и ^{13}C). Фракционирование изотопов происходит в результате ряда биохимических и физиологических процессов. В частности, наблюдается закономерное увеличение содержания тяжелого азота (^{15}N) в тканях консументов по сравнению с потребляемыми ими ресурсами [3, 4].

Diplopoda — один из классов многоножек *Mi-guapoda*, включающий более 12 тыс. описанных на данный момент видов [5]. Они обитают в подстилке и верхних слоях почвы и играют большую роль в разрушении растительных остатков [6, 7]. Для диплопод, как и для многих представителей почвенных сапрофагов, характерно высокое локальное видовое разнообразие [8, 9]. Наибольшего видового разнообразия диплоподы достигают в тропических областях. Феномен высокого разнообразия животных в тропиках обычно связывают с разнообразием растительности и узкой трофической специализацией фитофагов [10], но эта гипотеза не позволяет в полной мере объяснить разнообразие представителей почвенных сапрофагов, для которых характерна малая избирательность питания [7, 11, 12]. Однако изотопное исследование коллембол, орибатид и некоторых других групп почвенных сапрофагов показало наличие отчетливо различающихся трофических гильдий [13—15], что говорит о потенциальной важности трофических механизмов разделения экологических ниш в сообществе сапрофагов.

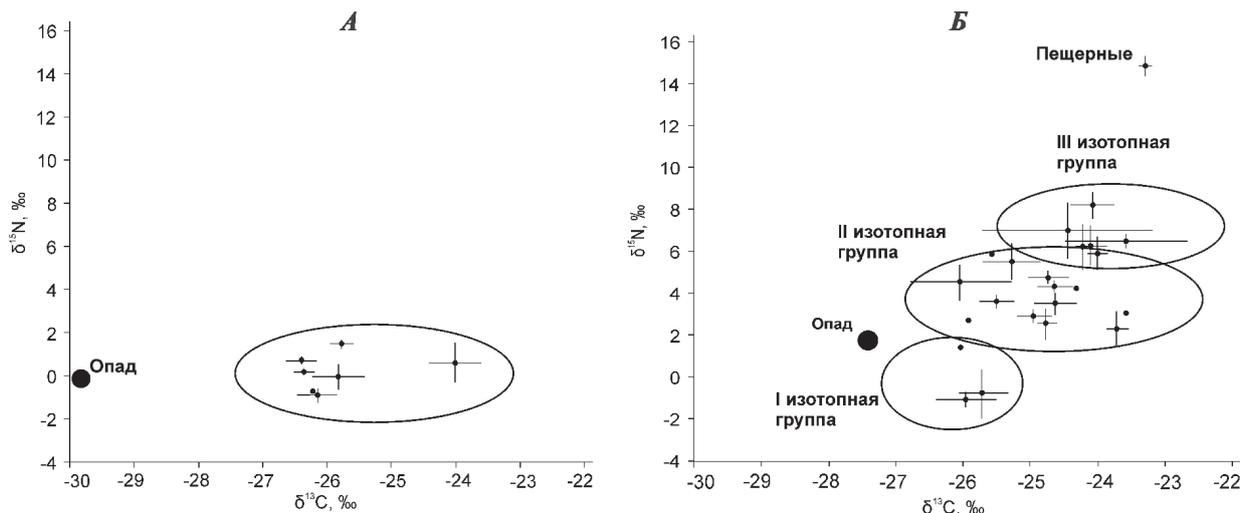
Цель работы — сравнить степень изотопной дифференциации диплопод в таксоценозах лесов умеренной и тропической зон.

Сбор материала был проведен в летний период 2008 г. на территории южного участка ГПЗ Калужские Засеки в различных биотопах (в ельнике, широколиственном, нескольких типах смешанного леса, зарастающем поле и др.). Вторая часть материала была собрана в 2009 г. в национальном парке Кат-Тьен (Южный Вьетнам) в разных типах муссонного полулистопадного леса с преобладанием *Lagerstroemia* spp., *Dipterocarpus alatus*, *Azalia xylocarpa* и др. пород. Изотопный анализ был проведен на изотопном масс-спектрометре Finnigan Delta V Plus. Изотопный состав выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, ‰).

В Калужских Засаках было отмечено 9 видов диплопод из пяти семейств (3 отряда), численность многоножек достигала 63 ± 12 экз./м². В муссонном лесу было встречено 23 вида из 16 семейств (10 отрядов), общая численность на отдельных площадках достигала 150 экз./м².

По изотопному составу сообщество диплопод средней полосы оказалось весьма компактным, разброс значений $\delta^{15}\text{N}$ составил 2,7‰, $\delta^{13}\text{C}$ — 2,5‰ (рисунок, А). При этом отдельные виды, например *Nemasoma vaicornе*, выделялись из общей группы диплопод. Этот вид встречался исключительно под корой и в гниющей древесине и питался, вероятно, древоразлагающими грибами. Известно, что грибы фракционируют изотопы как азота, так и углерода [16], что и повлияло на изотопный состав *N. vaicornе*. Но в целом отличия $\delta^{15}\text{N}$ между видами невелики и не позволяют разделить сообщество на четкие трофические гильдии [3, 4].

