



На правах рукописи

ТРУЛОВА Алиса Сергеевна

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ
СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Пенза – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Пензенский государственный университет» на кафедре «Зоология и экология».

- Научный руководитель – доктор биологических наук, профессор
Мазей Юрий Александрович.
- Официальные оппоненты: **Бобров Анатолий Александрович,**
доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры «География почв»
ФГБОУ ВПО «Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова»;
Швеёнкова Юлия Борисовна,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
ФГБУ «Государственный природный
заповедник «Приволжская лесостепь».
- Ведущая организация – Институт клеточного и внутриклеточного
симбиоза Уральского отделения Российской
академии наук, г. Оренбург.

Защита состоится 24 декабря 2013 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.337.02 на базе ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный технологический университет» по адресу: 440039, г. Пенза, пр. Байдукова / ул. Гагарина, д. 1а/11, корпус 1, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный технологический университет».

Автореферат разослан 22 ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Яхкинд Михаил Ильич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Раковинные амебы – функциональная полифилетическая группа простейших, объединяющая амебоидные организмы, заключенные в раковинку (размером 5–300 мкм) с одним или двумя отверстиями для выхода псевдоподий. Для построения своей раковинки эти организмы используют кремниевые, известковые или органические материалы (Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006). Они встречаются по всему миру в различных наземных, пресноводных и болотных местах обитания, но чаще всего – во влажных кислых почвах и торфах с высоким содержанием органических веществ, а также в водоемах со стоячей водой, озерах и сточных водоочистных сооружениях (Smith et al., 2007). Мировая фауна раковинных корненожек насчитывает около 2000 видов и внутривидовых таксонов (Корганова, 2003).

Раковинные амебы наряду с другими микроорганизмами играют важную роль в минерализации органического вещества почвы (Foissner, 1987). Многие виды имеют четко определенные экологические предпочтения, что делает их полезными биоиндикаторами (Foissner, 1999; Meisterfeld, 1997). Предшествующие исследования показали, что обилие каждого вида в сообществе контролируется набором экологических переменных. Наличие влаги (влажность субстрата или глубина залегания грунтовых вод) считается самым важным фактором, определяющим специфику состава и структуры локальных сообществ раковинных амеб в болотах; вторым по значимости фактором обычно является pH (Meisterfeld, 1977, 1978; Beyens et al., 1990, 1994, 1995; Tolonen et al., 1992; Charman, 1992, 1997; Bobrov et al., 1999; Booth, 2001, 2002; Mitchell et al., 1999, 2000; Gilbert, Mitchell, 2006). Раковинные амебы реагируют на модификации условий среды изменением численности и видового состава сообществ, а также изменением морфологического строения раковинки. Раковинки этих одноклеточных животных являются своего рода посредниками между организмом и средой и аккумулируют экологические воздействия на популяцию. Благодаря хорошей сохранности раковинок в торфяных отложениях возможно использование раковинных амёб для палеореконструкции климатических изменений и состояния среды (ризоподный анализ). Однако для развития и совершенствования методов биоиндикации и ризоподного анализа необходимо изучение экологии современных сообществ раковинных корненожек.

История изучения раковинных амеб начинается со случайных находок отдельных видов в середине XIX в. (Greef, 1866; Schneider, 1878). На первых этапах исследования носили описательный характер. Позже появились работы, касающиеся фаунистики, экологии и индикаторной роли этих простейших; постепенно расширялась география исследований (Bonnet, 1959, 1960, 1961, 1974, 1975; Chardez, 1960, 1964, 1965, 1972; Decloitre, 1964, 1973, 1977; Schönborn, 1964, 1966). В настоящее время все больше работ посвящается изучению структурной организации сообществ корненожек в разных типах биотопов и выявлению основных причин изменения видового состава и численности в макро-, мезо- и микромасштабе (Корганова, 1997; Бобров, 1999; Мазей, 2008).

В экологии любых организмов важную роль играют сезонные перестройки сообщества. Сезонные изменения сообществ тестацей характеризуются изменением численности, видового разнообразия и комплекса доминирующих видов. К настоящему времени имеется лишь несколько работ, посвященных сезонной организации сообществ раковинных амёб (Heal, 1964; Cousteaux, 1976; Schonborn, 1992; Говоркова, 2006; Цыганов, 2007; Todorov, Golemansky, 2007; Ембулаева, 2009; Алпатова, 2010; Булатова, 2010). Тем не менее, этих данных явно недостаточно, чтобы выстроить полную картину представлений о сезонных модификациях ассоциаций корненожек в условиях умеренного климата.

Цель и задачи исследования.

Цель работы – выявить основные закономерности сезонных изменений структуры сообществ раковинных амёб в основных типах заболоченных и почвенных местообитаний Среднего Поволжья на примере Пензенской области.

В связи с этим были поставлены следующие задачи.

1. Определить видовой состав, обилие и структуру сообществ раковинных амёб в модельных типах биогеоценозов Среднего Поволжья, включающих сфагновые и низовые болота, заболоченные, мелколиственные, широколиственные, хвойные леса, травяные и кустарниковые фитоценозы.

2. Проанализировать направления сезонных изменений видовой структуры сообществ в разных типах местообитаний.

3. Выявить закономерности сезонных изменений общего обилия раковиннок корненожек и доли живых особей в сообществе.

4. Проанализировать особенности сезонной динамики интегральных характеристик видового разнообразия в сообществах.

Научная новизна. Впервые изучена сезонная динамика численности и видовой структуры сообществ раковинных амёб для пяти различных экосистем Среднего Поволжья. Впервые исследовалась зависимость сезонных изменений видовой структуры сообщества от влажности почвы и типа субстрата. Показано, что сезонный вектор сообщества выглядит как переход от специфических весенне-летних вариантов с преобладанием комплекса эврибионтных и бリオфильно-гидрофильных видов к неспецифическим осенним состояниям с доминированием исключительно эврибионтных форм. Впервые отмечено, что сезонные изменения обилия раковиннок в заболоченных местообитаниях не связаны с уровнем увлажненности субстрата, а в почвенных биотопах, как правило, возрастание численности корненожек следует за повышением уровня увлажненности. Впервые приводится фаунистический список, состоящий из 119 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб для Никольского болота, которое с 2000 г. является водным памятником природы Пензенской области.

Научно-практическая значимость. Материалы диссертации дают основу для проведения инвентаризации биоразнообразия населения сфагновых и почвенных раковинных амёб и раскрывают особенности организации сообществ одноклеточных организмов, составляющих функциональную основу болотных и лесных экосистем. Выявленные теоретические закономерности позволяют расширить существующие представления о сезонной изменчивости биологиче-

ских сообществ. Полученные в ходе диссертационного исследования новые данные могут быть использованы в преподавании общеэкологических и зоологических курсов в вузах.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на: V Всероссийской научно-инновационной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (Москва, 2009), XIV и XVI межвузовских конференциях преподавателей и студентов «Реймерсовские чтения», посвященных памяти Н.Ф. Реймерса (Пенза, 2010, 2012), 10-й Международной конференции «Сахаровские чтения: экологические проблемы XXI века» (Минск, 2010), IV международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011), VI международном симпозиуме по раковинным амебам (Китай, Сямынь, 2012), XVII межвузовской научной конференции студентов «Реймерсовские чтения», посвященной памяти академика В.И. Вернадского (Пенза, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 4 статьи в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов, рекомендованных ВАК.

Личный вклад автора. Автор лично участвовал в сборе полевого материала, определении видового состава сообществ раковинных амеб, обработке и интерпретации полученных данных и оформлении работы. В совместных публикациях вклад автора составил 60–70 %.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 174 страницах, состоит из введения, 5 глав, выводов и 16 приложений. Список литературы включает 208 источников, в том числе 121 – на иностранных языках. Работа иллюстрирована 61 рисунком и 23 таблицами.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В средне и сильно увлажненных местообитаниях сезонные изменения сообществ раковинных амеб проявляются в изменениях состава доминирующего комплекса видов по направлению от преобладания гигрофилов весной к массовому развитию эврибионтов летом и осенью. В слабо увлажненных биотопах сезонные изменения представляют собой перекомбинацию доминирующих видов, представленных главным образом эврибионтами.

2. Сезонные изменения обилия раковинок в заболоченных местообитаниях, как правило, не связаны с уровнем увлажненности субстрата, а в почвенных биотопах, как правило, возрастание численности корненожек следует за повышением уровня увлажненности.

3. На фоне изменений в обилии организмов и видовой структуры сообщества интегральные показатели, оцененные индексами разнообразия Шеннона и выравнимости Пиелу, высоки и достоверно стабильны, что косвенно свидетельствует о сезонной устойчивости и насыщенности нишевой структуры локальных сообществ в исследованных биогеоценозах.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводится анализ феномена сезонной изменчивости биологических сообществ, рассматриваются особенности сезонной динамики некоторых групп беспозвоночных животных, а также обсуждаются проблемы, связанные с изучением сезонных изменений в сообществах простейших, в частности, раковинных амёб.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для изучения сезонной динамики сообществ раковинных амёб был собран в течение вегетативных сезонов 2007–2012 гг. в разнотипных сфагновых и почвенных биотопах Пензенской области: район № 1 – заболоченный лес в окрестностях с. Леонидовка (Пензенский р-н); район № 2 – сфагновое болото и окружающие его леса в окрестностях с. Никольское (Кузнецкий р-н); район № 3 – травянистые и древесные биогеоценозы Островцовской лесостепи (Кольшлейский р-н); район № 4 – Присурская пойменная дубрава (Пензенский р-н); район № 5 – Никоновский сосновый бор (Городищенский р-н).

