

УДК: 631.46

ВЛИЯНИЕ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОЧВООБИТАЮЩИХ ЛИЧИНОК ТИПУЛИД (*TIPULA MAXIMA*) НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ В ПОЧВЕ

**Н.В. Костина, А.Н. Чернышева, М.В. Горленко, Ю.Е. Козлова,
М.М. Умаров**

Исследовано влияние личинок комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) на функциональное разнообразие почвенных микробных сообществ, а также активность процессов трансформации азота и углерода в почве. Установлено, что в результате жизнедеятельности личинок в почве значительно увеличивается скорость азотфиксации, денитрификации и метаногенеза, возрастают показатели функционального разнообразия (число потребляемых субстратов, метаболическая работа) и устойчивость микробного комплекса.

Ключевые слова: личинки типулид, азотфиксация, денитрификация, эмиссия углекислого газа, метаногенез, мультисубстратное тестирование.

Введение

Оценка влияния почвенных беспозвоночных на физические, химические, а также микробиологические процессы в почве, их участие в процессах почвообразования является одной из ключевых в почвоведении [5]. Перерабатывая растительный опад, они обогащают почву и ее микробный пул, а также стимулируют деятельность почвенных микроорганизмов [2]. Среди личинок насекомых, широко представленных в различных биотопах от тундры до субтропиков, большое значение имеет

активность представителей семейства комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae). Они распространены повсеместно [20] и большую часть своего жизненного цикла проводят в личиночной фазе, которая длится до 10-11 месяцев. Среди почвенных личинок типулид встречаются фитофаги, сапрофаги, потребители органического детрита и формы со смешанным питанием, которые, подобно дождевым червям, активно перерабатывают листовую опад и почвенную массу. По данным Б.Р. Стригановой [13] в некоторых регионах численность личинок типулид может достигать 120 экз/м², в связи с чем они могут являться одной из доминирующих групп в комплексе сапрофагов. В литературе достаточно освещен вопрос о трофической специализации личинок типулид [12]. Тем не менее, сравнительно небольшое количество работ было посвящено изучению влияния личинок типулид на почву [14,21]. Показано, что экскременты типулид в тундровых экосистемах могут покрывать поверхность почвы сплошным слоем и представляют собой локусы с повышенной активностью процессов трансформации биофильных элементов и минерализации [12].

Существует мнение, что беспозвоночные животные не способны к гидролизу структурных растительных полимеров, и в этом процессе участвуют микроорганизмы, развивающиеся в пищеварительном тракте [1, 4]. В настоящее время микробные симбионты изучены менее чем для 1% насекомых [17]. Микробные сообщества личинок комаров-долгоножек – одни из наименее изученных. Имеется лишь несколько работ по исследованию микробного сообщества водных личинок комаров-долгоножек *Tipula abdominalis* [16,18].

Целью настоящей работы было изучение таксономического и функционального разнообразия микробных сообществ в кишечнике личинок типулид и их влияния на микробный комплекс почв, а также процессы трансформации азота и углерода в почве в местах их обитания.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования были взяты личинки комаров-долгоножек *Tipula (Acutipula) maxima*, Poda, 1761 [7] в количестве 30 штук, и образцы урбо-дерново-глеевой почвы, отобранные в затопленных понижениях рельефа на территории природного заказника Воробьевы горы. Личинок содержали в сосудах со свежей почвой массой 1 кг с учетом естественной плотности расселения (8-10 шт/кг почвы) при постоянной температуре 4°C в холодильнике в течение 5-ти месяцев, имитируя их естественную зимовку. Влажность почвы поддерживали на уровне около 80% от полной влагоемкости.

Активность процессов трансформации азота (активность азотфиксации, денитрификации) и углерода (скорость эмиссии углекислого газа и метана) в почве определяли методами газовой хроматографии в 5-кратной повторности [9].

Для определения потенциальной азотфиксации навески свежей почвы (5 г) помещали в пенициллиновые флаконы и добавляли 1% глюкозы от массы почвы. Почву перемешивали стеклянной палочкой для полного распределения глюкозы, флаконы закрывали ватной пробкой и помещали в термостат при температуре 25°C на сутки. Затем из флаконов шприцем отбирали 1 мл пробы и анализировали количество образовавшегося этилена на хроматографе “Кристалл 2000” (Россия) с пламенно-ионизационным детектором (длина колонки – 1м, диаметр – 3мм, наполнитель – Porapak N 80/100).

