

## Освоение водной субсидии почвенными беспозвоночными прибрежных экосистем

Д. И. КОРОБУШКИН<sup>1</sup>, А. Ю. КОРОТКЕВИЧ<sup>2</sup>, А. А. КОЛЕСНИКОВА<sup>3</sup>, А. А. ГОНЧАРОВ<sup>1</sup>,  
А. А. ПАНЧЕНКОВ<sup>1</sup>, А. В. ТИУНОВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: dkorobushkin@ya.ru*

<sup>2</sup> *Московский педагогический университет  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6*

<sup>3</sup> *Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

Статья поступила 30.10.15

Принята к печати 29.11.15

### АННОТАЦИЯ

В работе рассматриваются пути поступления аллохтонных ресурсов водного происхождения (водная субсидия) в детритные пищевые сети и влияние субсидии на формирование функциональной и таксономической структур сообществ почвенных беспозвоночных прибрежных экосистем. Исследование проведено в прибрежной зоне старицы р. Пры на территории Окского заповедника. Полученные результаты указывают на тесную зависимость сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах от водной субсидии. По данным изотопного анализа активными акцепторами водной субсидии являются не только хищники, специализирующиеся на питании летающими насекомыми и непосредственно водной добычей, но и сапрофаги, разлагающие поступающие на берег органические выбросы. Вклад водной субсидии в энергетический баланс сообществ педобионтов быстро уменьшается по мере удаления от водоема. Доля «водного» углерода в тканях коллембол и сапрофагов незначительна уже на расстоянии нескольких метров от уреза воды. Зависимость хищных беспозвоночных от водных ресурсов прослеживается на несколько большем расстоянии (десятки метров).

**Ключевые слова:** макрофауна, мезофауна, стабильные изотопы,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , латеральный перенос, Окский заповедник.

Исследование функциональных связей между живыми организмами и косными компонентами биогеоценозов обычно ведутся в пределах более или менее естественно выделенных биотопов или экосистем. Однако экосистемы не изолированы друг от друга:

они связаны потоками энергии, биогенных элементов, живых организмов [Tansley, 1935; Polis et al., 1997; Murakami, Nakano, 2002; Marczak et al., 2007]. В лесных и луговых экосистемах детритные (почвенные) пищевые сети базируются преимущественно на пер-

вичной продукции, формируемой растениями в пределах экосистемы. Однако привнос вещества и энергии из соседних биотопов может существенно повлиять на структуру детритных пищевых сетей [Gratton et al., 2008]. Поступление аллохтонного вещества и энергии ( $\approx$  углерода) в локальную пищевую сеть обозначается термином “субсидия” [Odum et al., 1979; Polis et al., 1997]. Влияние поступления аллохтонного вещества и энергии может быть наиболее выражено на границе контрастных сред, в том числе на границе водных и наземных экосистем. Эти системы тесно связаны между собой потоками вещества и энергии, которые осуществляются посредством абиотических процессов и движением организмов. Перемещение мертвого органического вещества из наземных экосистем в водные происходит за счет смыва почвы, опадания в воду листьев и стволов деревьев. Из пресных водоемов в наземные экосистемы органическое вещество поступает в виде наилка и растительных остатков в результате сезонных затоплений прибрежной зоны, действия волн и ветра, колебаний уровня воды. Важным агентом обмена веществом и энергией между экосистемами служат амфибиотические насекомые, личинки которых преобладают в составе сообществ макрозообентоса небольших водоемов умеренной зоны [Batzer, Wissinger, 1996]. После вылета имаго насекомых переносят вещество и энергию в наземные экосистемы [Сазонова, 1970; Ballinger, Lake, 2006; Popova, Kharitonov, 2012; Демина, 2013]. Таким образом, поступающее на побережья водоемов аллохтонное вещество может служить источником пищи, микроэлементов и незаменимых химических соединений как для наземных сапрофагов, так и для хищников [Anderson, Polis, 1998; Bastow et al., 2002; Paetzold et al., 2005; Gladyshev et al., 2011; Sushchik et al., 2014].

Степень влияния аллохтонного вещества и энергии на функционирование сообществ почвенных животных в прибрежных экосистемах изучена слабо. Большая часть опубликованных работ, посвященных влиянию “водной субсидии” на наземных беспозвоночных, рассматривает воздействие аллохтонных ресурсов на отдельные группы видов (преимущественно хищников) [Polis et al., 1997; Collier

et al., 2002; Sanzone et al., 2003; Marczak et al., 2007], но не на почвенные сообщества в целом.

Исследование интенсивности латеральных связей между водными и наземными экосистемами требует количественной оценки мощности водной субсидии. Такая оценка может быть проведена с использованием методов изотопного анализа. Органическое вещество заболоченных пресных водоемов (и, соответственно, обитающих в них животных) часто обеднено  $^{13}\text{C}$  по сравнению с органическим веществом суши [France, Schlaepfer, 2000], что позволяет использовать изотопный состав углерода для идентификации водной субсидии, поступающей в наземные пищевые сети. В свою очередь, для оценки экологической значимости водной субсидии необходимо сравнение структуры сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах и на приводораздельных участках в условиях отсутствия существенного поступления ресурсов из водоемов.

Удобной модельной территорией для исследования влияния водной субсидии служат экосистемы Окского заповедника, для рек которого характерны интенсивные пойменные процессы, а обитатели водных и наземных экосистем различаются по изотопному составу углерода [Гончаров и др., 2011]. Другим фактором, определяющим выбор данной модели, стала бедность плакорных почв органическим веществом. Судя по имеющимся данным, этот фактор должен способствовать увеличению важности водной субсидии в формировании структуры населения прибрежных сообществ [Paetzold et al., 2005; Marczak et al., 2007].

Основная цель работы – выявление путей поступления аллохтонного углерода в почвенные пищевые сети и его влияния на структуру населения педобионтов прибрежных биотопов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Особенности территории.** Материал для исследования отобран в градиенте удаления от старицы р. Пры (Окский заповедник, Рязанская обл.;  $54^{\circ}43'$  с. ш.,  $40^{\circ}52'$  в. д.). Учет почвенных беспозвоночных проводился вдоль двух трансект, расстояние между которыми

составляло около 100 м. В пределах каждой трансекты закладывалось по четыре пробных площадки на разном удалении от уреза воды старицы р. Пры: 0,5 м – непосредственно у уреза воды, 5 и 30 м – от старицы и в 2000 м – на верхней части водораздельного склона. Пойменная растительность (пробные площадки 0,5, 5 и 30 м) по обеим трансектам представлена березово-сосново-дубовым смешанным лесом (*Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L.) с подростом липы (*Tilia cordata* Mill.), дуба, жимолости (*Lonicera xylosteum* L.). В травяном ярусе преобладали осока (*Carex acuta* L., *C. vesicaria* L.) и ландыш (*Convallaria majalis* L.). Проектное покрытие травяного яруса непосредственно у кромки воды составляло не более 5 %, в 5 м – 15, в 30 м – 40 %. Почвы – дерново-аллювиальные, мощность гумусового горизонта – 6–8 см. Береговая линия пологая, характерен плавный переход от воды к суше. Разница высот между площадками у уреза воды и в 30 м от старицы составляла около 1–1,5 м.