Отбор проб. В заболоченных биогеоценозах (районы № 1 и № 2) биотопы для исследования отбирали таким образом, чтобы по возможности охватить все разнообразие сфагновых местообитаний, от затопленных мочажин до сухих кочек, а также основные типы наземных местообитаний в прилежащих к болотам лесных фитоценозах.

Исследования сообществ раковинных амёб в наземных экосистемах проводили на примере пяти основных типов, характерных для лесостепи Среднего Поволжья: травяных фитоценозов (луговые степи, остепненные луга, мезофитные луга) – район № 3, кустарниковых фитоценозов (миндальники, вишарники, молодые терновники) – район № 3, мелколиственных лесах (старовозрастные терновники, черемушники, осинники) – район № 3, широколиственных лесах (дубравах) – район № 4, хвойных лесах (сосняках сложных) – район № 5. В каждом типе фитоценозов было выбрано по три биотопа, отражающих внутрипарцеллярную гетерогенность.

В пределах каждого из биотопов отбирались по три пробы. Каждая наземная проба представляла собой образец, состоящий из подстилки (горизонт A_0) и верхнего двухсантиметрового почвенного горизонта A_1 . Сфагновые пробы представляли собой горизонт «зеленого мха» и верхние 5 см «белого мха» (очеса).

Пробы в районах №№ 1 и 2 отбирались ежемесячно с апреля по ноябрь, в районах №№ 3–5 – четыре раза за сезон (начало мая, конец июня, середина августа, начало октября). В сфагновых биотопах измеряли уровень залегания грунтовых вод (УГВ, см) при помощи линейки и кислотность среды (рН) потенциометрическим способом. В наземных биотопах измеряли увлажненность субстрата гравиметрическим способом.

Лабораторную обработку проб осуществляли по стандартным протоzoологическим методикам. Подсчет особей раковинных амёб проводили в водных суспензиях, с использованием микроскопа Микмед–5 при увеличении $\times 200$. При проведении количественных учетов просчитывали не менее 150 экземпля-

ров в каждом образце. Полученные величины численности пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

Статистический анализ. Классификацию сообществ осуществляли при помощи иерархического кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа–Крика (по данным о присутствии/отсутствии видов), Мориситы (по данным об относительных обилиях видов). Для выявления типов сообществ, отличающихся структурой и формирующихся на разных станциях, проводили ординацию видов методом анализа соответствия или анализа главных компонент на основе величин относительных обилий видов. Для оценки достоверности различий в видовом богатстве, численности и биомассе между объектами использовали критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони к уровням значимости для множественных сравнений (Гланц, 1998). Статистическую обработку данных производили при помощи пакетов программ Microsoft Office Excel 2010, PAST 2.17 (Hammer et al., 2001).

ГЛАВА 3. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В ЗАБОЛОЧЕННОМ ЛЕСУ

3.1. Видовой состав и структура сообщества

Исследования проводили в течение 2008–2009 гг. Изучали сообщества корненожек в трех биотопах: 1) среднеувлажненные эпигейные мхи, 2) переувлажненные (обычно погруженные в воду) субстраты – мхи и подстилка, 3) слабоувлажненные субстраты – подстилка (табл. 1).

За весь период исследования в заболоченном лесу в окрестностях с. Леонидовка Пензенской обл. обнаружено 54 вида и внутривидовых таксона раковинных амёб, относящихся к 12 семействам. Все виды широко распространены и относятся к мохово-почвенной группировке. Преобладающими по количеству видов являются семейства Arcellidae, Centropuxidae, Nebelidae и Euglyphidae. Локальные сообщества отличаются друг от друга по составу доминирующего комплекса. В каждом из них доминируют от 2 до 6 видов, которые в совокупности образуют более 60 % общей численности организмов в сообществе (табл. 2).

Наибольшие различия видовой структуры (47,6 %) связаны с отличиями сообществ, формирующихся в наиболее увлажненных условиях биотопа № 2 (рис. 1). В сообществах этой станции комплекс дифференцирующих видов представлен гигрофилами *Arcella arenaria*, *Nebela bohémica* и *N. militaris*. Разнообразны и обильны представители рода *Arcella* (*A. arenaria*, *A. conica*, *A. catinus*, *A. intermedia*, *A. hemisphaerica*, *A. rotundata*) и рода *Nebela* (*N. bohémica*, *N. militaris*, *N. tincta*, *N. dentistoma*, *N. parvula*, *N. wailesi*). Отсутствуют либо малочисленны типичные мезофильные виды *Centropuxis minuta*, *Trigonopuxis minuta*, *T. arcula*. Во всех остальных сообществах доминируют мезо-ксерофильные виды: *Phryganella hemisphaerica*, *Ph. acropodia* v. *penardi*, *Trinema complanatum*, *T. enchelys*, *Corythion dubium*.

Таблица 1. Характеристика исследованных биотопов.

Биотоп 1	Биотоп 2	Биотоп 3
1.1 – <i>Sphagnum centrale</i> 1.2 – <i>Polytrichum commune</i> 1.3 – <i>Pleurozium schreberi</i>	2.1, 2.2 – <i>Sphagnum centrale</i> 2.3 – подстилка	3.1, 3.2, 3.3 – подстилка

Таблица 2. Относительные обилия (% по численности) доминирующих видов раковинных амёб в сообществе (июль 2008 г.).

Вид	Станция								
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	3.1	3.2	3.3
<i>Arcella arenaria</i>	3,9	0,0	0,0	34,6	37,3	15,2	0,3	1,2	0,0
<i>Centropyxis minuta</i>	3,3	10,7	15,6	2,0	2,0	2,2	6,9	3,7	17,1
<i>Corythion dubium</i>	10,8	19,7	17,6	15,5	20,1	9,8	25,5	7,0	12,3
<i>Nebela bohémica</i>	25,2	12,7	0,0	0,7	9,3	15,6	14,9	14,3	0,0
<i>Nebela militaris</i>	23,1	8,3	0,0	1,9	0,0	13,4	0,0	8,8	0,0
<i>Phryganella acropodia v. penardi</i>	2,4	5,3	10,4	6,7	0,0	2,9	6,7	5,2	6,8
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	9,0	11,7	17,9	8,4	5,3	7,3	11,3	8,5	17,4
<i>Trinema enchelys</i>	2,1	4,0	1,3	3,7	6,1	16,3	10,0	10,9	7,2
<i>Trinema complanatum</i>	2,40	3,0	0,0	0,0	0,0	4,7	1,8	6,4	14,3

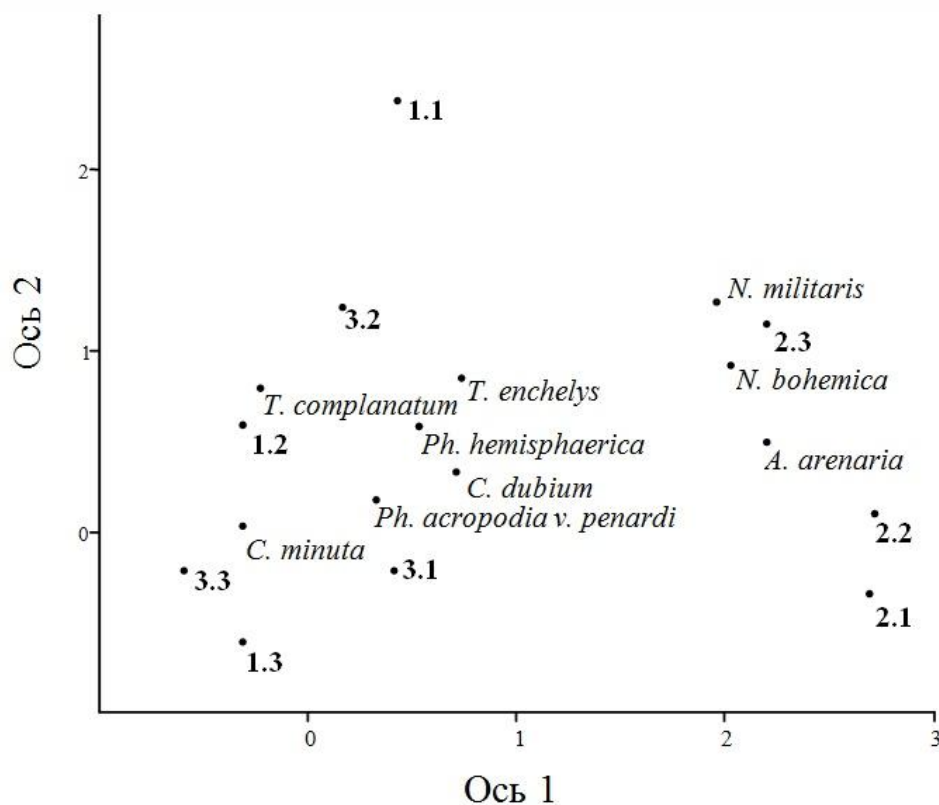


Рис. 1. Результаты ординации локальных сообществ методом анализа соответствия по относительным обилиям доминирующих видов (июль 2008 г.). Ось 1 объясняет 47,6 % дисперсии видовой структуры, Ось 2 – 31,2 %. 1.1–3.3 – станции (см. табл. 1).

Результаты кластерного анализа (рис. 2) подтверждают специфику наиболее увлажненных сфагновых местообитаний (станции 2.1 и 2.2) как по видовому составу (индекс Раупа-Крика), так и по видовой структуре (индекс Мориситы).