Для определения актуальной денитрификации навеску свежей почвы (5 г) помещали в пенициллиновые флаконы. Герметично закрывали резиновыми пробками и в течение 40 секунд продували аргоном, вводили 1 мл ацетилена и инкубировали при температуре 28°C. Измерение

концентрации закиси азота проводили на 3-5 сутки. Анализ газа (N_2O) проводили на газовом хроматографе “Кристалл - 2000” с детектором электронного захвата (ДЭЗ). Характеристика прибора: длина колонки – 1 м, диаметр – 3 мм, наполнитель – Porapak N 80/100, температура колонки – 50°C, температура детектора - 240°C, испарителя – 100°C, расход газ-носителя (N_2) – 90 мл/мин.

Для определения потенциальной денитрификации навески свежей почвы (5 г) помещали в пенициллиновые флаконы. Затем вносили глюкозу (из расчета 2,5 мг на г свежей почвы), нитрат калия (0,4 мг на г почвы) и добавляли 3 мл стерильной воды, флаконы укупоривали резиновой пробкой. Для создания микроаэрофильных условий воздух из флаконов вытесняли аргоном в течение 40 секунд, затем шприцем вводили 1 мл ацетилена. Флаконы тщательно встряхивали и помещали в термостат при 28°C на сутки, после чего проводили измерение концентрации закиси азота, как было описано выше.

Для определения актуальной эмиссии углекислого газа навеску свежей почвы (2 г) помещали в пенициллиновые флаконы, герметично закрывали резиновыми пробками и инкубировали в течение суток при температуре 28°C. Анализ газа (CO_2) проводили на газовом хроматографе “М-3700” с детектором по теплопроводности, наполнитель колонок – Полисорб-2, скорость потока газа – носителя (гелий) – 30 мл/мин, температура катарометра 100°C, измерительных элементов 150°C, объем вводимой пробы 0,5 мл.

Для определения потенциальной эмиссии CO_2 навеску свежей почвы (2 г) помещали в пенициллиновые флаконы. Затем вносили глюкозу (из расчета 2,5 мг на г воздушно-сухой почвы), герметично закрывали резиновыми пробками и инкубировали в течение суток при температуре 28°C. Дальнейший анализ проводился, как описано выше.

Определение эмиссии метана. Навески свежей почвы (5 г) помещали в пенициллиновые флаконы, флаконы укупоривали резиновой пробкой. Для создания микроаэрофильных условий воздух из флаконов вытесняли аргонном в течение 40 секунд и помещали в термостат при температуре 28°C на 7 суток. Затем, из флаконов отбирали пробу (1 мл), и на хроматографе “Кристалл - 2000” с пламенно-ионизационным детектором (ПИД) определяли количество образовавшегося метана.

Определение численности бактерий проводили с использованием метода люминесцентной микроскопии с окраской акридином оранжевым. Длину мицелия и количество бактерий определяли при прямом микроскопировании. Водно-почвенные суспензии (1:100) обрабатывали на низкочастотном диспергаторе Sonopuls (22 кГц, 0.44 А, 2 мин) [9]. Микропипеткой наносили по 0,01 мл суспензии на обезжиренные предметные стекла в 3-х кратной повторности и равномерно распределяли ее петлей. После полного высыхания капли препарат фиксировали легким нагреванием на пламени горелки. На каждой мазке просматривали по 50-100 полей зрения. Препараты для подсчета бактерий окрашивали раствором акридина оранжевого (1:10000) в течение 2-3 минут. Расчет количества клеток бактерий и длину грибного мицелия на 1 г почвы проводили по формуле:

$$N = \frac{S_1 a n}{v S_2 c}$$

где N – количество клеток (длина мицелия, мкм) в 1 г почвы; S_1 – площадь препарата (мкм^2); n – показатель разведения почвенной суспензии; a – среднее число клеток в поле зрения; v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска почвы (г).

