

На правах рукописи



**БЛИНОХВАТОВА Юлия Владимировна**

**МИКРОМАСШТАБНАЯ ПРОСТРАНСТВЕННАЯ  
СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ  
ПОЧВООБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЕБ**

**Специальность 03.02.08 – экология (биология)**

**А в т о р е ф е р а т**

**диссертации на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**

**Пенза – 2011**

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Пензенский государственный педагогический университет имени В. Г. Белинского» на кафедре зоологии и экологии.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Мазей Юрий Александрович.**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Бурковский Игорь Васильевич;**  
кандидат биологических наук  
**Швеенкова Юлия Борисовна.**

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» (Национальный исследовательский университет).

Защита диссертации состоится 16 декабря 2011 г., в 14 часов 30 минут, на заседании диссертационного совета ДМ 212.337.02 при Пензенской государственной технологической академии по адресу: 440039, г. Пенза, пр. Байдукова / ул. Гагарина, д. 1а / 11, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пензенская государственная технологическая академия».

Автореферат разослан 15 ноября 2011 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



М. И. Яхкинд

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Известно, что распределение в пространстве большинства видов живых существ неслучайно (Бигон и др., 1989). Подобная гетерогенность часто отражает неравномерность пространственного распределения характеристик среды обитания, или является результатом межвидовых взаимодействий или эволюционных процессов (Borcard et al., 1992). Однако до последнего времени многие вопросы, связанные с закономерностями пространственной структуры сообществ остаются не до конца исследованными. В частности, не вполне ясно, каким образом осуществляется пространственное структурирование сообществ микроорганизмов в микромасштабе, где реализуются основные процессы, приводящие к формированию многовидовых ассоциаций, и где микроградиенты факторов среды, на которые микроорганизмы реагируют, обычно не видимы невооруженным взглядом (Mitchell et al., 2000). Более того, до конца не понятно, в какой мере пространственный масштаб исследования отражается на выявляемых закономерностях структуры сообщества (Schneider, 1994; Huston, 1999; Азовский, 2003).

На примере некоторых групп одноклеточных эукариот ранее были исследованы характеристики микропространственного распределения организмов (Бурковский, Аксенов, 1996; Бурковский и др., 1996 – морские интерстициальные инфузории; Сабурова и др., 1991, 1995 – морской литоральный микрофитобентос; Стриганова, Рахлеева, 1999; Бобров, 2003 – почвообитающие раковинные амёбы; Mitchell et al., 2000; Mazei, Tsyganov, 2007 – сфагнобионтные раковинные амёбы). Однако комплексного исследования, проведенного на одной группе микроорганизмов, с учетом различных аспектов пространственной структурированности сообществ в микромасштабе, а также с учетом разных пространственных масштабов ранее осуществлено не было.

**Цель исследования** – изучение основных форм микропространственной структуры сообществ почвообитающих раковинных амёб в условиях лесостепи Среднего Поволжья.

В связи с этим были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить особенности структуры сообществ раковинных амёб в дубовых лесах в соответствии с внутрипарцеллярной гетерогенностью, связанной с дифференцировкой прикомлевых, подкроновых и межкroновых зон в пределах фитогенных полей дубов.

2. Изучить особенности структуры сообществ раковинных амёб в сосновых лесах в соответствии с внутрипарцеллярной гетерогенностью, связанной с формированием трех типов микробиотопов – моховых и лишайниковых подушек, а также мертвопокровной подстилки.

3. Выявить закономерности распределения раковинных корненожек в пределах макроскопически однородных участков сфагновых болот и сосновых лесов на участках размером 15×50 см и 60×200 см.

4. Проанализировать изменения структуры сообществ раковинных амёб в сосняках в связи с возрастанием площади, охваченной исследованием, от метров до десятков километров.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Внутрипарцеллярная неоднородность биотопов в дубовых и сосновых лесах не приводит к достоверным различиям в показателях видового разнообразия и в составе доминирующего комплекса раковинных амёб. Микропространственная гетерогенность сообществ проявляется в изменении набора субдоминантов, соотношении жизненных форм и обилии раковинок.