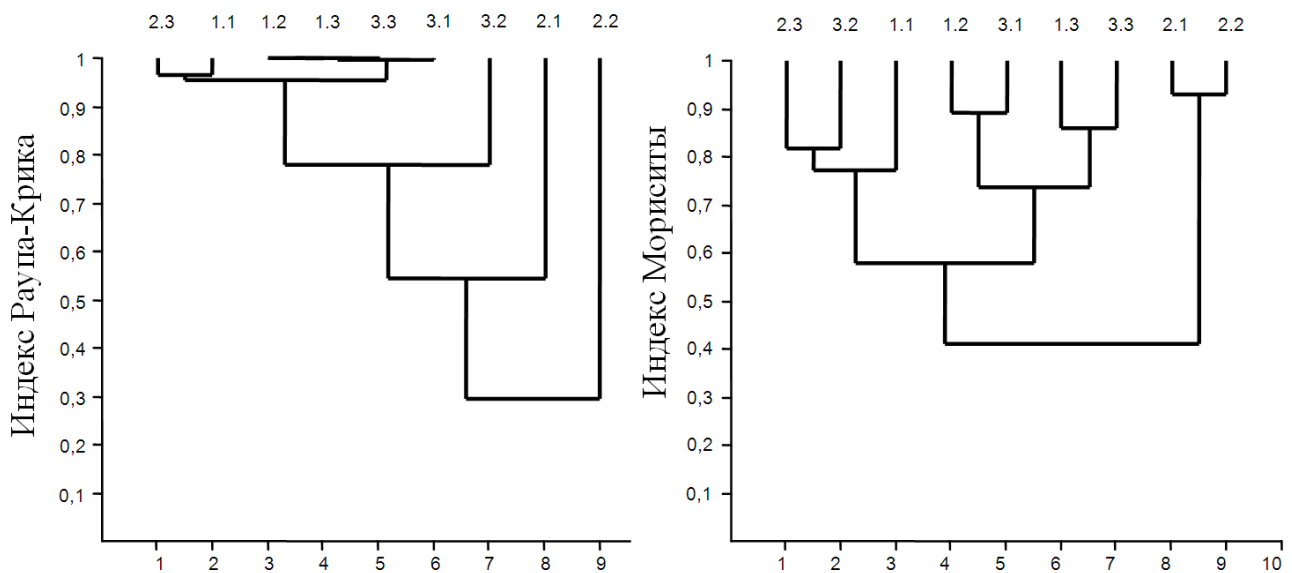


Рис. 2. Результаты классификации локальных сообществ при помощи кластерного анализа по видовому составу (индекс Раупа-Крика) и видовой структуре (индекс Мориситы).

Таким образом, в формировании видовой структуры сообществ раковинных амеб в исследованном заболоченном лесу в окрестностях с. Леонидовка первоочередную роль играет степень увлажнения биотопа и тип субстрата, что подтверждают результаты многочисленных работ, проведенных ранее на моховых болотах (Бобров и др., 2002; Gilbert, Mitchell, 2006). Следовательно, полученные результаты позволяют расширить область применения указанной закономерности для сообществ корненожек, формирующихся в лесных сфагномах при отсутствии свободной грунтовой воды, а не только для типичных верховых болот.

3.2. Сезонная динамика

В работе представлены данные за 2008 г., когда пробы отбирали ежемесячно с апреля по ноябрь (за исключением сентября). Показатели видового богатства и разнообразия в течение сезона изменяются незначительно и недостоверно (рис. 3). Наибольшее количество видов зафиксировано в октябре и ноябре (в среднем 19 видов на местообитание). Наименьшее – в мае (15 видов). Самое низкое значение индекса видового разнообразия Шеннона отмечено в апреле (2,1), к тому же в этом месяце минимальным является значение индекса выравненности видовой структуры сообщества Пиелу (0,5). В остальные месяцы показатели видового разнообразия остаются на одном уровне.

Усредненная картина сезонных изменений численности организмов в сообществах представлена на рис. 4. Максимальное значение – 22,4 тыс. экз./г приходится на апрель. Минимальные показатели зафиксированы в мае и октябре – 11,2 тыс. экз./г и 11,6 тыс. экз./г соответственно. В летний период численность колеблется в пределах 13,7–18,0 тыс. экз./г.

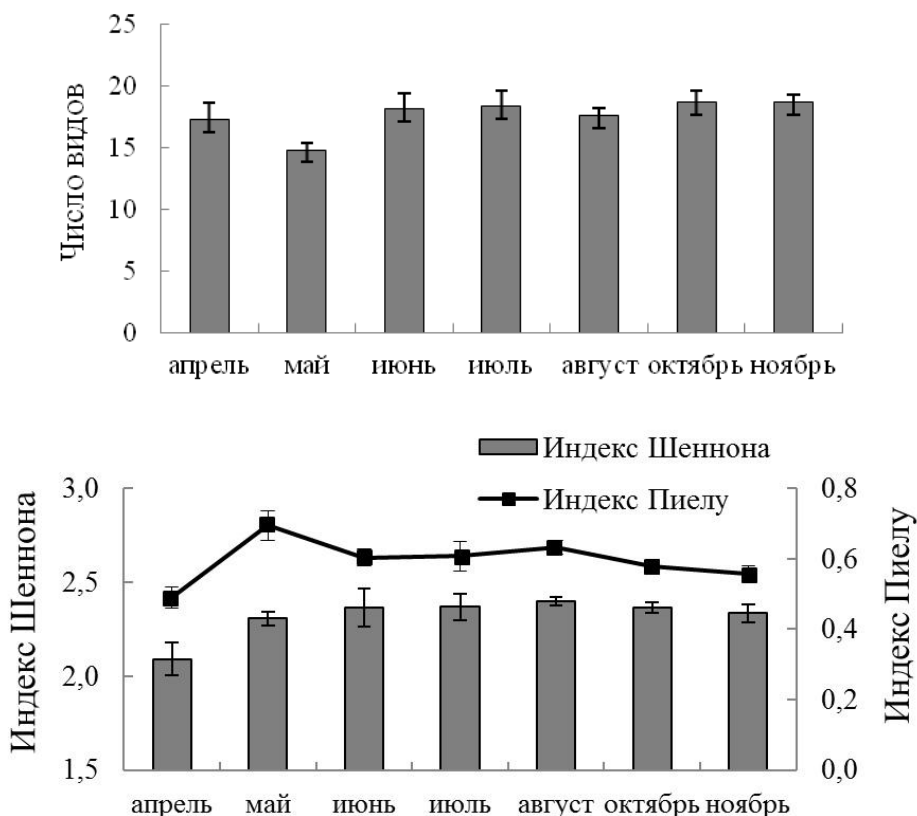


Рис. 3. Изменение показателей видового богатства и разнообразия сообщества в течение сезона. Планки погрешностей – ошибка средней.

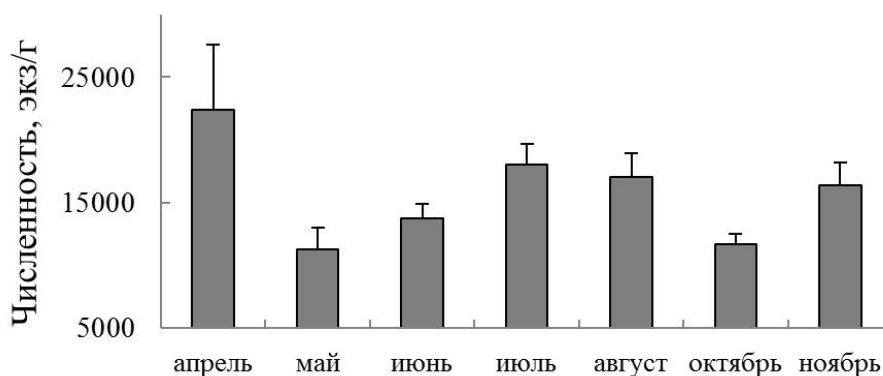


Рис. 4. Изменение численности организмов в сообществе (усреднено по всем станциям). Планки погрешностей – ошибка средней.

Усредненная по биотопам картина сезонной дифференциации сообществ выглядит следующим образом (рис. 5). Для сообществ раковинных амёб характерны отчетливые изменения в структуре в течение сезона и выделяются три варианта, формирующиеся соответственно весной (апрель–май), летом (июнь–июль) и осенью (август–ноябрь). Весной наиболее специфичны гигрофилы – представители семейства Arcellidae: *Arcella rotundata*, *A. intermedia*, *A. conica*, при этом высокой численности достигали и эврибионты *Euglypha ciliata glabra*, *E. laevis*, *Nebela militaris*, *Trinema enchelys*, *T. complanatum*. Летом формирова-

лась смешанная группировка доминантов: *Phryganella acropodia* v. *penardi*, *Corythion dubium*, *Arcella arenaria*. В конце лета и осенью преобладали эврибионтные виды: *Phryganella hemisphaerica*, *Centropyxis minuta*, *Trigonopyxis minuta*, *T. arcula*, *Euglypha ciliata*, *Nebela bohémica*, *Tracheleuglypha dentata*.

Наиболее отчетливо указанная картина сезонных изменений проявляется в средне увлажненных биотопах (рис. 6), где доминирующая группировка весьма четко модифицируется по направлению от весеннего через летний к осеннему варианту. В сильно увлажненных биотопах (рис. 7) выделяется весенний вариант с преобладанием гигрофилов из рода *Arcella*, а также летне-осенний вариант с колеблющейся структурой доминантов, включающей представителей всех экологических групп корненожек. В слабо увлажненных биотопах (рис. 8) сезонные изменения видовой структуры в целом незначительны. Доминирующий комплекс видов представлен эврибионтными формами, перетасовка которых и приводит к циклическим изменениям сообщества: поздние варианты весьма напоминают ранневесенние.