Пробные площадки на слабонаклонном (менее 5°) приводораздельном склоне (2000 м от старицы) располагались в сосновом (*P. sylvestris*) зеленомошном лесу с березой (*B. pendula*), осинкой (*Populus tremula* L.), подростом дуба (*Q. robur*), сосны (*P. sylvestris*), жимолостью (*L. xylosteum*), рябиной (*Sorbus aucuparia* L.), черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), земляникой (*Fragaria vesca* L.), ландышем (*C. majalis*), осоками (*Carex digitata* L., *C. ericetorum* Pollich). Травяной ярус развит слабо, проективное покрытие составляло 25 %. Почвы подзолистые, мощность гумусового горизонта не превышала 8–10 см.

**Сбор и анализ почвенных беспозвоночных.** Учеты почвенных беспозвоночных животных проводились в мае – июне 2012 г. В пределах каждой пробной площадки учитывались крупные почвенные животные (макрофауна = мезофауна по М. С. Гилярову [1941]) методом ручной разборки почвенных проб [Гиляров, 1975а]. На пробных площадках у уреза воды, на расстоянии 5 и 30 м отбирали по 10 проб размером 25 × 25 см, в сосновом лесу на приводораздельном склоне – 5 проб размером 25 × 25 см. Пробы отбирали параллельно урезу воды на расстоянии 1,5–3 м друг от друга. В общей сложности отобра-

но 70 почвенных проб. Численность почвенных беспозвоночных выражали в экземплярах на 1 м<sup>2</sup> (экз./м<sup>2</sup>). Также измерена сухая биомасса всех отобранных животных (мг/м<sup>2</sup>).

Герпетобионтных беспозвоночных учитывали с помощью почвенных ловушек Барбера – по 10 ловушек в пределах каждой пробной площадки. Ловушки устанавливали на расстоянии 2 м друг от друга, в один ряд, параллельно урезу воды. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы объемом 0,5 л с внешним диаметром 95 мм, в качестве фиксирующей жидкости использован спирт. Выемку материала проводили каждые два дня. Во избежание попадания атмосферных осадков в ловушки на высоте 3–5 см устанавливались пластиковые крышки диаметром 200 мм. Динамическую плотность герпетобионтных беспозвоночных выражали в экземплярах на 100 ловушко-суток (экз./100 л.-с.). В общей сложности на каждой пробной площадке отработано по 100 л.-с.

Кроме того, на каждой площадке отобрано по девять случайно расположенных проб 5 × 5 см для экстракции коллембол – важного пищевого ресурса для многих почвенных хищников. Выгонку производили в камеральных условиях с помощью эклекторов до полного высыхания почвы, в качестве фиксирующей жидкости использовали 70%-й спирт [Гиляров, 1975б].

В пределах каждой пробной площадки собраны пробы растительного опада, зеленые листья растений-эдификаторов и образцы верхних горизонтов почвы. Непосредственно в водоеме при помощи гидробиологического сачка отловлены имаго и личинки водных и амфибиотических беспозвоночных, также отобраны пробы макрофитов.

Собранные беспозвоночные определены до вида, рода или, в случае личинок начальных возрастов, семейства. Тип питания собранных беспозвоночных (сапрофаги, хищники и фитофаги) и их биотопические преферендумы определяли по литературным данным. Кроме того, мы имели возможность оценить трофический уровень беспозвоночных по изотопному составу азота (величине  $\delta^{15}\text{N}$ ) их тканей [Tiunov, 2007; Korobushkin et al., 2014].

Изотопный анализ животных и растительных тканей проведен на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализа-

тора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН. Изотопный состав углерода (соотношение  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) и азота (соотношение  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) выражали в тысячных долях отклонения от международного эталона (vPDB и атмосферного N),  $\delta$  (‰):

$$\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{эталон}}) - 1] \cdot 1000,$$

где  $X$  – это элемент (азот или углерод),  $R$  – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов соответствующего элемента. Для калибровки масс-спектрометра использовали референтные материалы МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 и USGS 41; целлюлоза IAEA-CH3). В качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид. Стандарты анализировали после каждой 10-й пробы. Аналитическая погрешность определения изотопного состава азота и углерода не превышала 0,2 ‰.

**Статистическая обработка.** Обилие почвенной макрофауны (численность, биомасса, динамическая плотность) в тексте и на рисунках приводится как среднее для каждой пробной площадки по трансекте ( $n = 5-10$ ), а также как средняя между двумя трансектами ( $n = 2$ )  $\pm$  стандартная ошибка среднего ( $SE$ ). Данные изотопного анализа и расчетные доли водного углерода в тканях приводятся в виде средней для двух пробных площадок, расположенных на одинаковом расстоянии от водоема по двум трансектам ( $n = 2$ )  $\pm$  стандартная ошибка среднего ( $SE$ ).

При проверке статистических гипотез за уровень значимости принята величина  $p = 0,05$ . Выборки перед проведением параметрических тестов проверяли на нормальность распределения при помощи Shapiro-Wilk test. Статистическую значимость различий средних проверяли при помощи дисперсионного анализа (ANOVA) и параметрического критерия достоверно значимой разницы (Tukey's HSD). При невозможности использования параметрической статистики применяли непараметрический Mann-Whitney U test.

Для сравнения структуры локальных комплексов почвенных беспозвоночных применен метод ординации [Пузаченко, Кузнецов, 1998; Tiunov, Scheu, 2005]. На основе отно-

сительного обилия таксонов подсчитывали матрицу сходства (непараметрической корреляции) между отдельными пробами. Матрицу сходства обрабатывали с помощью многомерного непараметрического шкалирования (MDS). Оптимальное количество базовых осей определяли путем сравнения реальной и теоретически ожидаемой величин стресса. Полученные координаты точек в многомерном пространстве использовались для оценки величины и достоверности различий между пробами, взятыми на разных площадках, с помощью дискриминантного и канонического анализов (DFA). В тех случаях, когда дискриминантный анализ подтверждал наличие достоверных различий между площадками, вычислялась непараметрическая корреляция Спирмена между относительным обилием отдельных таксонов в пробах и координатами этих проб по достоверным каноническим осям. Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета STATISTICA 8.0.

Долю водного углерода в тканях наземных беспозвоночных оценивали по естественной разнице изотопного состава углерода тканей наземных беспозвоночных и представителей пресноводных экосистем. Для расчета использовали линейную модель смешивания [Tiunov, 2007]:

$$\text{доля В} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{животное}} - d^{13}\text{C}_{\text{Н}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{В}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}),$$

где ресурс В представляет водный углерод, величина  $\delta^{13}\text{C}_{\text{В}}$  которого соответствует средней величине  $\delta^{13}\text{C}$  водных беспозвоночных, а ресурс Н – “наземный” углерод, величина  $\delta^{13}\text{C}_{\text{Н}}$  которого равна средней величине  $\delta^{13}\text{C}$  наземных животных соответствующего таксона из удаленной от воды точки, для которой принято, что  $\text{В} = 0$ . В данном случае за биотопы с  $\text{В} = 0$  брались площадки на расстоянии 2000 м от старицы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Обилие и структура населения почвенных беспозвоночных.** Суммарная численность почвенной макрофауны при удалении от старицы  $r$ . При статистически значимо менялась (ANOVA:  $F = 9,3$ ;  $p = 0,016$ ; рис. 1, а). Наиболее высокая численность зафиксирована на площадках у уреза воды (до  $352 \pm 19$  экз./м<sup>2</sup>).