Определение функционального разнообразия бактерий в содержимом кишечника личинок типулид, в почве и в других субстратах проводили

методом мультисубстратного тестирования (МСТ) [3]. Образцы для МСТ были представлены репрезентативной смешанной почвенной пробой 0,7 г или содержимым кишечника личинок той же массы. В стаканчики с навесками помещали по 35 мл фосфатного буфера (рН=6,5). После этого содержимое стаканчиков обрабатывали на лабораторном встряхивателе типа «ВОРТЭКС» в течение 3 минут (3400 об/мин). Затем из полученных суспензий отбирали около 30 мл в центрифужные пробирки и центрифугировали в течение двух минут (ЦУМ-8, 2000 об/мин). 20 мл супернатанта помещали в кювету дозатора и добавляли раствор индикатора дегидрогеназной активности – трифенилтетразолия. Содержимое кюветы раскапывали в тест-планшет «Эко-Лог», содержащий набор тест-субстратов, 8-ми канальным дозатором ППМ-8 с одноразовыми сменными наконечниками, установленным на розлив 200 мкл. После раскапывания образцов заполненные суспензиями чашки инкубировали в термостате при температуре 28°C до появления визуально регистрируемой окраски ячеек 72 часа. После окончания инкубации осуществляли автоматическую регистрацию данных МСТ программно-аппаратным комплексом ЭКОЛОГ.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы Statistica 8.0 (StatSoft Inc, США).

Результаты и их обсуждение

В ходе изучения влияния личинок комаров-долгоножек на биологическую активность почвы сравнивались активности процессов, происходящих в контрольной урбо-дерново-глеевой почве и в почве, которая была взята для анализа после 1-месячного, трех- или пятимесячного пребывания в ней личинок, содержащихся при естественной плотности популяции 8-10 шт/кг почвы.

В предыдущих исследованиях нами был установлен высокий уровень микробной азотфиксации в кишечнике живых личинок, который составил порядка 105 нг C_2H_4 в час на грамм тела насекомого. В пересчете на 1 г содержимого кишечника и на единицы фиксированного молекулярного азота, активность азотфиксации у личинок *T. taxita* составляла 350 нг N_2 /ч на 1 г веса кишечника, что превышает значения, регистрируемые для кишечника дождевых червей и проволочников разных эколого-трофических групп [6,11].

Активность потенциальной азотфиксации за месяц воздействия личинок увеличилась в 3 раза, однако измерения этого же показателя на 5-ый месяц инкубации личинок не показали значительного роста – азотфиксация была в 4 раза выше по сравнению с контролем и увеличилась в лишь в 1,3 раза по сравнению с предыдущим измерением (табл .1). Аналогичное увеличение актуальной азотфиксации в 4 раза, но при этом, снижение потенциальной азотфиксации под воздействием личинок других насекомых – жуков-щелкунов – было обнаружено в модельном эксперименте при инкубации их в пойменных почвах [10]. Ранее нами было показано, что в присутствии личинок типулид актуальная азотфиксация в почве достоверно возрастала: за 2 месяца инкубации личинок этот показатель увеличился в 8 раз в сравнении с контролем и достигал значений 3,8 мкг C_2H_4 /г*час, что соответствовало потенциальной активности азотфиксации, обнаруженной в данном эксперименте. В целом, уровень азотфиксации, отмеченный нами в почве микрокосмов с личинками типулид, существенно, в 100-1000 раз, превышал значения, характерные для таежных почв – 0,5-1,5 нг N /г*сут [8,15].

Измерение актуальной денитрификации выявило неравномерное распределение количества выделяемой закиси азота (табл. 1). В контроле отмечены очень низкие значения этого показателя, а за первый месяц воздействия личинок на почву активность актуальной денитрификации

увеличилась в 21 раз, что свидетельствует о высокой степени преобразования нитратного азота почвы личинками типулид. В почве, населенной личинками в течение 3-х месяцев, показатели актуальной денитрификации оставались сопоставимы со значениями предыдущего измерения. Обнаруженные нами значения актуальной денитрификации были невысокими, хотя в литературе имеются сведения о значительной эмиссии закиси азота (до 60 нг N-N₂O/г) из кишечника личинок скарабеид [19].