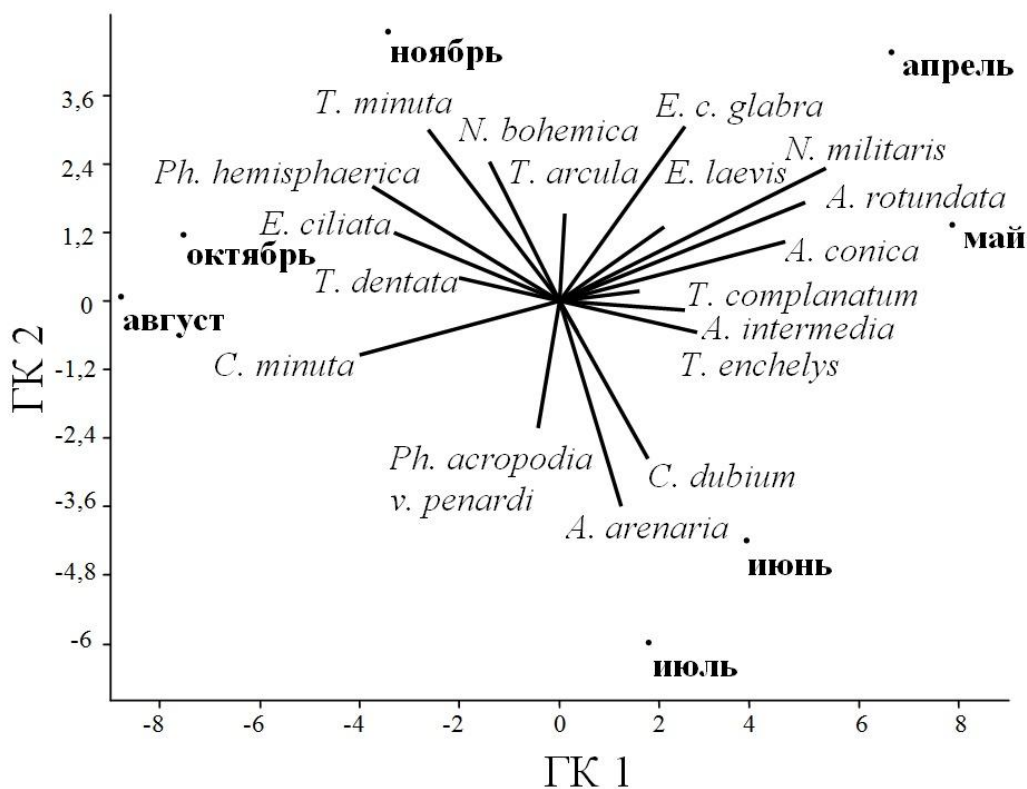


Рис. 5. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (усреднено по всем биотопам). 1 ГК – первая главная компонента, объясняющая 52,3 % дисперсии видовой структуры, 2 ГК – 21,8 %.

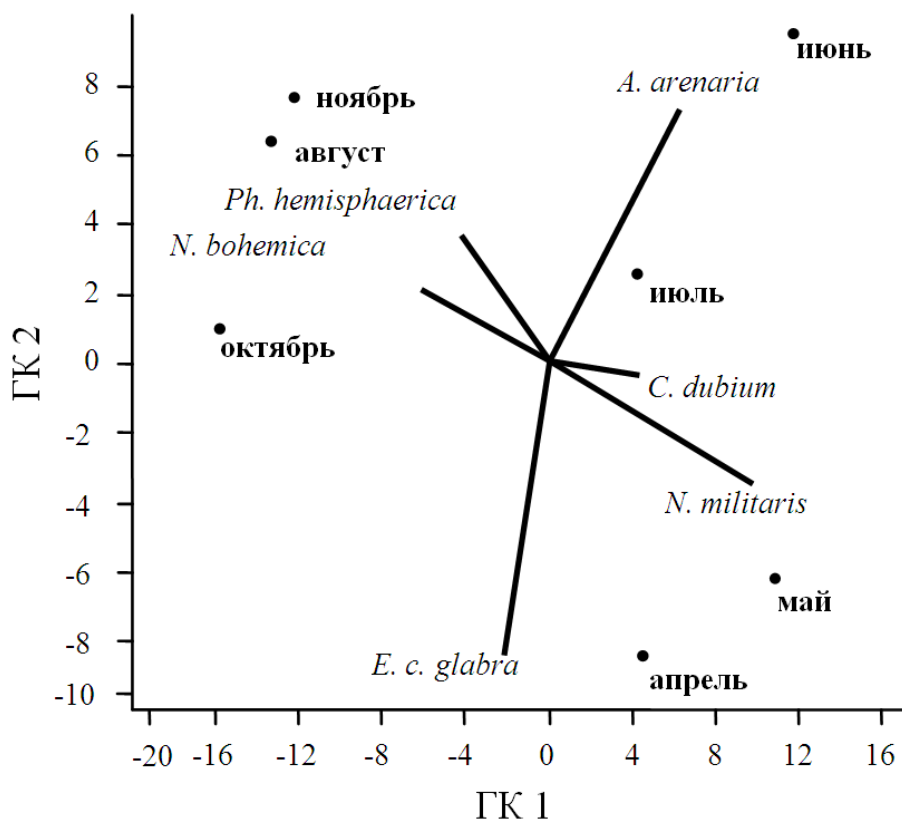


Рис. 6. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (биотоп № 1). 1 ГК – 46,1 %, 2 ГК – 28,1 %.

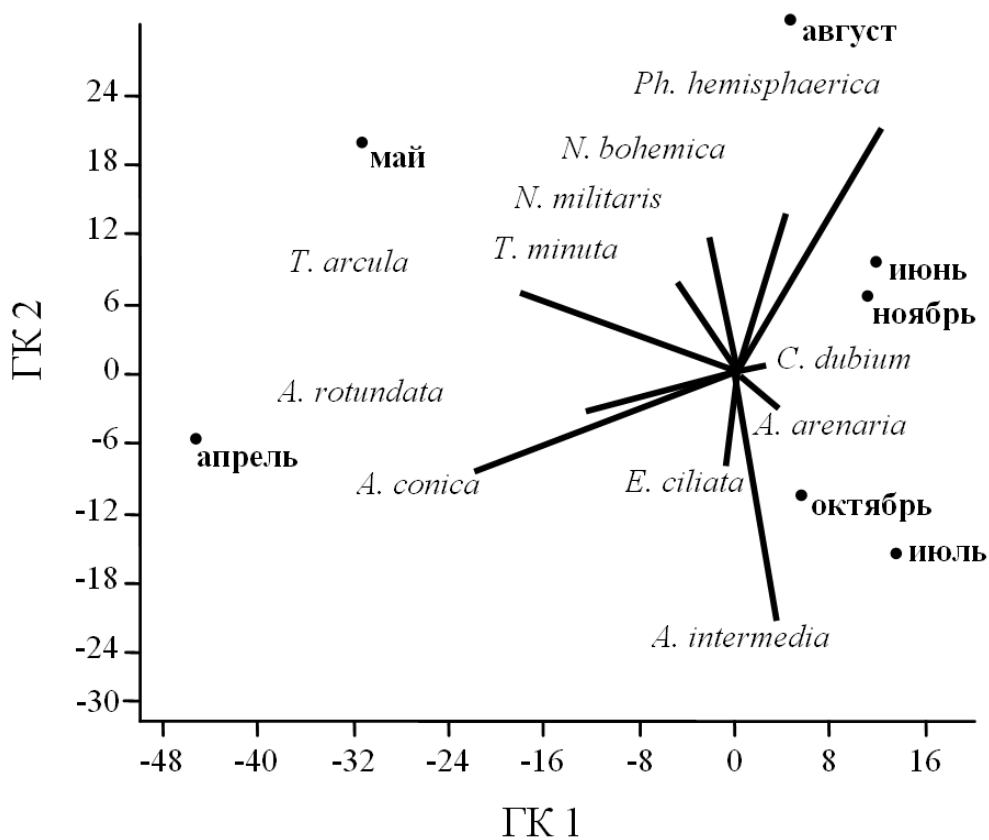


Рис. 7. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (биотоп № 2). 1 ГК – 57,8 %, 2 ГК – 26,6 %.

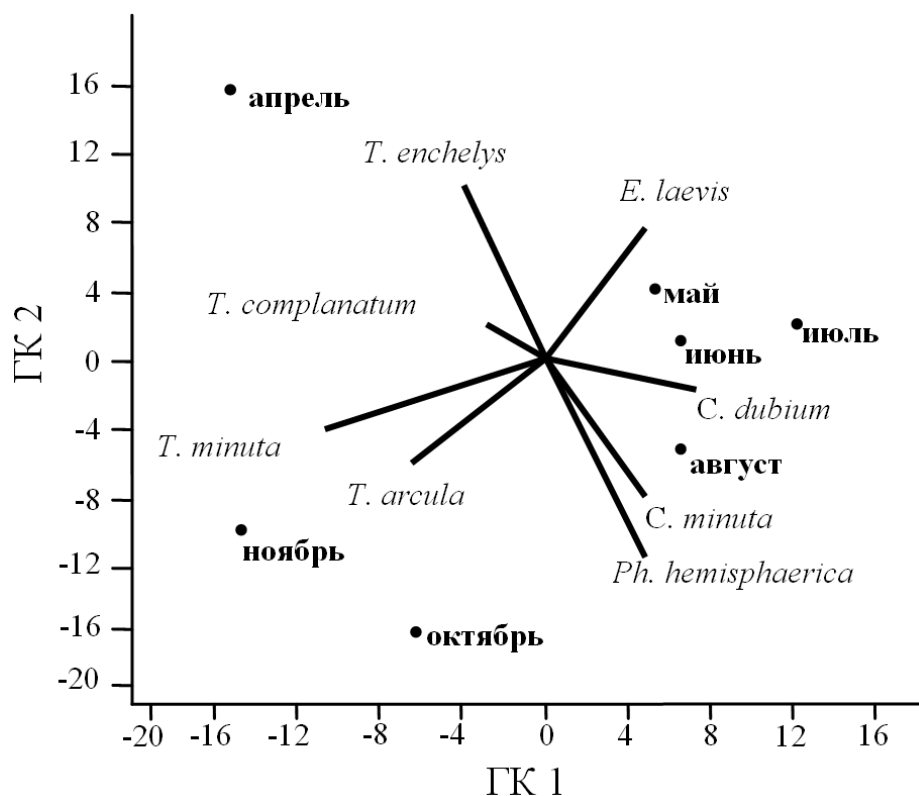


Рис. 8. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (биотоп № 3). 1 ГК – 43,6 %, 2 ГК – 41,0 %.