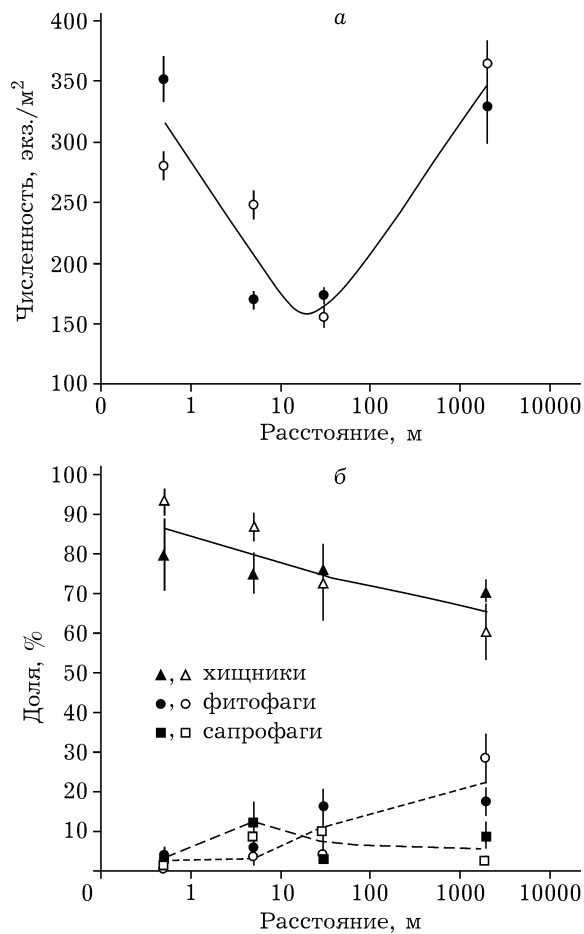


Рис. 1. Численность (экз./м<sup>2</sup> ± SE) (а) и доля численности основных трофических групп (% ± SE) (б) почвенной макрофауны в градиенте удаления от старицы р. Пры.

Для пробных площадок 0,5, 5 и 30 м  $n = 10$ , для площадки 2000 м  $n = 5$ . Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по трансекте II, линиями – среднее для двух трансект

При удалении от старицы численность снижалась и в 30 м составляла около 170 экз./м<sup>2</sup>. В приводораздельном сосновом лесу численность вновь возрастала и достигала 365 ± 8 экз./м<sup>2</sup>. Трофическая структура сообществ почвенных беспозвоночных также изменялась в градиенте удаления от старицы (см. рис. 1, б). Во всех биотопах наиболее обильными оказались хищники, максимальная численность которых (до 285 ± 28 экз./м<sup>2</sup>) зафиксирована у уреза воды. Напротив, максимум численности сапрофагов и фитофагов отмечен на наиболее удаленных от воды пробных площадках (до 35 ± 9 и 96 ± 8 экз./м<sup>2</sup> соответственно). Среди хищников в пределах площа-

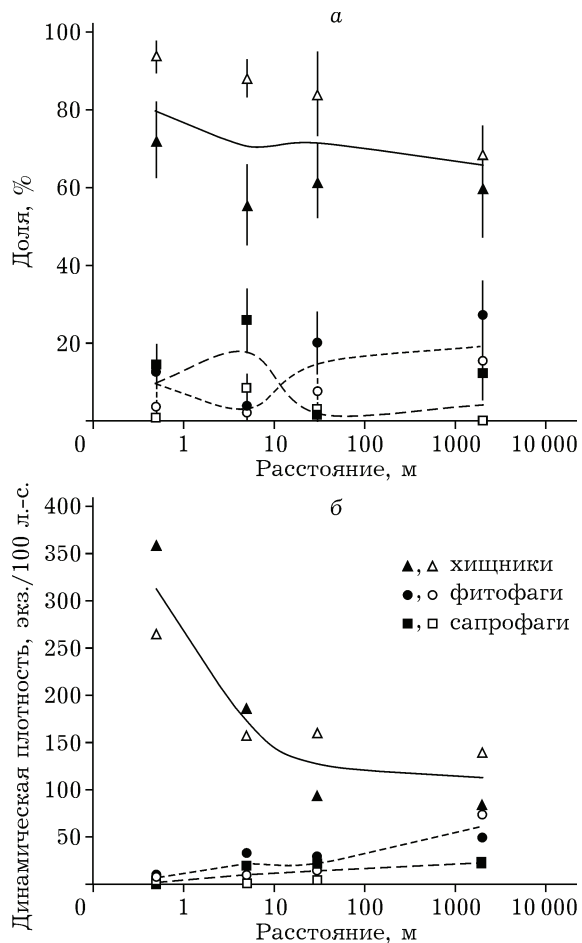


Рис. 2. Соотношение биомассы (а) и динамическая плотность (б) основных трофических групп почвенной макрофауны в градиенте удаления от воды.

Целыми символами показаны значения по трансекте I, полыми – по II, линиями – среднее для двух трансект.

док, расположенных в непосредственной близости от старицы (0,5 м), численно преобладали пауки (12 ± 7 % от суммарной численности макрофауны), имаго стафилинид (23 ± 1 %) и жужелиц (13 ± 2 %), а также их личинки (в сумме 32 ± 12 %).

Суммарная биомасса почвенной макрофауны в градиенте удаления от водоема варьировала в пределах от 164 ± 12 мг/м<sup>2</sup> до 347 ± 25 мг/м<sup>2</sup>, минимум зафиксирован в 5 м от уреза воды. Наибольший вклад в общую биомассу вносили хищники (рис. 2, а). В пределах всех пробных площадок по биомассе доминировали проволочники (до 85 % от общей биомассы), среди которых у уреза воды наибольшая биомасса отмечена у *Athous niger* L. и *Ampedus balteatus* L. (около 16 % биомассы макрофауны), а в 30 м от старицы и

в сосновом лесу – у *Selatosomus aeneus* L. и *Dalopius marginatus* L. (около 35 % общей биомассы макрофауны). При удалении от водоема увеличивалась биомасса сапрофагов и фитофагов. В приводораздельных условиях биомасса хищников составляла 60–65 % от суммарной.