Потенциальная денитрификация в тех же образцах была значительно выше актуальной, что свидетельствует о лимитировании денитрификации в микросомах количеством доступной органики и нитратов. При этом нами выявлено почти 2-х кратное увеличение количества выделяемой закиси азота в присутствии личинок комаров-долгоножек через 3 месяца инкубации (табл. 1). Тем не менее, отмечаемые нами значения не превышали средних показателей денитрификации (80-120 нМ N₂O/г*ч), характерных для зональных и гидроморфных почв европейской части России [15]. Таким образом, прогрессивное увеличение активности азотфиксации и стабилизация ее на высоком уровне, а также незначительные потери азота в процессе денитрификации могут косвенно свидетельствовать о возможном накоплении азота в местах обитания типулид.

При сравнении эмиссии метана из образцов контрольной почвы и почвы, которую населяли личинки комаров-долгоножек *T. taxita* в течение 1 и 3 месяцев (табл.1), отмечено заметное увеличение его количества. Через месяц жизнедеятельности личинок активность метаногенеза увеличилась в 1,5 раза по сравнению с контролем. Еще через 2 месяца этот уровень увеличился в 9 раз по сравнению с предыдущим измерением и в 15 раз в сравнении с контролем. Метаногенез в пищеварительном тракте самих личинок составлял 126±60 нгCH₄/г почвы,

что в 100 раз выше, чем в контрольной почве. Личинки жуков-щелкунов, имеющие прямой кишечник, без бродильной камеры, снижали метаногенез в почве [10].

Методом люминесцентной микроскопии в содержимом кишечника типулид нами обнаружена относительно невысокая численность бактерий - $0,45 \times 10^9$ кл/г кишечника, что почти в 7 раз ниже по сравнению с контрольной почвой $3,6 \times 10^9$ кл/г. Длина мицелия грибов в содержимом кишечника также снижается почти в 2 раза по сравнению с почвой – с 430 м/г почвы до 245 м/г кишечника. Личинки типулид данного вида являются детритоядными, то есть они заглатывают почвенные частицы и пропускают их через пищеварительный тракт, и, по-видимому, часть бактерий и грибов при этом переваривается. Однако в бродильной камере личинок нами установлена очень высокая численность бактерий – 20 млрд кл/г, что в 5 раз выше, чем в почве и в 20 раз в сравнении с содержимым других отделов кишечника. Длина мицелия грибов также значительно выше в бродильной камере – 1100 м/г содержимого кишечника. Вероятно, установленное нами увеличение скорости анаэробной минерализации органического вещества, в почве под влиянием личинок типулид, выражающееся в значительном увеличении метаногенеза, обусловлено деятельностью этих микроорганизмов.

Актуальная эмиссия углекислого газа (табл. 1) увеличилась в 1,4 раза за первый месяц воздействия личинок на почву, но при дальнейшей инкубации личинок скорость эмиссии CO_2 не изменилась.

Потенциальная эмиссия углекислого газа (табл. 1) в образце почвы, в котором личинки типулид обитали месяц, была сопоставима с контролем. В образцах почвы, в которой типулиды обитали в течение трех месяцев, потенциальная эмиссия CO_2 лишь незначительно возрастает и по сравнению с контролем, и с предыдущими измерениями. На основании полученных данных можно сделать вывод, что под воздействием личинок

типулид аэробная минерализация органического вещества не увеличивается.

Ранее нами было показано, что биомасса гетеротрофных микроорганизмов в почве после месячного обитания в ней личинок *T. taxita* достоверно увеличивалась почти в два раза - с 360,64 мкгС/г почвы до 646,69 мкгС/г почвы (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Таким образом, можно предположить, что, хотя биомасса микроорганизмов и увеличивается, их активность остается неизменной, по-видимому, в связи с низким содержанием доступного органического вещества.

Методом мультисубстратного тестирования были определены параметры функционального биоразнообразия бактерий в содержимом кишечника личинок типулид, в контрольных образцах почвы и в почве, в которой они обитали в течение 5-ти месяцев (табл. 2). В результате жизнедеятельности личинок *T. taxita* в урбо-дерново-глеевой почве происходит существенное увеличение числа потребляемых субстратов (N), что аналогично тем же показателям для кишечника личинок, но в кишечнике микробное сообщество более разнообразно (H) и проводит бóльшую метаболическую работу (W). После пребывания *T. taxita* в почве уменьшается коэффициент d, что свидетельствует о повышении устойчивости микробного сообщества [3]. По величине параметра d контрольная почва попадает в категорию систем с истощёнными ресурсами (0,4-0,8), а после пребывания в ней личинок она переходит в категорию устойчивых систем (0,1-0,4).