Наибольшее значение численности трофозоитов (живых на момент исследования раковинных амёб) зафиксировано в апреле (5,4 тыс. экз./г). В остальные месяцы их обилие достоверно ниже и составляет 0,6–2,2 тыс. экз./г. (рис. 9). При этом доля живых особей от общего количества раковинок снижается от 24,2 % в апреле до 10,2–13,9 % – в мае–августе и 5,2–8,7 % – в октябре–ноябре.

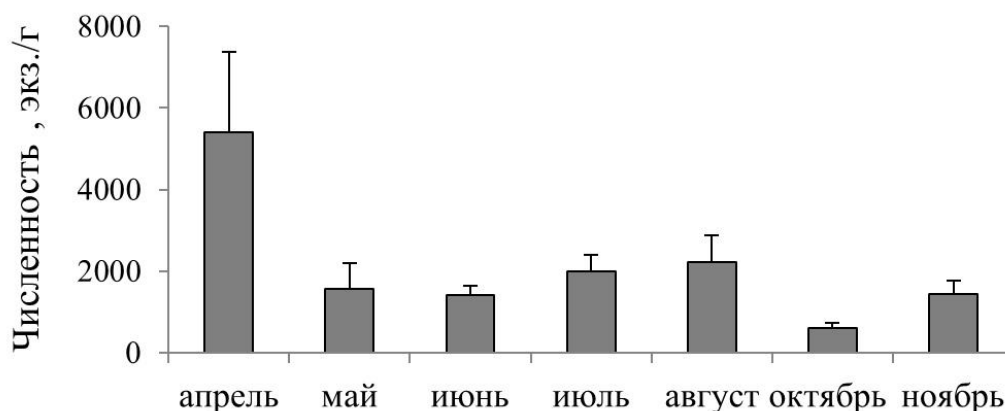


Рис. 9. Изменение численности живых особей в течение сезона. Планки погрешностей – ошибка средней.

Таким образом, в результате изучения сезонной динамики структуры сообщества раковинных амёб в заболоченном лесу в окрестностях с. Леонидовка Пензенской обл. было выявлено, что с апреля по ноябрь в сообществе раковинных амёб проходят структурные изменения, наиболее выраженные в средне и сильно увлажненных местообитаниях. Они проявляются как в изменениях со-

става доминирующего комплекса видов по направлению от преобладания гигрофилов весной к массовому развитию эврибионтов летом и осенью, так и в уменьшении численности особей, а также доли живых организмов в общем количестве присутствующих раковинок. В слабо увлажненных биотопах сезонные изменения представляют собой перекомбинацию доминирующих видов, представленных главным образом эврибионтами. На фоне изменений в обилии организмов и видовой структуры сообщества интегральные показатели, оцененные индексами разнообразия и выравнимости, достоверно стабильны, что косвенно свидетельствует о сезонной устойчивости и насыщенности нишевой структуры локальных сообществ в исследованном биогеоценозе.

ГЛАВА 4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В СФАГНОВОМ БОЛОТЕ И ОКРУЖАЮЩИХ ЕГО ЛЕСАХ

4.1. Видовой состав и структура сообщества

Исследование проводили в течение двух вегетативных сезонов 2011–2012 гг. в шести биотопах. Два биотопа находились за пределами болота, в окружающих его лесах: ельник (Е) и березняк (Б). Два биотопа представляли собой мох, почву и донные осадки (листовой опад и крупный детрит) осушительной канавы, окружающей болото: «низовое болото» (НБ1, НБ2). Два биотопа располагались в пределах сфагновой сплавины: «верховое болото» (ВБ1, ВБ2).

За весь период исследования в сфагновом болоте и окружающем его лесу в окрестностях с. Никольское Пензенской обл. обнаружено 119 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб, относящихся к 14 семействам. В составе населения преобладали представители семейств Centropyxidae, Euglyphidae, Trinematidae и Nealospheniidae. Для моховых биотопов наиболее обычными были следующие виды корненожек: *Assulina muscorum*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Nebela griseola*, *Euglypha rotunda*, *Heleopera sphagni*, *Trinema lineare*, *Tracheleuglypha dentata*. В почвенных местообитаниях, напротив, чаще встречались *Centropyxis aculeata*, *C. sylvatica*, *Phryganella acropodia*.

Показатели видового разнообразия, оцененные индексами Шеннона и Пиелу, изменялись недостоверно в течение сезона. Значения индекса Шеннона колебались от 2,14 в сфагновых биотопах до 2,42 – в биотопах обводной канавы; индекс Пиелу изменялся от 0,49 до 0,67, соответственно.

Общее количество видов в отдельном местообитании изменялось от 5 (ельник) до 34 (верховое болото). Максимальная численность корненожек отмечена в сообществе верхового болота (ВБ2) – 8,0–14,6 тыс. экз./г, минимальная – в ельнике (Е) – 0,7–1,1 тыс. экз./г. В целом, достоверно более низкое обилие раковинок в лесных биотопах связано с существенно более низкой увлажненностью местообитаний (рис. 10).

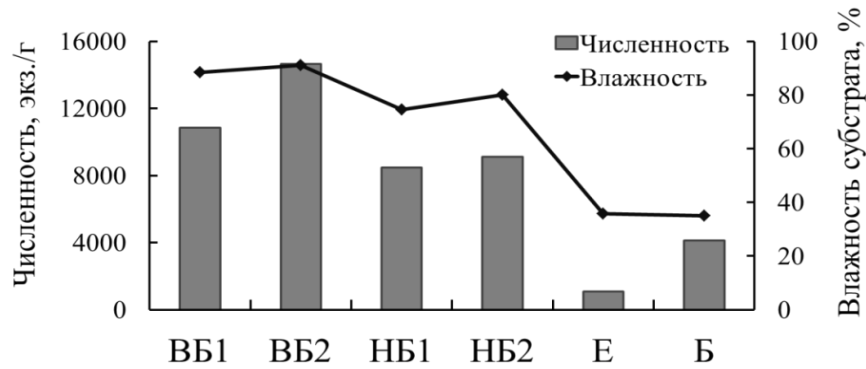


Рис. 10. Обилие раковинок и влажность субстрата в разных типах биотопов ($R_s=0,94$; $p<0,05$).

Результаты классификации сообществ корненожек по видовой структуре показали, что локальные сообщества раковинных амёб типологически четко соответствуют типам биотопов, в которых они формируются (рис. 11). В сфагновых местообитаниях (ВБ1 и ВБ2) преобладают типичные бриобионтные и эврибионтные виды: *Arcella catinus*, *Assulina muscorum*, *A. seminulum*, *Euglypha laevis*, *E. rotunda*, *Heleopera sphagni*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Nebela dentistoma*, *N. griseola*, *N. parvula*. В пределах обводной канавы (НБ1, НБ2) видовой комплекс корненожек представлен почвообитающими, бриобионтными и гидрофильными формами: *Arcella discoides*, *Centropyxis sylvatica*, *C. cassis*, *C. aculeata*, *C. laevigata*, *Diffugia oblonga*, *D. penardi*, *D. claviformis*, *D. elegans*, *Tracheleuglypha dentata*, *Trigonopyxis minuta*, *Trinema enchelys*, *T. lineare*. В сообществах раковинных амёб, формирующихся в лесных местообитаниях (Е, Б), преобладают почвообитающие и эврибионтные виды: *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. sylvatica*, *Phryganella acropodia*, *Plagiopyxis callida*, *P. labiata*, *Trigonopyxis arcula*, *Trinema lineare*.

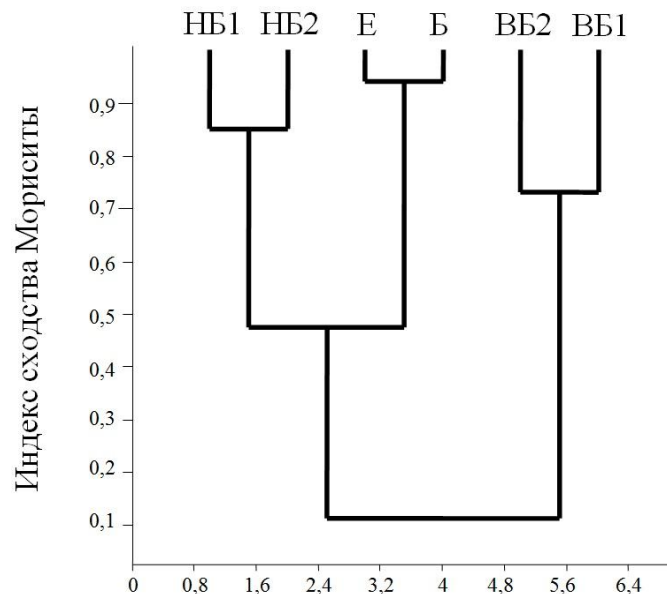


Рис. 11. Результаты классификации локальных сообществ при помощи кластерного анализа по видовой структуре. ВБ1 – верховое болото, сфагновая кочка; ВБ2 – верховое болото, мочажина; НБ1 – низовое болото, зеленые мхи; НБ2 – низовое болото, детрит со дна ручья; Е – ельник; Б – березняк.