2. В пределах макроскопически однородных участков сосновых лесов и сфагновых болот распределение раковинных корненожек неоднородно и, как правило, носит случайный характер. В отдельных случаях формируются сгущения плотности амёб разного размера и выраженности.

3. В сосновых лесах в пространственных масштабах от одного метра до десятков километров уровень гетерогенности видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб достоверно не изменяется.

**Научная новизна.** Впервые выявлены особенности структуры сообществ раковинных амёб в дубовых и сосновых лесах Среднего Поволжья в соответствии с их внутрипарцеллярной гетерогенностью. Впервые показано, что внутрипарцеллярная неоднородность биотопов в дубовых и сосновых лесах не приводит к достоверным различиям в показателях видового разнообразия и в составе доминирующего комплекса раковинных амёб. Впервые выявлено, что в сосновых лесах в пространственных масштабах от одного метра до десятков километров уровень гетерогенности видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб достоверно не изменяется.

**Научно-практическая значимость.** Материалы диссертации, сформулированные в ней научные положения и выводы, могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего биомониторинга, составления кадастров животного мира России. Выявленные теоретические закономерности позволяют расширить существующие представления о пространственной организации биологических сообществ и использовать новые данные в преподавании общеэкологических и зоологических курсов в вузах.

**Апробация работы.** Материалы работы были представлены на: V Международном симпозиуме по раковинным амёбам (Монбельяр, Франция, 2009 г.), IV Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010), II Всероссийской научной конферен-

ции «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны» (Тула, 2011), VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2011), межвузовской конференции «Реймерсовские чтения» (Пенза, 2011), IV Международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011), Всероссийской научно-практической конференции «Мониторинг экологически опасных промышленных объектов и природных экосистем» (Пенза, 2011), на заседаниях кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского (2009–2011 гг.).

**Реализация и внедрение результатов работы.** Материалы диссертации нашли практическую реализацию при выполнении инициативных научных исследований, НИР по гранту РФФИ № 10-04-00496 «Сообщества простейших на матрице среды обитания: роль биотопической дифференцировки в формировании пространственной структуры» (исполнитель) и гранта Президента РФ для молодых ученых – докторов наук МД-4662.2010.4 «Масштабы организации биоценологического разнообразия: изучение локальных сообществ и метасообществ одноклеточных организмов» (исполнитель).

Материалы и результаты, полученные в ходе исследования, используются в учебном процессе кафедры биологии и экологии ФГБОУ ВПО «Пензенская государственная сельскохозяйственная академия» при подготовке студентов по специальности 110102 – «Агроэкология». Кроме того, материалы диссертации нашли практическую реализацию в производственном процессе лаборатории биомониторинга и биотестирования РЦГЭКиМ по Пензенской области – филиал ФГУ ГосНИИЭНП.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК.

**Личный вклад автора.** Все результаты, составляющие содержание диссертации, получены диссертантом самостоятельно. Научному руководителю принадлежат разработка концепции решаемой проблемы и постановка задачи исследования. Автор лично участвовал в сборе полевого материала на территории Пензенской области, самостоятельно провел подготовку и микроскопический анализ проб, а также статистическую обработку данных. В совместных публикациях вклад автора составил 50–60%.

**Структура и объем диссертации.** Работа изложена на 130 страницах, состоит из введения, 5 глав и выводов. Список литературы включает 232 источников, в том числе 122 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 29 рисунками и 2 таблицами.

# ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В разделе рассматриваются общая характеристика пространственной структуры биологических сообществ, а также основные работы, посвященные изучению пространственного распределения почвенной мезо- и микрофауны, включая сообщества раковинных корненожек.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в период 2007–2010 гг. в пределах разнотипных зональных и интразональных биогеоценозов Среднего Поволжья на территории Пензенской области. Для отражения различных вариантов микропространственной структуры сообществ почвообитающих раковинных амёб исследования проводили в нескольких аспектах. Во-первых, рассматривали, каким образом изменяются сообщества раковинных корненожек в соответствии с существующей внутрипарцеллярной гетерогенностью лесных биогеоценозов (глава 3). Во-вторых, изучали степень гетерогенности сообществ в пределах макроскопически однородных участков биогеоценозов размером 15×50 см и 60×200 см (глава 4). Наконец, выясняли, насколько расстояние между пробами в масштабах 10<sup>0</sup> м, 10<sup>2</sup> м, 10<sup>4</sup> м влияет на гетерогенность сообществ почвенных корненожек (глава 5).