Наибольшая динамическая плотность герпетобионтных беспозвоночных (см. рис. 2, б) также зафиксирована у уреза воды, далее резко снижалась. В пределах всех пробных площадок в уловах преобладали хищные беспозвоночные (у уреза воды доля хищников составляла 96–98 %), а именно пауки (26–206 экз./100 л.-с.) и жужелицы (19–130 экз./100 л.-с.). Среди пауков доминировали мезофильные *Pardosa lugubris* Walckenaer (до 134 экз./100 л.-с.), но у уреза воды была высока динамическая плотность влаголюбивых видов, таких как пауки *Pirata hygrophilus* Thorell, жужелицы *Platynus assimilis* Payk., *Pterostichus minor* Gyll., *Oodes helopioides* Fabricius.

Структура сообщества почвенных беспозвоночных на разном удалении от воды статистически значимо различалась в многомерном пространстве канонического (дискриминантного) анализа (Wilks' Lambda = 0,034;  $p < 0,001$ ). Объясненная дисперсия распределялась по четырем достоверным каноническим осям, на первую ось приходилось 87,7 % объясненной дисперсии, на вторую – 11,7 %. Первая ось определялась отличием площадок, расположенных у уреза воды, от всех остальных биотопов (рис. 3). Вторая дифференцировала дренированные биотопы между собой, прежде всего приводораздельный сосновый лес (2000 м от водоема) и пойменный дубовый лес (5 м). Дискриминация сообществ по первой оси определялась высокой относительной численностью у уреза воды влаголюбивых видов, таких как стафилиниды *Lathrobium punctatum* Zetterstedt и *L. longulum* Gravenhorst, жужелицы *Badister dorsiger* Duftschmid, *Badister unipustulatus* Bonelli и *Pt. minor*, пауки *Porrhomma pygmaeum* Blackwall и *Pirata* sp. 1. (см. таблицу, достоверная отрицательная корреляция с первой осью). С увеличением расстояния от водоема численность гигрофильных видов в сообществах снижалась, увеличивалась доля видов, предпочитающих более дренированные местообита-

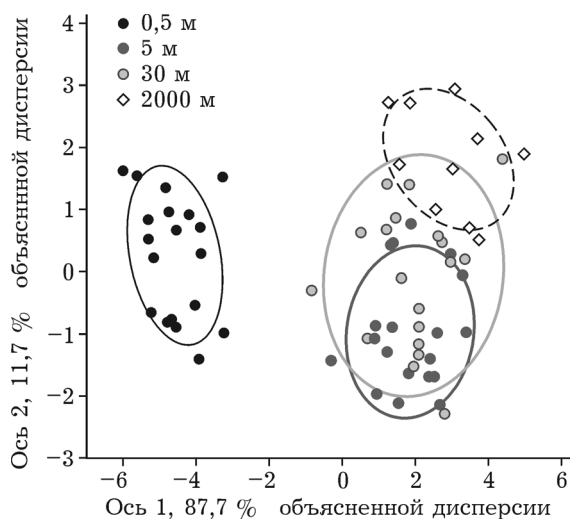


Рис. 3. Ординация сообществ почвенных беспозвоночных (многомерное шкалирование с последующим каноническим анализом) пробных площадок.

Точками обозначены почвенные пробы, эллипсы отображают 95%-й доверительный интервал положения центра группы. В анализ включены пробы, отобранные по двум трансектам. Три пробы с аномально низкой численностью животных (менее 8 экз./м<sup>2</sup>) исключены из анализа

ния (костянки *Lithobius curtipes* C. Koch, пауки *Robertus lividus* Blackwall, жужелицы *Amara brunnea* Gyll.) и тяготеющих к сосновым лесам (например, *Strophosoma capitatum* DeGeer), а также к лесам с развитым моховым покровом (например, *Hahnia* sp., личинки *A. subfuscus* и *D. marginatus*). Наибольшее сходство отмечено между площадками, находящимися в 5 и 30 м от уреза воды, за счет высокой относительной численности на обеих личинок шелкоунов *Am. balteatus* и землянок *Pachimerium ferrugineum* C. L. Koch.

Численность коллембол также значимо менялась с расстоянием от водоема ( $F = 5,4$ ;  $p = 0,003$ ). Наибольшая численность отмечена на берегу старицы ( $94 \pm 27$  тыс. экз./м<sup>2</sup>). При удалении от водоема численность снижалась, и минимум отмечен в приводораздельном сосновом лесу ( $21 \pm 2$  тыс. экз./м<sup>2</sup>). В структуре сообществ коллембол во всех биотопах преобладали почвообитающие ногохвостки *Folsomia fimetarioides* Axelson и *Isotomella minor* Schaeffer (41–92 % от общей численности). У уреза воды, в отличие от остальных площадок, очень низкую численность имели крупные виды (за исключением *Isotoma riparia* Nicolet), такие как *Lepidocyrtus*

**Коэффициент непараметрической корреляции (R) относительного обилия таксонов с ортогональными каноническими осями**

Семейство	Вид	Ось			
		№ 1		№ 2	
		R	p	R	p
Asilidae	Asilidae (larvae)	0,27	<0,05		
Carabidae	<i>Badister unipustulatus</i>	-0,38	<0,005	0,23	<0,05
Carabidae	Carabidae (larvae)	-0,49	<0,005		
Carabidae	<i>Pterostichus minor</i>	-0,53	<0,005		
Curculionidae	Curculionidae (larvae)	0,43	<0,005	0,59	<0,005
Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>			-0,66	<0,005
Elateridae	<i>Athous niger</i> (larvae)	-0,52	<0,005		
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i> (larvae)	0,34	<0,005	0,42	<0,005
Elateridae	<i>Dalopius marginatus</i> (larvae)	0,28	<0,05		
Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (larvae)	0,29	0,01		
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i>	0,38	<0,005	-0,34	<0,005
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus</i> sp. (juv.)			0,31	0,01
Hahniidae	<i>Hahnia</i> sp. (juv.)	0,36	<0,005	0,36	<0,005
Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	-0,50	<0,005	0,28	<0,05
Lithobiidae	<i>Lithobius curtipes</i>	0,68	<0,005		
Lycosidae	<i>Pirata</i> sp.1	-0,69	<0,005		
Opiliones	<i>Opilion</i> sp.			-0,30	0,01
Pentatonidae	Pentatonidae gen. sp.	0,30	0,01	0,30	0,01
Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris apterus</i> L.			0,39	<0,005
Staphilinidae	<i>Lathrobium longulum</i>	-0,49	<0,005		
Staphilinidae	<i>Lathrobium punctatum</i>	-0,67	<0,005	0,24	<0,05
Staphilinidae	<i>Lathrobium terminatum</i> Gravenhorst	-0,34	<0,005		
Staphilinidae	<i>Philonthus puella</i> Nordmann	-0,33	<0,005		
Staphilinidae	Staphilinidae (larvae)	0,27	<0,05		
Throscidae	Throscidae (larvae)			-0,31	0,01

Примечание. Приведены только статистически значимые корреляции ( $p < 0,05$ ).

*lignorum* Fabricius, обильные в пределах других пробных площадок.