Таким образом, наши исследования, проведенные в окрестностях с. Никольское, подтверждают сделанный ранее (в главе 3) вывод о том, что специфика видовой структуры сообществ раковинных амёб определяется типом субстрата и его увлажненностью. Влажность субстрата также определяет формирование обилия и видового богатства в локальных сообществах раковинных корненожек. При этом параметры видового разнообразия сохраняются на одном уровне во всех типах местообитаний.

4.2. Сезонная динамика

В работе представлены данные за 2011 и 2012 гг., когда пробы отбирали с мая по ноябрь, раз в месяц с равными интервалами. Установлено, что в течение сезона видовое богатство (рис. 12), видовое разнообразие и выравненность распределения, колеблясь, изменяются недостоверно.

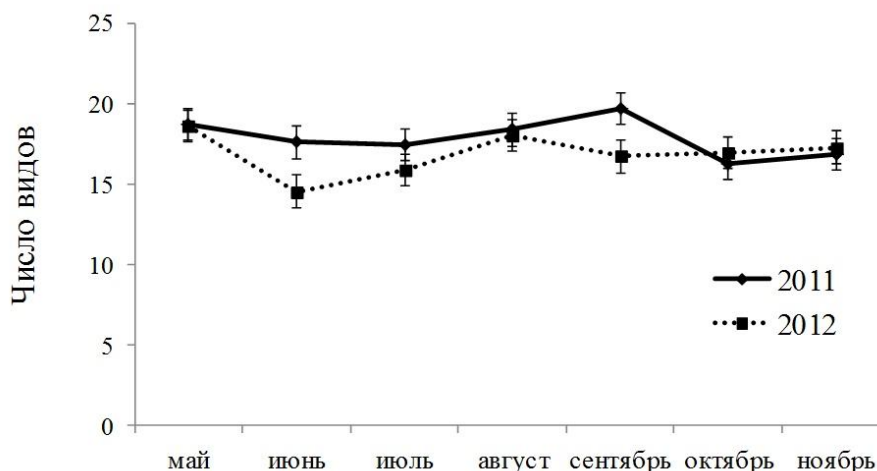


Рис. 12. Изменение видового богатства раковинных амёб в течение сезона. Планки погрешностей – ошибка средней.

Анализ изменения обилия организмов в каждом биотопе выявил разнонаправленные сезонные изменения численности, не зависящие от типа сообщества. При этом сезонные изменения обилия раковинок в заболоченных местообитаниях слабее зависят от уровня увлажненности субстрата (рис. 13 а, б), а в почвенных биотопах, как правило, возрастание численности корненожек следует за повышением уровня увлажненности (рис. 13, в).

Структурно сообщества раковинных амёб разделяются на весенне-летний (май–июль), летне-осенний (август–октябрь) и поздне осенний (ноябрь) варианты (рис. 14). В мае–июле доминируют бриофильный вид *Assulina muscorum* и педобионты *Phryganella acropodia*, *Centropyxis cassis*, *C. aerophila sphagnicola*. В августе–октябре помимо эврибионтов *Trinema lineare* и *Euglypha rotunda*, массово развиваются бриобионты *Nebela griseola*, *Hyalosphenia papilio* и гигрофил *Centropyxis aculeata*. Осенний вариант сообщества (в ноябре), также как и предыдущие, насыщен бриобионтными формами *Hyalosphenia elegans*, *Heleopera sphagni*, *Tracheleuglypha dentata*, а также включает эврибионтный вид *Centropyxis sylvatica*.

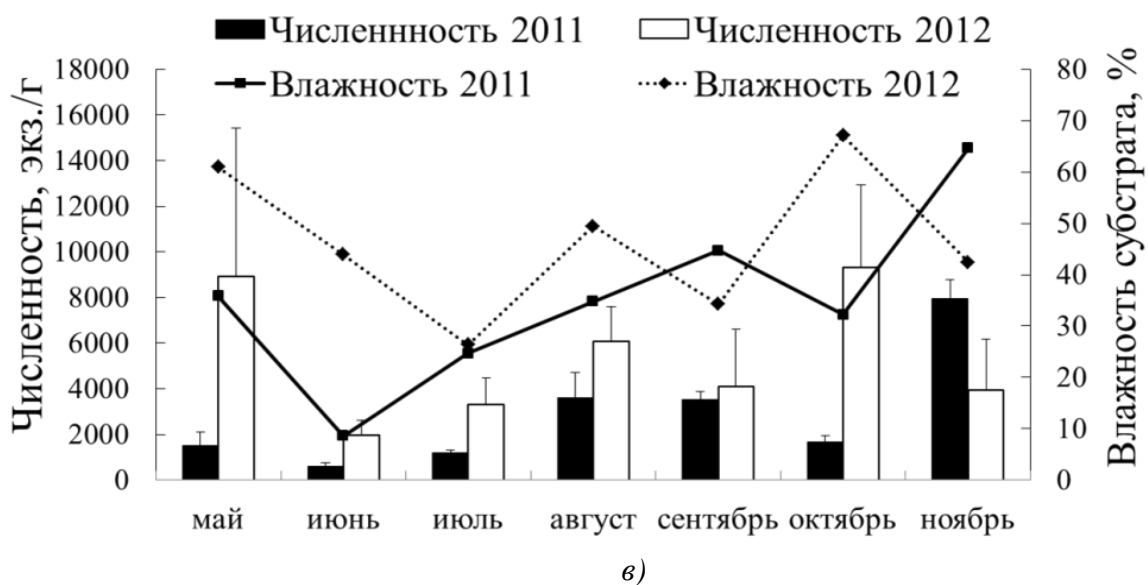
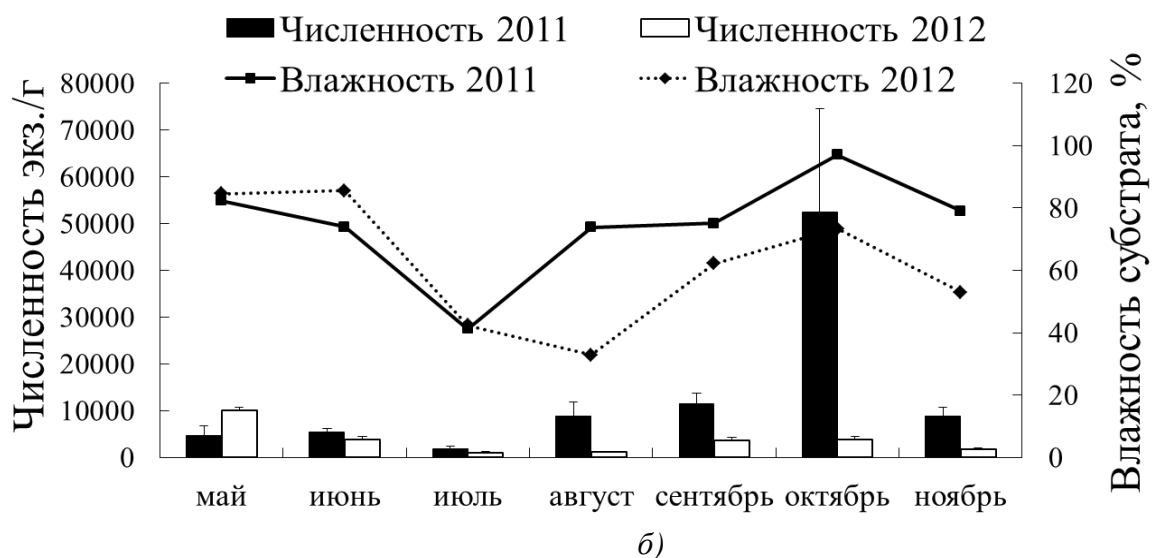
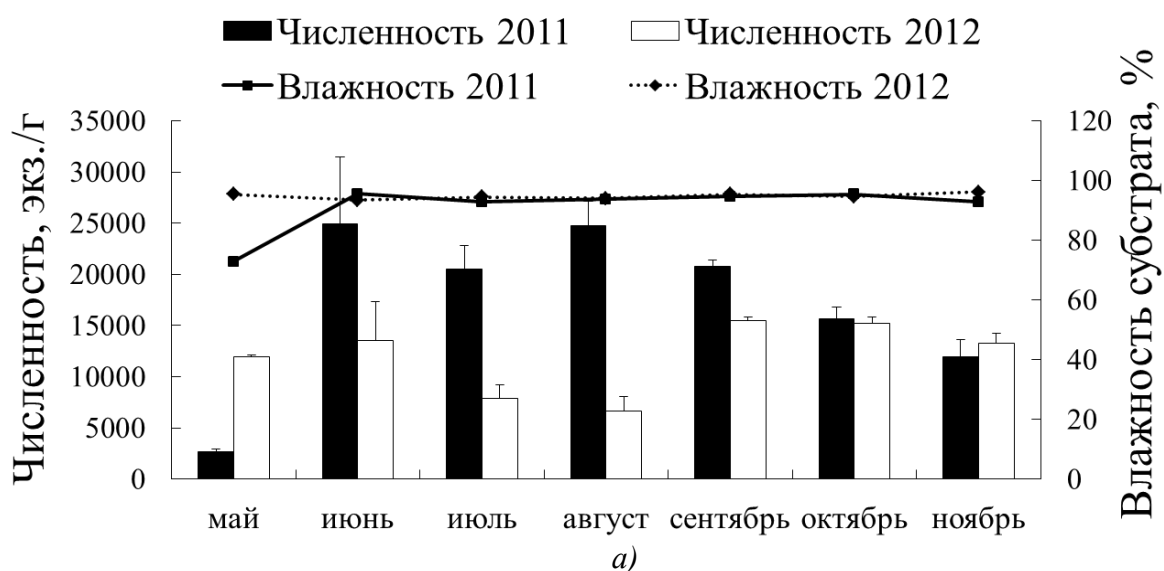


Рис. 13. Изменения численности раковинных амоб и увлажненности субстрата в течение сезона: а) – биотоп ВБ2 (2011 – $R_s=0,75$; $p<0,05$), б) – биотоп НБ1 (2012 – $R_s=0,93$; $p<0,05$), в) – биотоп Б (2011 – $R_s=0,82$; $p<0,05$; 2012 – $R_s=0,75$; $p<0,05$).