Сбор и обработку проб осуществляли по стандартным протозоологическим методикам (Гельцер и др., 1985). Подсчет раковинных амёб проводили в водных суспензиях, с использованием микроскопа Axiostar plus (Carl Zeiss) при увеличении ×160. В каждой пробе просчитывали не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата. Доминирующими считали виды с относительным обилием более 10%, субдоминирующими – 2–10%.

Для оценки достоверности различий в видовом разнообразии и численности между объектами использовали критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони к уровням значимости для множественных сравнений (Гланц, 1998). Для выявления основных закономерностей изменчивости сообществ проводили их ординацию методом анализа главных компонент. Для оценки закономерностей пространственного распределения организмов в макроскопически однородных участках рассчитывали индекс Морана (Гонгальский и др., 2009). Для оценки структурной гетерогенности сообществ в разных масштабах исследования рассчитывали индексы Раупа-Крика (для данных по присутствию-отсутствию видов) и Чекановского (для данных по обилиям видов). Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002), PAST 2.06 (Hammer et al., 2001) и SAM 4.0 (Rangel et al., 2010).

### ГЛАВА 3. ВНУТРИПАРЦЕЛЛЯРНАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ДУБОВЫХ И СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

Известно, что в пределах одного типа экосистем почвенный покров имеет значительную неоднородность (Дылис, 1978), связанную, прежде всего, с почвообразующим действием микрорельефа. В лесных биогеоценозах значительное влияние на формирование пространственной микрогетерогенности имеет структура древостоя. В силу экологических и биологических особенностей деревья создают вокруг себя фитогенное поле (область влияния дерева на свойства окружающего его биотопа), действующее значительное время (Уранов, 1965; Кожевников, 1998). В результате, например, почвенные характеристики, а также особенности почвенного населения могут существенно изменяться по направлению от прикомлевой через подкروновую к межкроновой зоне (Карпачевский, 1978; Захаров и др., 1989; Стриганова, 1994; Герасько, Колесниченко, 1997).

А.А. Бобровым (1999) было проведено исследование пространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в зависимости от внутрипарцеллярной структуры соснового леса в Карелии (Лоухский р-н). Были изучены прикомлевая зона, центр и край кроны, а также межкроновое пространство. По результатам кластерного анализа автор указывает, что топография комплексов корненожек лишь частично соответствует микропространственной структуре сосняка. В другой подобной работе (Стриганова, Рахлеева, 1999) отмечается, что распределение раковинных амёб в фитогенном поле деревьев, ограниченного границами кронового пространства, в сосняке-зеленомошнике (Мещерская низменность) характеризуется значительной степенью сходства локальных комплексов тестащей. Вместе с тем, у ряда видов было обнаружено предпочтение определенных зон подкронового пространства, выражающееся в показателях обилия.

Наши исследования проводились в 2007–2008 гг. в двух типах биогеоценозов на территории Среднего Поволжья: дубравах и сосняках. Всего изучено 12 дубрав, включая пойменные и водораздельные, молодые и старовозрастные, остепненные (неморальные) и бореальные. В каждой дубраве отбирались почвенные пробы в прикомлевой области, в подкроновом и межкроновом (окна) пространствах в трех повторностях (у трех деревьев). Кроме того, в семи сосняках отбирались пробы на трех наиболее типичных напочвенных субстратах в пределах подкроновых пространств: во мхах *Pleurozium schreberi*, кустистых лишайниках *Cladonia* sp., мертвопокровной почвенной подстилке из разлагающейся хвои. В каждом из семи сосняков исследования также проводились в трех повторностях. Таким образом, общий объем материала составил 108 проб в дубравах и 63 – в сосняках. Почвенные образцы отбирались из горизонта  $A_0$  и верхней двухсантиметровой зоны следующего за ним горизонта.