Выводы

Установлена высокая микробная азотфиксация в пищеварительном тракте личинок комаров-долгоножек *T. taxita*, значительно увеличивающая активность азотфиксации в почве, в которой они обитают.

Бактерии-азотфиксаторы из кишечника типулид длительное время сохраняются в почве, увеличивая активность почвенной азотфиксации в 2 раза за первый месяц и в 8 раз за три месяца жизнедеятельности личинок *T. taxita*, что может способствовать накоплению азота в местах обитания личинок.

Показано, что в почве, населенной личинками *T. taxita* в несколько раз увеличивается скорость процессов микробной трансформации азота и углерода. В почве в местах обитания личинок типулид, прежде всего, повышается анаэробная минерализация органического вещества, о чем свидетельствует значительное увеличение эмиссии метана. При этом эмиссия углекислого газа под влиянием жизнедеятельности личинок изменяется незначительно.

Согласно данным, полученным методом МСТ, под воздействием личинок долгоножек в почве значительно увеличивается активность метаболической работы, проводимой микробным сообществом, а также возрастает число потребляемых микроорганизмами субстратов и устойчивость микробного комплекса.

Благодарности:

* Работа поддержана грантом РФФИ №16-04-01864а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бызов Б.А.* Зоомикробные взаимодействия в почве. – М.: ГЕОС, 2005.
2. *Бызова Ю.Б., Гиляров М.С., Дунгер В. и др.* Количественные методы в почвенной зоологии. – М.: Наука, 1987.
3. *Горленко М.В., Кожевин П.А.* Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ. – М.: Макс Пресс, 2005.
4. *Добровольская Т.Г.* Структура бактериальных сообществ почв. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. С. 113-116.
5. *Карпачевский Л.О.* Экологическое почвоведение. – М.: ГЕОС, 2005.
6. *Костина Н.В., Богданова Т.В., Умаров М.М.* Биологическая активность копролитов дождевых червей // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2011. № 1. С. 20–26.
7. *Кривошеина М.Г.* Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых. – М.: Товарищество научных изданий "КМК", 2012.
8. *Мамай А.В.* Микробная трансформация соединений азота и углерода в лесных почвах средней тайги (на примере Карелии): автореферат дис. канд. биол. наук: 03.02.03 – Микробиология. — Москва, 2014. — 24 с.
9. Методы почвенной микробиологии и биохимии. Под ред. Д.Г. Звягинцева. - М.: Изд-во МГУ, 1991.
10. *Самойлова Е.С., Костина Н.В., Стриганова Б.Р.* Влияние жизнедеятельности почвообитающих личинок насекомых на микробные процессы в почве // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2015. № 6. С. 653–660.

11. *Самойлова Е.С., Костина Н.В., Стриганова Б.Р.* Несимбиотическая азотфиксация в кишечнике личинок жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Доклады Академии наук. 2015. Т. 461. № 2. С. 242–245.
12. *Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофагов. – М.: «Наука», 1980. С. 120-122.
13. *Стриганова Б.Р.* Пищевая активность почвенных личинок долгоножек (Diptera, Tipulidae) // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 3. С. 377-383.
14. *Стриганова Б.Р.* Сравнительная характеристика деятельности разных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки // Экология. 1971. №4. С. 36-43.
15. *Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л.* Микробиологическая трансформация азота в почве. – М.: ГЕОС. 2007.
16. *Cook D.M., Henriksen E.C., Urcurch R., Peterson J.B.D.* Isolation of Polymer-Degrading Bacteria and Characterization of the Hindgut Bacterial Community from the Detritus-Feeding Larvae of *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae) // Appl. Environ. Microbiol. 2007. V. 73. №17. P. 5683–5686.
17. *Kane M.D., Mueller U.G.* Insights from insect-microbe symbioses. In J. T. Staley and A.-L. Reysenbach (ed.), Biodiversity of microbial life. 2002. Wiley-Liss, Inc., New York, NY. P. 289-313.
18. *Klug M.J., Kotarski S.* Bacteria associated with the gut tract of larval stages of the aquatic crane fly *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae) // Appl. Environ. Microbiol. 1980. V.40. №.2. P.408–416.
19. *Majeed M.Z., Miambi E., Barois I. et al.* Contribution of white grubs (Scarabaeidae: Coleoptera) to N₂O emissions from tropical soils // Soil Biology and Biochemistry. 2014. V. 75. P. 37-44.