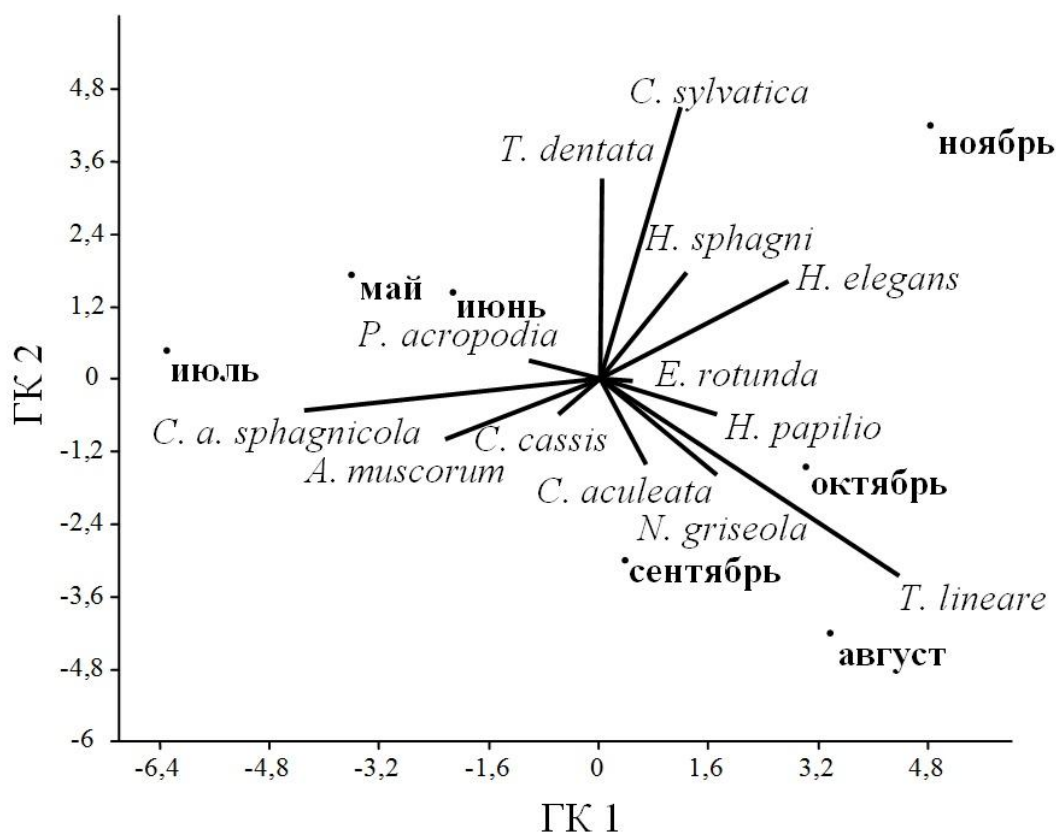


Рис. 14. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (усреднено по всем типам биотопов 2011–2012 гг.). 1 ГК – 44,9 %, 2 ГК – 27,1 %.

Как и в заболоченном лесу, расположенном в окрестностях с. Леонидовка, в биотопах, изученных в 2011–2012 гг., существенные сезонные изменения были отмечены в локальных сообществах, формирующихся в биотопах сфагнового болота. В почвенных местообитаниях сезонные изменения представляют собой лишь перекомбинацию доминирующих видов.

В течение первого сезона зафиксировано существенное увеличение численности трофозоитов: от мая (3,5 тыс. экз./г) к октябрю (59,1 тыс. экз./г). Во втором сезоне отмечено постепенное уменьшение численности с мая по июль (с 30 тыс. экз./г до 14,5 тыс. экз./г); далее наблюдается возрастание обилия в сентябре до 35,4 тыс. экз./г, а затем спад в ноябре – до 20,6 тыс. экз./г (рис. 15).

Таким образом, в результате изучения сезонной динамики структуры сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте и окружающих его лесах в окрестностях с. Никольское Пензенской обл. было выявлено, что с мая по ноябрь в сообществе раковинных амёб происходят структурные изменения, наиболее выраженные в сфагновой сплаvine и окружающей ее обводной канаве и менее проявляющиеся в ельнике и березняке. Сезонные изменения обилия раковинок в заболоченных местообитаниях не связаны с уровнем увлажненности субстрата, а в почвенных биотопах, как правило, возрастание численности корненожек следует за повышением уровня увлажненности.

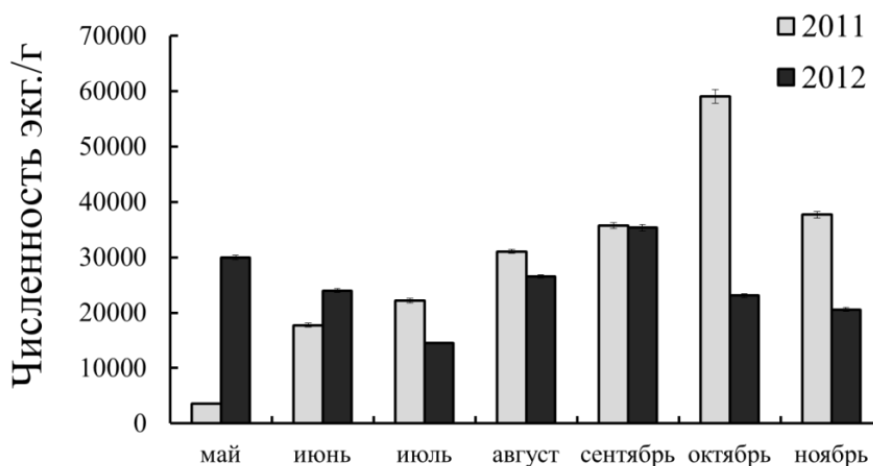


Рис. 15. Изменение численности живых особей в течение сезона. Планки погрешностей – ошибка средней.

ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В РАЗНОТИПНЫХ ПОЧВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Исследования проводили в течение 2007 г. в Островцовской лесостепи, Присурской пойменной дубраве и Никоновском сосновом бору. Исследования сезонных изменений сообществ раковинных амёб проводили на примере 5 основных типов фитоценозов, характерных для лесостепи Среднего Поволжья: травяных экосистемах (луговые степи, остепненные луга, луга), кустарниковых экосистемах (миндальники, вишарники, молодые терновники), мелколиственных лесах (старовозрастные терновники, черемушники, осинники), широколиственных лесах (дубравах), хвойных лесах (сосняках сложных). В каждом типе фитоценозов пробы отбирали в конце мая, начале июля, конце августа, начале октября. Период между взятиями проб, таким образом, составлял около 1,5 месяцев.

В исследованных биотопах обнаружено 29 видов и форм раковинных амёб, относящихся к 13 родам из 7 семейств. Количество видов в одной пробе колеблется от 1 до 14. Наиболее массовые виды, встреченные в исследованных биотопах – эврибионты *Centropyxis aerophila sphagnicola* (в среднем 27,3 % от общей численности в пробах), *Cyclopyxis kahli* (14,9 %), *Centropyxis aerophila* (10,9 %). Наиболее своеобразен весенний (майский) вариант, когда формируется специфический комплекс доминантов, включающий помимо эврибионтов *C. a. sphagnicola* (20,3 %), *C. kahli* (8,4 %), *C. aerophila* (8,4 %), *Trinema complanatum* (7,6 %), *Phryganella acropodia* (6,6 %) бриофильную группировку *Nebela militaris* (15,5 %), *Tracheleuglypha dentata* (5,6 %), *Nebela collaris* (5,8 %), *Euglypha rotunda* (5,1 %), а также педобионта *Plagiopyxis declivis* (3,7 %). Специфическими доминантами летнего (июльского) варианта помимо эврибионтов *C. kahli* (31,8 %), *C. a. sphagnicola* (12,0 %), *Ph. acropodia* (6,1 %), *C. aerophila* (6,0 %), *T. complanatum* (5,3 %) являются *Nebela collaris* (10,4 %), *Nebela tubulata* (6,5 %), *Cyclopyxis arcelloides* (3,0 %). Осенний (августовско-октябрьский) вариант сообщества весьма однороден и характеризуется преобладанием исключительно эврибионтов *C. a. sphagnicola* (27–49 %), *C. kahli* (5–

14 %), *C. aerophila* (14–16 %), *Phryganella acropodia* (6–11 %), *Centropyxis sylvatica* (6–12 %), *Trinema complanatum* (4–7 %) (рис. 16).

Таким образом, сезонный вектор сообщества выглядит как переход от специфических весенне-летних вариантов с преобладанием комплекса эврибионтных и бриофильно-гидрофильных видов к неспецифическим осенним состояниям с доминированием исключительно эврибионтных форм. Сезонная вариабельность интегральных характеристик и видовой структуры сообществ выше в дубравах и сосняках по сравнению с остальными изученными типами экосистем.