Напротив, диапазон $\delta^{15}\text{N}$ тропического сообщества диплопод составил более 15‰, оно раздели-



Изотопный состав азота и углерода (\pm стандартное отклонение) разных видов диплопод. **А.** Лес умеренной зоны, виды по уменьшению содержания тяжелого азота: *Polydesmus denticulatus*, *Strongylosoma stigmatosum*, *Nemasoma varicornis*, *Leptoilulus proximus*, *Megaphyllum sjaelandicum*, *Ommatoilulus sabulosus*, *Rossiulus kessleri*. **Б.** Тропический лес, виды по уменьшению содержания тяжелого азота: *Orthomorpha* sp. 3 из пещер, в верхней группе — *Plusioglyphiulus* sp., *Desmoxytes* sp., *Thyropygus* sp., *Siphonophora* sp., Fuhrmannodesmidae; средняя группа — Pyrgodesmidae gen. sp. 2, *Tylopus* sp. 1, *Orthomorpha* sp. 3, *Nepalmatoilulus* sp., Sphaerotheriidae sp. 1, *Metopidiotrix* sp., *Orthomorpha* sp. 1, *Apeuthes* sp., *Martensodesmus* sp., *Helicorthomorpha holstii*, *Alloproctoides* aff. *dawydoffi*, *Pseudodesmus* sp.; нижняя группа — *Termitodesmus* sp., Paradoxosomathidae, Pyrgodesmidae gen. sp. 1

лось на три трофические группы (изотопные группы I—III на рисунке, Б). Животные первой группы обеднены ^{15}N по сравнению с растительным опадом; это может объясняться потреблением водорослей и лишайников. Изотопный состав животных второй группы указывает на их принадлежность к типичным первичным сапрофагам ($\delta^{15}\text{N}$ на 2,5—3‰ выше, чем в опаде). Изотопные подписи диплопод третьей группы близки к таковым хищных многоножек (Chilopoda). Возможно, эти диплоподы ведут частично хищный образ жизни. Известно, что диплоподы охотно потребляют трупы мелких млекопитающих, а некоторые виды охотятся на подстилочных энхитреид (Enchytraeidae, Oligochaeta) и нематод (Nema-

toda) [17]. Максимальное содержание ^{15}N в тканях было обнаружено у *Orthomorpha* sp. 3 из пещеры, которые, согласно прямым наблюдениям, питались экскрементами и трупами летучих мышей.

Таким образом, степень трофической дифференциации разных видов диплопод существенно более выражена в тропическом лесу, чем в широколиственном лесу умеренного климата. Степень трофической дифференциации коррелирует с видовым богатством, и это позволяет предположить, что разделение пищевых ресурсов является одним из механизмов поддержания высокого биоразнообразия первичных сапрофагов тропических экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 4. С. 475—489.
2. Scheu S. The soil food web: structure and perspectives // Eur. J. Soil Biol. 2002. Vol. 38. P. 147—156.
3. McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // Oikos. 2003. Vol. 102. P. 378—390.
4. Vanderklift M.A., Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis // Oecologia. 2003. Vol. 136. P. 169—182.
5. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. М.: Владос, 2002. 592 с.
6. Стриганова Б.П. Распределение двупарноногих многоножек (Diplopoda) в предгорьях Карпат и их роль в разложении лесного опада // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 9. С. 1303—1314.
7. Стриганова Б.П. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
8. Anderson J.M. The enigma of soil animal species diversity // Progress in soil zoology / Ed. J. Vanek. Prague: Academia, 1975. P. 51—58.
9. Ghilarov M.S. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil // Ecological Bulletin (Stockholm). 1977. Vol. 25. P. 593—597.
10. Hill J.L., Hill R.A. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories // Progress in Physical Geography. 2001. Vol. 25. N 3. P. 326—354.
11. Scheu S., Setälä H. Multitrophic interactions in decomposer food webs // Multitrophic level interactions / Eds. T. Tschamntke, B.A. Hawkins. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. P. 223—264.

12. *De Deyn G.B., Van der Putten W.H.* Linking above-ground and belowground diversity // Trends in ecology and evolution. 2005. Vol. 20. N 11. P. 625–633.

13. *Schmidt O., Scrimgeour C.M., Handley L.L.* Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field // Soil. Biol. Biochem. 1997. Vol. 29. N 9/10. P. 1301–1308.

14. *Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M.* Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from

stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // Soil Biol. Biochem. 2004. Vol. 36. P. 1769–1774.

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

16. *Taylor A.* Missing links — $\delta^{13}\text{C}$ anomalies between substrates and consumers // New Phytologist. 2008. Vol. 177. P. 845–847.

17. *Hopkin S.P., Read H.J.* The biology of millipedes. New York: Oxford University Press, 1992.

Поступила в редакцию
01.06.10

TROPHIC DIFFERENTIATION OF DIPLOPODA IN TEMPERATE AND TROPICAL FORESTS

I.I. Semenyuk, A.V. Tiunov

Isotopic analysis was used to estimate the trophic differentiation of Diplopoda species in a deciduous temperate and a tropical monsoon forest. The variation in isotopic signatures among different species was much larger in the tropical forest (in 23 co-occurring species, $\delta^{15}\text{N}$ ranged from -1 to $+9,5\text{‰}$) than in the temperate forest (9 species, $\delta^{15}\text{N}$ from -1 to $+1,5\text{‰}$). These data suggest that the trophic niche differentiation contributes to the maintenance of high species diversity of soil saprophagous animals in tropical ecosystems.

Key words: *Diplopoda, isotopic analysis, soil community, trophic niche, biodiversity.*

Сведения об авторах

Семенюк Ирина Игоревна — аспирантка, ИПЭЭ РАН. Тел.: (910)439-40-39; e-mail: free-cat@bk.ru

Тиунов Алексей Владимирович — вед. науч. сотр., докт. биол. наук, ИПЭЭ РАН. Тел.: (495)958-14-49; e-mail: a_tipunov@mail.ru