**Содержание “водного углерода” в тканях наземных беспозвоночных.** Изотопный состав углерода водных беспозвоночных (*Aselus aquaticus* L., *Nera cinerea* L.) и амфибиотических насекомых (*Aedes* sp., *Leucorrhinia* sp. и др.) варьировал в пределах от -32 до -28 ‰, что статистически значимо отличалось от величины  $\delta^{13}\text{C}$  тканей наземных беспозвоночных животных, отобранных в приводораздельном биотопе (от -28 до -22 ‰;  $p < 0,0001$ ). Это позволило рассчитать долю водного углерода в тканях наземных животных.

Общее содержание водного углерода в тканях хищников, макросапрофагов и кол-

лембол оказалось наибольшим на площадках у уреза воды (рис. 4) и очень быстро (для всех групп  $p < 0,0001$ ) убывало с расстоянием от водоема. Динамика уменьшения вклада водного углерода в питание разных функциональных групп беспозвоночных значимо отличалась (взаимодействие факторов “функциональная группа” и “расстояние”:  $F = 2,93$ ;  $p < 0,0001$ ). Если у сапрофагов уже в 5 м от старицы доля водного углерода в среднем не превышала 10 ‰, то у хищников она составляла около 20 ‰ на расстоянии 30 м от уреза воды.

Присутствие углерода водного происхождения зафиксировано в тканях всех хищных представителей макрофауны (рис. 5), вклю-

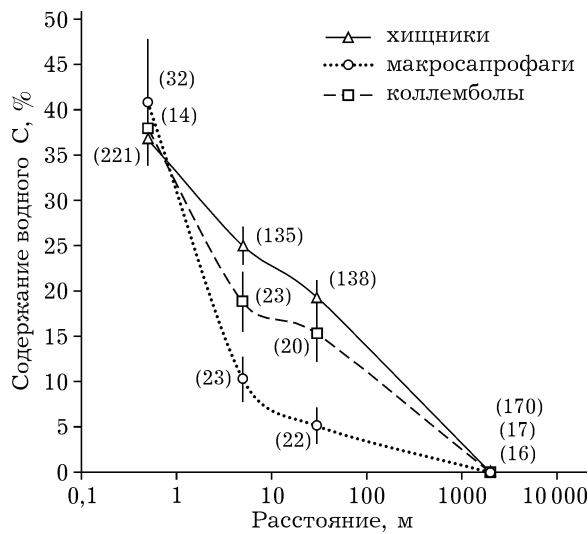


Рис. 4. Содержание водного углерода в тканях хищников, макросапрофагов и коллембол (%  $\pm$  SE, объединены данные по двум трансектам) в градиенте удаления от старицы р. Пры.

В скобках указано количество проанализированных проб. При расчетах доли водного углерода принято, что она равна нулю на расстоянии 2000 м от водоема.

чая даже обыкновенно не связанных с водоемами видов (например, пауков *Xysticus bifasciatus* C. L. Koch, *X. luctator* L. Koch). Наибольшее содержание водного углерода отмечено на побережье старицы в тканях гигрофильных хортобионтов: жуужелиц (*O. helopioides* 79  $\pm$  9 %, *B. unipustulatus* 75  $\pm$  12 %, *Agonum fuliginosum* Panz. 70  $\pm$  9 %) и пауков (*P. hygrophilus* 65  $\pm$  4 %, *Pardosa prativaga* L. Koch 51  $\pm$  3 %). У видов, предпочитающих сухие местообитания (например, *Carabus arvensis* Herbst, *Gnaphosa bicolor* Hahn), вклад водной субстанции оказался значительно ниже; доля водного углерода не превышала 25 %. Существенный вклад водного углерода обнаружен и в тканях хищников, обитающих в нижних слоях подстилки и в минеральной почве. Среди них наибольшая доля водного C выявлена у проволочников *At. niger* (55  $\pm$  8 %) и *Am. balteatus* (45  $\pm$  8 %), а наименьшая – у костянок (26  $\pm$  4 % на расстоянии 0,5 м от уреза воды). Доля водного углерода в тканях костянок очень резко снижалась с удалением от водоема и составляла всего около 10 % уже в 5 м от уреза воды.

Углерод водного происхождения обнаружен и в тканях макро- и микросапрофагов, хотя его доля оказалась высока только у уре-

за воды (см. рис. 5). В рационе дождевых червей *Dendrobaena octaedra* Savigny доля пищи водного происхождения достигала 51  $\pm$  3 %, у крупных верхнеподстилочных коллембол *I. riparia*, *Pachyotoma crassicauda* Tullberg, *L. lignorum* – 55  $\pm$  7, 47  $\pm$  5, 37  $\pm$  8 % соответственно. Меньше всего водного углерода (менее 25 % даже у уреза воды) отмечено у нижнеподстилочных и почвенных коллембол (например, *Folsomia quadrioculata* Tullberg, *I. minor*) и двупарноногих многоножек (*Rossiulus kessleri* Lochmander, *Polyzoniium germanicum* Brandt).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели обилия (численность, биомасса и динамическая плотность) и таксономическое разнообразие макрофауны увеличивались от приводораздельных (элювиальных) к прибрежным (аккумулятивным супераккумулятивным) участкам, что в целом согласуется с результатами предыдущих исследований долин рек [Добровольский, Гельцер, 1958; Бастраков, Рыбалов, 2011; Полежаева, 2011]. Такой характер распределения обилия макрофауны в исследованном ряду биотопов можно связать с целым рядом факторов, в том числе с увеличением влажности почвы, аккумуляцией органического вещества (переход от подзолистых к дерново-аллювиальным почвам), преобладанием в древостое лиственных пород, формирующих более доступный для микробного разложения растительный опад. Кроме того, во время весенних паводков реки заповедника затопливают значительные территории, и при снижении уровня воды на побережье, особенно в наиболее низких участках и непосредственно у кромки воды, остаются органические остатки в виде ила, планктона, растительного детрита. Таким образом, в околородной части создаются условия, благоприятные для развития сапротрофных микроорганизмов (бактерии, водорослевые налеты, грибы), которые составляют основной пищевой ресурс наземных сапротрофных беспозвоночных [Bastow et al., 2002; Wardle, 2002]. На активное освоение сапрофагами ресурсов водного происхождения в исследованной нами модельной системе указывает значительная доля водного углерода в тканях коллембол, дожде-