В изученных дубравах обнаружено 25 видов и форм раковинных амёб. Доминируют организмы с плагиостомными и центростомными раковинками.

Однако, по направлению от комля к межкроновому пространству (окну) убывает относительное обилие центростомных корненожек (с крупным устьем, расположенным в центре вентральной поверхности раковинки) и возрастает доля плагиостомных амёб (с устьем, расположенным эксцентрично на вентральной поверхности раковинки и часто прикрытым козырьком). Подобная закономерность, по всей видимости, отражает уменьшающуюся среднесезонную влажность почвы от комля к окну (Корганова, 1999, 2003).

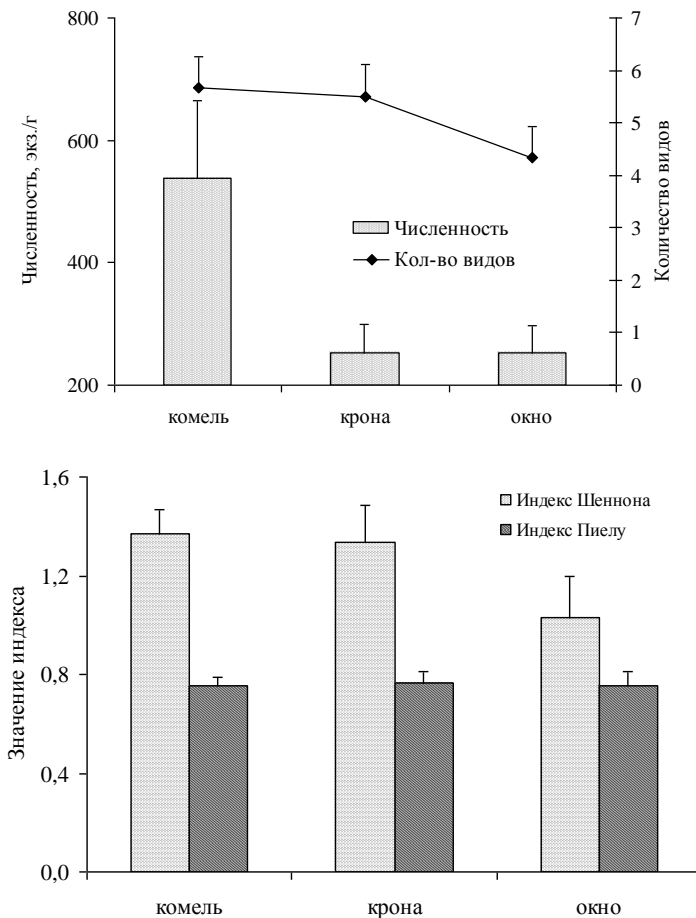
Обилие раковинок достоверно выше в прикомлевой зоне и в среднем составляет 540 экз./г (рис. 1); в подкроновом и межкроновом пространстве – 250 экз./г. Видовое богатство и разнообразие также имеет слабо выраженную и недостоверную тенденцию к снижению по направлению от комля к межкроновому пространству. При этом выравненность распределения видовых обилий, оцененная индексом Пиелу, и отражающая принципиальный способ разделения нишевого пространства в сообществе, сохраняется на одном уровне.

В сосняке-зеленомошнике Мещерской низменности (Стриганова, Рахлеева, 1999) ни один из интегральных ценотических показателей не изменялся достоверно на трансекте комель–крона–окно. В исследованных нами дубравах обнаружена достоверная тенденция снижения обилия раковинок в этом направлении, что, вероятно, связано, с иным типом почв под средневожжскими дубравами, и, соответственно, с отличающимся от сосняков характером распределения физико-химических и биологических параметров.