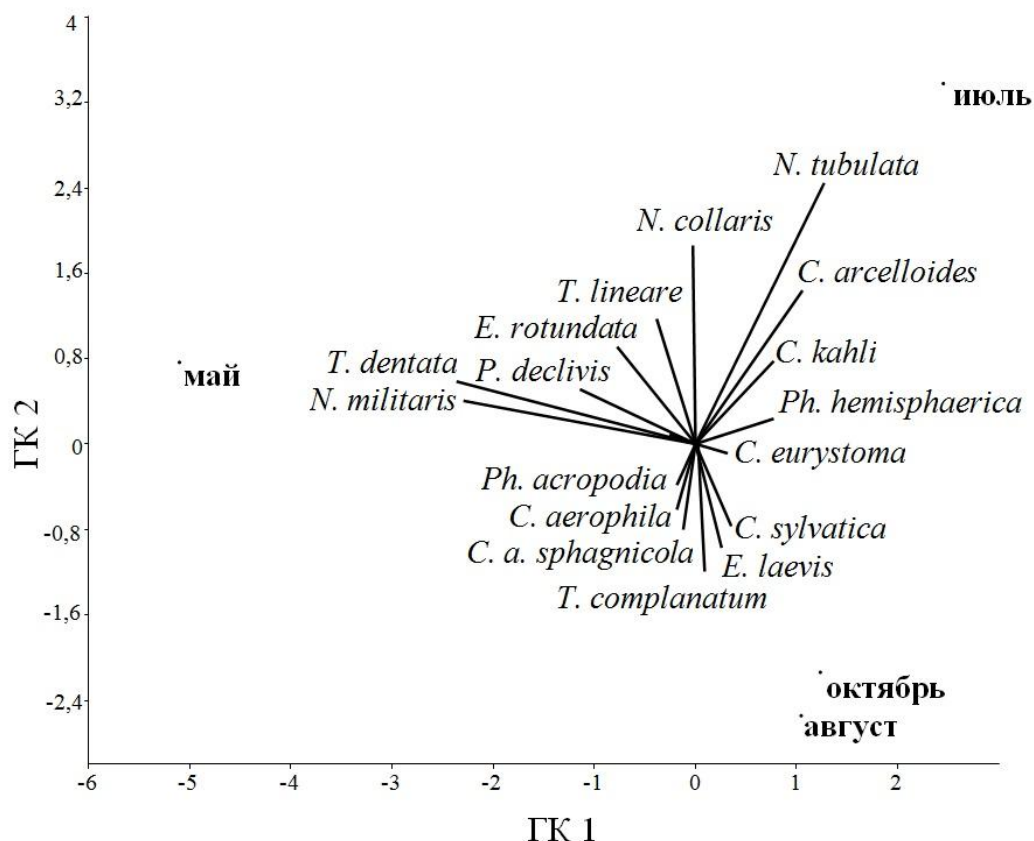


Рис. 16. Результаты ординации сезонных вариантов сообществ раковинных амёб по доминирующим видам методом главных компонент (усреднено по всем типам биотопов). 1 ГК – 57,7 %, 2 ГК – 38,2 %.

ВЫВОДЫ

1. В модельных заболоченных биогеоценозах Пензенской области (окрестности с. Леонидовка и с. Никольское) за период 2008–2009, 2011–2012 гг. было обнаружено 129 видов и внутривидовых таксонов раковинных амёб, относящихся к 15 семействам. В модельных незаболоченных экосистемах, включающих мелколиственные, широколиственные, хвойные леса, травяные и кустарниковые фитоценозы в 2007 г. было обнаружено 29 видов и внутривидовых таксонов раковинных корненожек из 7 семейств. Все виды широко распространены и относятся к мохово-почвенной группировке. Плотность организмов изменяется от 0,1 до 14,6 тыс. экз./г. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб зависит от типа субстрата и степени его увлажненности.

2. С апреля по ноябрь в сообществах раковинных амёб происходят структурные изменения, наиболее выраженные в средне и сильно увлажненных местообитаниях. Они проявляются в изменениях состава доминирующего комплекса видов по направлению от преобладания гигрофилов весной к массовому развитию эврибионтов летом и осенью. В слабо увлажненных биотопах сезонные изменения представляют собой перекомбинацию доминирующих видов, представленных главным образом эврибионтами. В целом, сезонный вектор сообщества выглядит как переход от специфических весенне-летних вариантов с преобладанием комплекса гидрофильно-бриофильных и некоторых эврибионтных видов к неспецифическим осенним состояниям с доминированием исключительно эврибионтных форм.

3. Обилие организмов в разнотипных биотопах в течение сезона изменяется разнонаправлено. Сезонные изменения обилия раковинок в заболоченных местообитаниях, как правило, не связаны с уровнем увлажненности субстрата, а в почвенных биотопах, как правило, возрастание численности корненожек следует за повышением уровня увлажненности. Доля живых особей от общего количества раковинок снижается от 24,2 % в апреле до 10,2–13,9 % – в мае–августе и до 5,2–8,7 % – в октябре–ноябре.

4. На фоне изменений обилия организмов и видовой структуры сообщества интегральные показатели, оцененные индексами разнообразия Шеннона и выравниваемости Пиелу, высоки и достоверно стабильны, что косвенно свидетельствует о сезонной устойчивости и насыщенности нишевой структуры локальных сообществ в исследованных биогеоценозах.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

* – публикация в печатном издании перечня ВАК

Статьи в журналах

1. *Трулова А.С., Тихоненков Д.В., Белякова О.И., Мазей Ю.А. Изменение сообществ почвенных гетеротрофных жгутиконосцев и раковинных амёб в междуречье малых равнинных рек (р. Латка и р. Чеснава, Ярославская область) // **Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского**. 2011. № 25. С. 462–471.

2. *Трулова А.С., Митяева О.А., Мазей Ю.А. Сезонная динамика сообщества раковинных амёб в заболоченном лесу Среднего Поволжья // **XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс**. 2012. № 02 (06). С. 39–44.

3. *Трулова А.С., Мазей Ю.А. Сезонная динамика структуры сообщества раковинных амёб в Среднем Поволжье // **Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского**. 2012. № 29. С. 397–404.

4. Mazei Yu., Belyakova O., Trulova A., Guidolin L., Coppellotti O. Testate amoebae communities from caves of some territories in European Russia and North-Eastern Italy // **Protistology**. 2012. Vol. 7. № 1. P. 42–50.

5. *Трулова А.С., Ембулаева О.А., Мазей Ю.А. Сезонные изменения сообщества почвообитающих раковинных амёб в лесостепных биогеоценозах

Среднего Поволжья // **XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс**. 2013. №. 09 (13). Т. 1. С. 25–32.

6. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., Трулова А.С. Раковинные амёбы в почвах лесостепных биогеоценозов (по материалам заповедника «Приволжская лесостепь») // **Известия вузов. Поволжский регион. Естественные науки**. 2013. № 2. С. 5–26.

Материалы конференций

7. Бубнова О.А., Мазей Ю.А., Трулова А.С. Структура и сезонная динамика сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте близ с. Леонидовка Пензенской области // V Всероссийская научно-инновационная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых: Тезисы докладов. М.: РГУИТП, 2009. С. 93.

8. Митяева О.А., Трулова А.С. Структура сообщества сфагнобионтных раковинных амёб в болоте близ завода по уничтожению химического оружия (Россия, Пензенская область) // Сахаровские чтения 2010 года: экологические проблемы XXI века: Материалы 10-й Международной конференции. Минск: МГЭУ им. А.Д. Сахарова, 2010. С. 220.

9. Митяева О.А., Трулова А.С. Сезонная динамика структуры сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте близ с. Леонидовка // Реймерсовские чтения – 2010: Материалы XIV межвузовской конференции преподавателей и студентов, посвященной памяти Н.Ф. Реймерса. М.: Изд-во НОУ ВПО «Академия МНЭПУ», 2010. С. 22.

10. Трулова А.С., Митяева О.А., Мазей Ю.А. Пространственно-временная структура сообществ раковинных амёб в заболоченном лесу // Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем: Материалы 4-го Международного симпозиума. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 66.

11. Трулова А.С., Тихоненков Д.В., Белякова О.И., Мазей Ю.А. Изменение сообщества почвенных гетеротрофных жгутиконосцев в междуречье малых равнинных рек (р. Латка и р. Чеснава, Ярославская область) // Реймерсовские чтения – 2012: Материалы XVI межвузовской научной конференции преподавателей и студентов, посвященной памяти Н.Ф. Реймерса. М.: Изд-во НОУ ВПО «Академия МНЭПУ», 2012. С. 39.

12. Mazei Yu., Malysheva E., Babeshko K., Komarov A., Trulova A. Testate amoebae communities in boundaries: spatial and temporal perspective // Abstracts of the 6th International Symposium on testate amoebae. Xiamen: Inst. Urban Environment, 2012. P. 33.

13. Трулова А.С., Мазей Ю.А. Сезонные изменения в моховом болоте и прилегающих к нему лесах в Среднем Поволжье // Реймерсовские чтения – 2013: Материалы XVII межвузовской научной конференции студентов, посвященной памяти академика В.И. Вернадского. М.: Изд-во НОУ ВПО «Академия МНЭПУ», 2013. С. 45–48.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Ю.А. Мазею за помощь на всех этапах работы, О.А. Митяевой (Бубновой) за помощь в определении видовой принадлежности раковинных амёб и сборе материала, Т.Г. Стойко, О.И. Беляковой, В.А. Чернышову за дружескую поддержку и ценные советы, касающиеся оформления работы.

ТРУЛОВА Алиса Сергеевна

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ
СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Компьютерная верстка Т.А. Антиповой

Сдано в производство 13.11.13. Формат 60x84 ¹/₁₆
Бумага типогр. № 1. Печать трафаретная. Шрифт Times New Roman Cyr.
Усл. печ. л. 1,39. Уч.-изд л. 1,29. Заказ № 2384. Тираж 100.

Пензенский государственный технологический университет.
440039, Россия, г. Пенза, пр. Байдукова/ул. Гагарина, 1^а/11