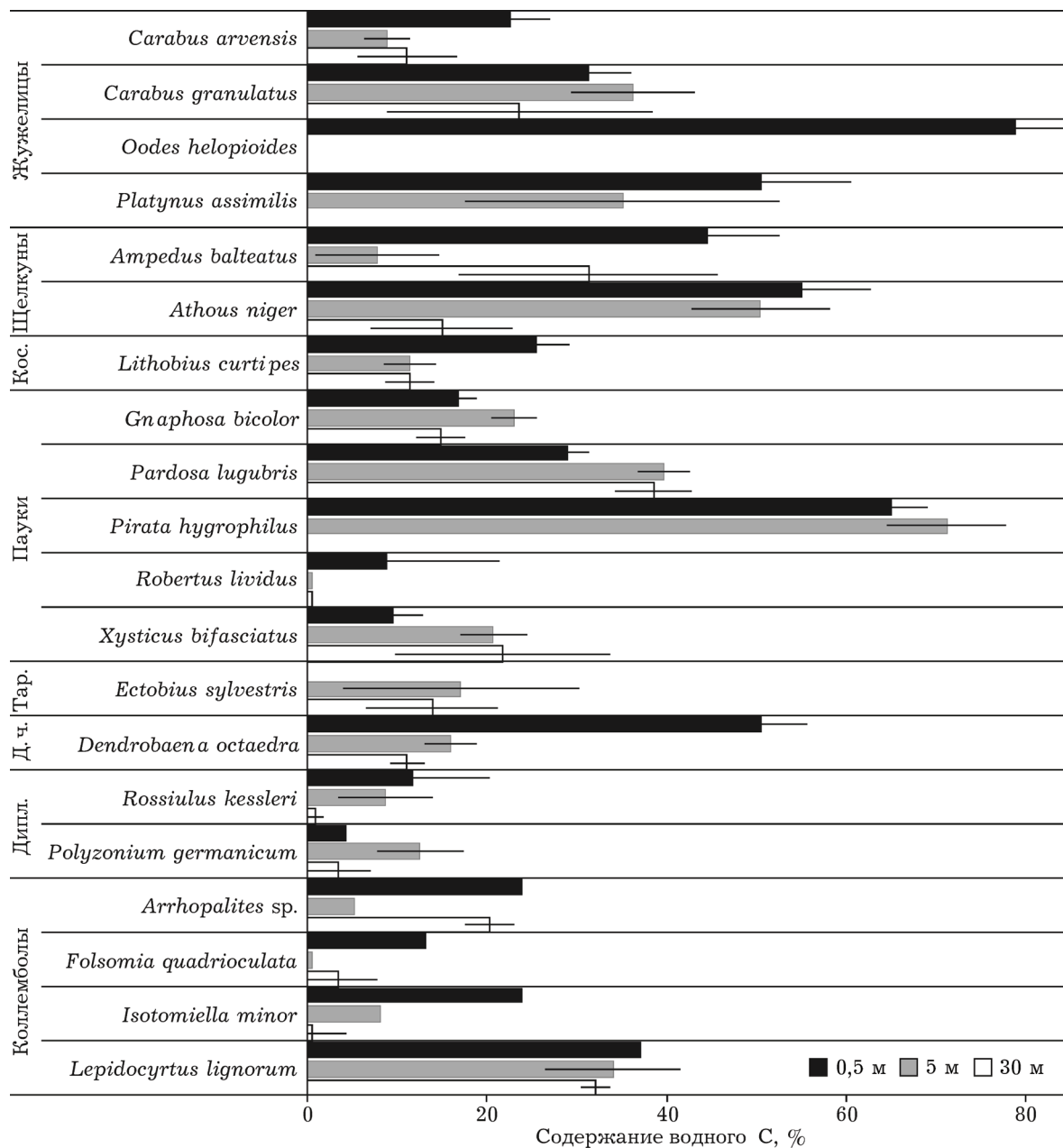


Рис. 5. Расчетное содержание водного углерода в тканях доминирующих видов почвенных беспозвоночных на расстоянии 0,5, 5 и 30 м от уреза воды.

Щелкуны – личинки щелкунов, Кос. – котянки, Тар. – тараканы, Д. ч. – дождевые черви, Дипл. – диплоподы. При расчетах доли водного углерода принято, что она равна нулю на расстоянии 2000 м от водоема

вых червей и даже двупарноногих многоножек в околководных биотопах (площадки 0,5 и 5 м от уреза воды; см. рис. 5).

Перечисленные факторы, по всей видимости, должны приводить к повышению абсолютного и относительного обилия сапрофагов и сапро-микробофагов (дождевых червей, личинок типулид, коллембол и др.) на побережье старицы [Максимов, 1974; Rybalov,

Камаев, 2011]. Действительно, в приводных местообитаниях зарегистрирована максимальная численность коллембол. Однако структура сообществ ногохвосток в прибрежных биотопах имела специфичные черты: среди коллембол доминировали виды-обитатели почвенного яруса (*I. minor*, *F. fimetarioides*), несмотря на то, что обыкновенно на весну и лето приходится пик численности поверхно-

стно-обитающих ногохвосток [Кузнецова, 2005]. Обилие же сапротрофных представителей почвенной макрофауны в прибрежных биотопах оказалось неожиданно низким. Как по численности, так и по биомассе здесь доминировали хищники. Их относительное обилие несколько снижалось только в наиболее удаленной от водоема точке – в приводораздельном сосновом лесу.

Основной причиной, влияющей на формирование нетипичной для пойменных экосистем структуры сообществ беспозвоночных, может быть значительное давление со стороны хищников, поддержание высокой численности которых, в свою очередь, обеспечивается водной субсидией. Возможная значимость такого рода каскадного эффекта не раз обсуждалась в литературе, но этот вопрос во многом остается дискуссионным [Henschel et al., 2001; Murakami, Nakano, 2002; Power et al., 2004; Ballinger, Lake, 2006].

Наши исследования указывают на значительную долю водных ресурсов в энергетике почвенных хищников в прибрежных сообществах и в целом поддерживают изложенную выше гипотезу. Однако пути поступления водного углерода в наземные пищевые сети заслуживают более подробного рассмотрения. Можно выделить три основных механизма поступления водной субсидии: с амфибиотическими насекомыми, с водными животными и с мертвым органическим веществом, которое затем осваивается наземными сапрофагами и микробофагами.

Имаго амфибиотических (гетеротопных) насекомых, несомненно, могут составлять важный компонент пищевой базы многих наземных животных [Gratton et al., 2008; Gladyshev et al., 2011; Демина и др., 2013]. Их роль особенно велика в диете специализирующихся на охоте на летающих насекомых пауков-тенетников и насекомоядных птиц [Collier et al., 2002; Murakami, Nakano, 2002; Baxter et al., 2005]. В нашем исследовании доля водного углерода в тканях тенетных пауков (например, *Singa nitidula* C. L. Koch и *Dictinidae* sp.) нередко превышала 40 %. Однако маловероятно, что летающие насекомые или их трупы могут составлять существенный пищевой ресурс для мезофильных видов пауков-волков, и тем более для хищ-

ников-стратобионтов, таких как костянки и проволочники.

Мы предполагали, что обилие амфибиотических насекомых (прежде всего комаров) даже в удаленных от воды биотопах Окского заповедника обеспечивает широкое распространение водной субсидии, однако наши данные показывают, что зона выраженного влияния относительно невелика (см. рис. 4). Это подтверждают и исследования других модельных экосистем [Korobushkin, 2014]. Диапазон изотопного состава почвенных беспозвоночных в приплакорном биотопе практически совпадал с типичным диапазоном величин  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  педобионтов в лесах умеренного климата, не подверженных влиянию водной субсидии [Korobushkin et al., 2014].