20. *Oosterbroek P.* Catalogue of the Craneflies of the World (Insecta, Diptera, Nematocera, Tipuloidea). 2007. Available from: <http://ip30.eti.uva.nl/ccw/> (Access 11 Apr 2007).
21. *Perel T.S., Karpachevsky L.O., Yegorova E.V.* The role of Tipulidae larvae (Diptera) in decomposition of forest litter-fall // *Pedologia*. 1971. V.11. P. 125-134.

Таблица 1.

Изменение активности микробиологических процессов в урбо-дерново-глиеевой почве при инкубации в ней личинок тигулид *T. maxima*.

Процесс	Почва, контроль	Почва после инкубации <i>T. maxima</i> (1 мес.)	Почва после инкубации <i>T. maxima</i> (3-5* мес.)
Потенциальная азотфиксация, мкгC ₂ H ₄ /г*ч	0,98 ± 0,17	3,26 ± 0,53	4,42± 0,26*
Актуальная денитрификация, мкгN ₂ O/г*сут	0,33 ± 0,02	6,93 ± 0,19	6,32±0,21
Потенциальная денитрификация, мкгN ₂ O/г*сут	62,15 ± 1,44	68,25 ± 5,2	107,3 ± 10,2
Актуальный метаногенез, нгCH ₄ /г*сут	3,13 ± 0,09	5,17 ± 1,44	44,31 ± 5,49
Актуальная эмиссия углекислого газа, мкмоль CO ₂ /г*сут	0,62± 0,31	0,84 ± 0,12	0,77 ± 0,05
Потенциальная эмиссия углекислого газа, мкмоль CO ₂ /г*сут	2,55 ± 0,53	2,39 ± 0,89	2,72 ± 0,91

Таблица 2.

Основные показатели функционального разнообразия (метод МСТ) микробных комплексов урбо-дерново-глеевой почвы, и пищеварительного тракта личинок типулид.

Субстрат	Индекс Шеннона, H	Выравненность, E	Число потребляемых субстратов, N	Средняя метаболическая активность, W	Адаптационный индекс, d
почва	4,02	0,983	25	1650	0,79
почва после инкубации личинок типулид (5 мес)	4,91	0,984	38	1843	0,35
Кишечник типулид	5,15	0,987	38	1928	0,23

IMPACT OF THE VITAL ACTIVITY OF SOIL-LIVING TIPULIDAE LARVAE (*TIPULA MAXIMA*) ON THE SOIL BIOLOGICAL ACTIVITY

N.V. Kostina, A.N. Chernysheva, M.V. Gorlenko, J.E. Kozlova, M.M. Umarov

The effects of the crane-fly larvae (Diptera, Tipulidae) on the functional diversity of soil microbial communities, as well as the activity of the processes of transformation of nitrogen and carbon in the soil, were studied. It has been established that the rate of nitrogen fixation, denitrification and methanogenesis significantly increases as a result of the life activity of larvae in the soil, the indices of functional diversity (the number of consumed substrates, the metabolic work) and the stability of the microbial complex increase.

Key words: tipulidae larvae, nitrogen fixation, denitrification, carbon dioxide emission, methanogenesis, CLPP.

Сведения об авторах

Костина Наталья Викторовна, к.б.н., доц. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В.Ломоносова,
Телефоны: рабочий - (495) 939-35- 46
мобильный – 8-906- 096-32- 64
e-mail: nvkostina@mail.ru

Чернышёва Ангелина Николаевна, аспирант кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В.Ломоносова
Телефон: мобильный – 8-916-241-72-05
e-mail: bravolina119@gmail.com

Горленко Михаил Владимирович, к.б.н., н.с. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В.Ломоносова
Телефон: мобильный – 8-926-707-16-17
e-mail: yaminon@mail.ru

Козлова Юлия Евгеньевна, к.б.н., ученый секретарь Ученого совета МГУ имени М.В.Ломоносова,
Телефоны: рабочий - (495) 939-21- 01
e-mail: jk_msu@mail.ru

Умаров Марат Мутагарович, д.б.н., проф. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В.Ломоносова
Телефоны: рабочий - (495) 939-44- 46
e-mail: mumarov@mail.ru