Собственно водные животные (личинки двукрылых, ракообразные, олигохеты) попадают на побережье после спада воды вместе с органическими остатками. Как на берегу, так и в воде они становятся жертвами гигрофильных хищников, некоторые из которых ведут амфибиотический образ жизни. Среди жужелиц наибольшее содержание водного углерода (до 80 %) отмечено в тканях *O. helopioides* (см. рис. 5), который приспособлен к поиску пищи непосредственно в водной среде [Ecology..., 2015]. Рацион пауков-волков *P. hygrophilus* на побережье старицы в среднем на 65 % состоял из пищи водного происхождения. Этот вид способен перемещаться по водной поверхности и охотиться в толще воды [Nentwig et al., 2015]. *P. hygrophilus* и другие виды гигрофильных пауков (*P. pygmaeum*, *Pirata* sp. 1), жужелиц (*P. assimilis*, *P. minor*) и стафилинид (*L. punctatum*) составляли наиболее многочисленную группу почвенных беспозвоночных в прибрежных экосистемах. Несмотря на то, что эти виды активно передвигаются по поверхности почвы [Тыщенко, 1971], их распространение в экосистемах Окского заповедника ограничивается достаточно узкой полосой. Уже в 5 м от водоема динамическая плотность специализированных гигрофилов резко снижалась.

Значительная доля водного углерода в телах сапротрофных беспозвоночных (дождевых червей) и коллембол (см. рис. 5) предполагает, что они также являются активными

акцепторами водной субсидии, поступающей в наземные пищевые сети в виде мертвого органического вещества. Это явление мало исследовано, хотя и отмечено в литературе [Bastow, 2002; Hoekman et al., 2012]. Характерно, что заметный вклад углерода водного происхождения в тела сапрофагов прослеживался только в приводных биотопах. Это, очевидно, определяется как узкой локализацией ресурсов, так и относительно малой подвижностью этих животных. С другой стороны, почвенные макросапрофаги и коллемболы служат основной пищей для обильного и разнообразного комплекса хищников-генералистов. Уже в 5 м от водоема в составе населения почвенных макробеспозвоночных наиболее обильной оказалась группа подвижных мезофильных и мезо-ксерофильных герпетобионтных хищников. Например, суммарная динамическая плотность пауков *P. lugubris* и жуужелиц *C. arvensis* в 5 м от старицы составляла около 55 %, в 30 м – 56 % от общего улова беспозвоночных. В тканях представителей этой экологической группы также обнаружена водная метка, однако даже в приводных биотопах ее доля была ниже, чем у гигрофильных видов. Это может быть связано как с характером добычи, так и с активным перемещением этих хищников в пределах нескольких биотопов, в том числе и удаленных от водоема [Goncharov, Tiunov, 2014].

Наиболее низкое содержание водного углерода обнаружено в тканях беспозвоночных, обитающих в нижнем ярусе подстилки и в верхнем минеральном горизонте почвы, в том числе нижнеподстилочных видов коллембол. Однако даже у этих животных доля водного углерода в прибрежном биотопе достигала 10–20 %. Это подтверждают и другие исследования [Hoekman et al., 2012]. Населяющие подстилку хищные костянки *L. scirtipes* также активно осваивали водную субсидию только в биотопах у самого уреза воды (см. рис. 5), однако уже в 5 м от водоема доля водного углерода резко снижалась. В целом можно предположить, что углерод водного происхождения играет существенную роль в энергетике животных-стратобионтов только непосредственно на границе двух сред.

Высокая доля водного углерода обнаружена в тканях проволочников, хотя пути его

поступления не совсем понятны. Согласно В. Г. Долину [1964], *At. niger* и *Am. balteatus* относятся к трофической группе всеядных видов с преобладанием хищничества, а *S. aeneus* и *D. marginatus* – к группе всеядных с сильно выраженной фитофагией. Однако высокая доля водного углерода отмечена как в тканях *At. niger* и *Am. balteatus* (см. рис. 5), так и *D. marginatus* ( $34 \pm 4$  % на удалении 5 м от водоема). Судя по относительно высоким величинам  $\delta^{15}\text{N}$ , в околородных экосистемах в питании проволочников преобладала пища животного происхождения, хотя большой разброс величин  $\delta^{13}\text{C}$  говорит о потреблении широкого круга ресурсов.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные указывают на тесную зависимость сообществ почвенных животных в прибрежных биотопах от аллохтонного органического вещества, поступающего из водных экосистем. Активными акцепторами водной субсидии являются беспозвоночные-сапрофаги, разлагающие поступающие на берег органические выбросы, и хищники, специализирующиеся на питании летающими насекомыми и непосредственно водной добычей. Хищники-генералисты и стратобионты осваивают водную субсидию в меньшей степени. Поступление аллохтонных ресурсов может определять повышенную долю численности и биомассы хищных беспозвоночных в составе почвенного населения прибрежных биотопов. В свою очередь, увеличение прессы хищников может приводить к снижению обилия подстилочных сапрофагов и микробофагов. Вклад водной субсидии в энергетический баланс сообществ педобионтов быстро уменьшается по мере удаления от водоема. В тканях почвенных беспозвоночных-сапрофагов доля водного углерода незначительна уже на расстоянии нескольких метров от уреза воды. Зависимость хищных беспозвоночных от водных ресурсов прослеживается на несколько большем расстоянии (десятки метров).

Авторы благодарят администрацию Окского заповедника за помощь в организации полевых работ. Видовая идентификация животных и растений выполнена с помощью К. Б. Гонгальского (жуужелицы, личинки насекомых), И. О. Камаева (пауки и сенокосцы), А. И. Бастркова, В. Б. Се-

менова, Д. Н. Федоренко (жесткокрылые), И. И. Семенюк (многоножки).

Работа поддержана РФФИ (проект №14-04-01824) и программой Президиума РАН “Биоразнообразие природных систем”.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б. Распределение массовых видов жукелиц по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага // Изв. ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 307–311.
- Гиляров М. С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. № 4. С. 48–77.
- Гиляров М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) / Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975а. С.12–29.
- Гиляров М. С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод / Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975б. С. 30–16.
- Гончаров А. А., Кузнецов А. И., Дьяков Л. М., Тиунов А. В. Трофические связи почвенных членистоногих с водными экосистемами в Окском заповеднике (по данным изотопного анализа) // Изв. ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 337–344.
- Демина И. В., Ермохин М. В., Полуконова Н. В. Структура и динамика потоков вещества и энергии, формируемых при вылете имаго гетеротопных насекомых через границу «вода–воздух» пойменных озер р. Волга // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, № 3. С. 85–94.
- Добровольский Г. В., Гельцер Ю. Г. Почвенно-фаунистические наблюдения в пойме р. Клязьмы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв., геол., геогр. 1958. № 4. С. 81–91.
- Долин В. Г. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) Европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 206 с.
- Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО “Прометей” МПГУ, 2005. 244 с.
- Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука, 1974. 257 с.
- Полежаева А. Ю. Особенности фауны почвенных жесткокрылых (Coleoptera) в условиях неоднородной структуры рельефа речной поймы // Изв. ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 403–405.
- Пузаченко Ю. Г., Кузнецов Г. В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов Северного Вьетнама // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 1. С. 117–132.
- Сазонова О. Н. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор // Средообразующая деятельность животных (мат-лы к совещ. 17–18 декабря 1970 г.). М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1970. С. 65–71.
- Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 280 с.
- Anderson W. B., Polis G. A. Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon, nitrogen isotopes // Oikos. 1998. Vol. 81. P. 75–80.
- Ballinger A., Lake P. S. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // Marine and Freshwater Res. 2006. Vol. 57. P. 15–28.
- Bastow J. L., Sabo J. L., Finlay J. C., Power M. E. A basal aquatic–terrestrial trophic link in rivers: algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers // Oecologia. 2002. Vol. 131. P. 261–268.
- Batzer D. P., Wissinger S. A. Ecology of insect communities in non-tidal wetlands // Ann. Rev. Entomol. 1996. Vol. 41. P. 75–100.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Saunders W. C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. 2005. Vol. 50. P. 201–220.
- Collier K. J., Bury S., Gibbs M. A stable isotope study of linkages between stream and terrestrial food webs through spider predation // Ibid. 2002. Vol. 47. P. 1651–1659.
- Ecology and General Biology // Thorp and Covich’s Freshwater Invertebrates / eds. J. H. Thorp, D. C. Rogers. L.: Academic Press, 2015. 1148 p.
- France R. L., Schlaepfer M. A. <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N depletion in components of a foodweb from an ephemeral boreal wetland compared to boreal lakes: putative evidence for microbial processes // Hydrobiologia. 2000. Vol. 439. P. 1–6.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kalacheva G. S. Differences in the fatty acid compositions of blood-sucking mosquito larvae and imagoes and the water-to-land export of essential acids // Dokl. Biol. Sci. 2011. Vol. 441. P. 385–388.
- Goncharov A. A., Tiunov A. V. Trophic chains in soil // Biol. Bull. Rev. 2014. Vol. 4 (5). P. 393–403.
- Gratton C., Donaldson J., Vander Zanden M. J. Ecosystem linkages between lakes and the surrounding terrestrial landscape in Northeast Iceland // Ecosystems. 2008. Vol. 11. P. 764–774.
- Henschel J. R., Mahsberg D., Stumpf H. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs // Oikos. 2001. Vol. 93. P. 429–438.
- Hoekman D., Bartrons M., Gratton C. Ecosystem linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs // Oecologia. 2012. Vol. 71. P. 832–845.
- Korobushkin D. I., Gongalsky K. B., Tiunov A. V. Isotopic niche ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $d^{15}\text{N}$  values) of soil macrofauna in temperate forests // Rapid Communications in Mass Spectrometry. 2014. Vol. 28. P. 1303–1311.
- Marczak L. B., Thompson R. M., Richardson J. S. Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies // Ecology. 2007. Vol. 88. P. 140–148.
- Murakami M., Nakano S. Indirect effects of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through predation by birds // Ecol. Lett. 2002. Vol. 5. P. 333–337.
- Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. Spiders of Europe. Vers. 09.2015. www.araneae.unibe.ch.
- Odum E. P., Finn J. T., Franz E. H. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient // Bioscience. 1979. Vol. 29. P. 349–352.
- Paetzold A., Schubert C. J., Tockner K. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods

- feeding on aquatic insects // *Ecosystems*. 2005. Vol. 8. P. 748–759.
- Polis G. A., Anderson W. B., Holt R. D. Toward an integration of landscape ecology, food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs // *Ann. Rev. Ecol., Evolution, and Systematics*. 1997. Vol. 28. P. 289–316.
- Popova O. N., Kharitonov A. Yu. Estimation of the carry-over of substances by dragonflies from water bodies to land in the forest-steppe of West Siberia // *Contemporary Problems of Ecol.* 2012. Vol. 5, N 1. P. 34–39.
- Power M. E., Rainey W. E., Parker M. S., Sabo J. L., Smyth A., Khandwala S., Finlay J. C., McNeely F. C., Marsee K., Anderson C. River to watershed subsidies in an old-growth conifer forest / *Food Webs at the Landscape Level* / eds. G. A. Polis, M. E. Power, G. R. Huxel. Chicago: The University of Chicago Press, 2004. P. 217–240.
- Rybalov L. B., Kamaev I. O. Diversity of soil mesofauna in northern taiga biogeocenoses of the Kamennaya River basin (Karelia) // *Biol. Bull.* 2011. Vol. 38. P. 338–347.
- Sanzone D. M., Meyer J. L., Marti E., Gardiner E. P., Tank J. L., Grimm N. B. Carbon, nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. // *Oecologia*. 2003. Vol. 134. P. 238–250.
- Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kolmakova A. A., Kalacheva G. S., Gladyshev M. I. The role of water bugs (Heteroptera) as a potential source of essential polyunsaturated fatty acids for terrestrial consumers in steppe and forest-steppe // *Dokl. Biochem. and Biophys.* 2014. Vol. 49. P. 194–198.
- Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. 1935. Vol. 16. P. 284–307.
- Tiunov A. V. Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen in Soil Ecological Studies // *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34. P. 395–407.
- Tiunov A. V., Scheu S. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi // *Oecologia*. 2005. Vol. 142. P. 636–642.
- Wardle D. A. *Communities, ecosystems: linking the Aboveground, Belowground Components*. Oxford: Princeton University Press, 2002. 400 p.

## Consumption of Aquatic Subsidies by Soil Invertebrates in Coastal Ecosystems

D. I. KOROBUSHKIN<sup>1</sup>, A. Yu. KOROTKEVICH<sup>2</sup>, A. A. KOLESNIKOVA<sup>3</sup>, A. A. GONCHAROV<sup>1</sup>  
A. A. PANCHENKOV<sup>1</sup>, A. V. TIUNOV<sup>1</sup>

<sup>1</sup> A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS  
119071, Moscow, Leninsky ave., 33  
E-mail: dkorobushkin@ya.ru

<sup>2</sup> Moscow State Pedagogical University  
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6

<sup>3</sup> Institute of Biology of the Komi Science Centre, UB RAS  
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28

Routs of aquatic allochthonous inputs (aquatic subsidies) to detrital food webs were studied, as well as the aquatic subsidies influence on the formation of the functional and taxonomic structure of soil invertebrate communities in coastal ecosystems. The study took place in the coastal zone of an oxbow lake of the Pra river in the Oksky Reserve. The obtained results indicated the strong dependence of soil animals in the coastal habitats on aquatic subsidies. The isotopic analysis showed that aquatic resources enter soil food webs not only via predators feeding on flying insects or aquatic prey, but also via saprophages decomposing organic debris of aquatic origin. The contribution of water subsidies to the energy balance of soil invertebrates decreased rapidly with the increasing distance from the lake. The fraction of ‘water carbon’ in the tissues of collembolans and saprophages was already negligible at a few meters from the water edge. The dependence of predatory invertebrates on the water resources could be traced at somewhat greater distance (tens of meters).

**Key words:** macrofauna, mesofauna, stable isotopes,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , lateral transfer, the Oksky Reserve.