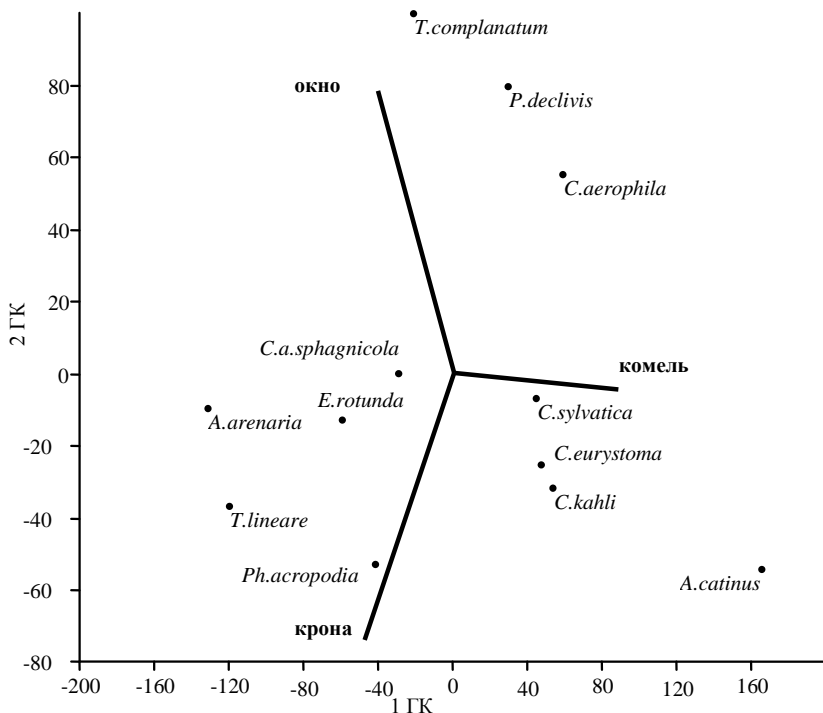
Во всех микростациях первые три доминанта (составляющие в совокупности более 60% всей численности) едины. Это широко распространенные педобионты, строящие раковинку из ксеносом (чужеродные частицы, обычно песчинки, заглатываемые амёбой из окружающей среды и затем откладываемые на поверхность вновь образуемой раковинки). Различия локальных сообществ раковинных корненожек в пределах подкроновых пространств определяется субдоминантами. В целом, как и в мещерских сосняках (Стриганова, Рахлеева, 1999), виды различаются по предпочитаемому локусу пространства (рис. 2). Так, у комлей выше относительные обилия крупных лобозных корненожек, строящих раковинки из ксеносом, и являющихся типичными педобионтами, *Cyclopyxis kahli*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis sylvatica*, а также бриофильного организма *Arcella catinus*. Для подкроновых пространств более обычны другие формы – преимущественно эврибионты и бриофилы *Trinema lineare*, *Phryganella acropodia*, *Arcella arenaria*, *Euglypha rotunda*. К межкроновым областям тяготеют *Trinema complanatum*, *Plagiopyxis declivis*, *Centropyxis aerophila*. Интересно, что в дубравах отдельные виды показывают те же предпочтения, что и в мещерских сосняках (Стриганова, Рахлеева, 1999). Так, подкроновые пространства в обоих случаях предпочитает *Trinema lineare*. Однако большинство видов характеризуются иными экологическими предпочтениями. Так, предпочитающий прикомлевую зону в мещерских сосняках *Plagiopyxis declivis*, в средневожжских дубравах заселяет преимущественно межкроновые



местообитания, а *Arcella catinus* проявляет прямо противоположную закономерность, преобладая у комля в дубовых лесах и в окнах – в сосняках. По всей видимости, закономерности микропространственной гетерогенности видовой структуры сообществ почвообитающих раковинных амёб определяется не столько экологическими особенностями конкретных видов, сколько реакцией сообщества как целого на микроструктурную гетерогенность биотопа. В результате этого популяции отдельных видов в разных биогеоценозах проявляют отличные предпочтения, предпочитая обитать то в одних, то в других местоположениях в пределах фитогенного поля деревьев.



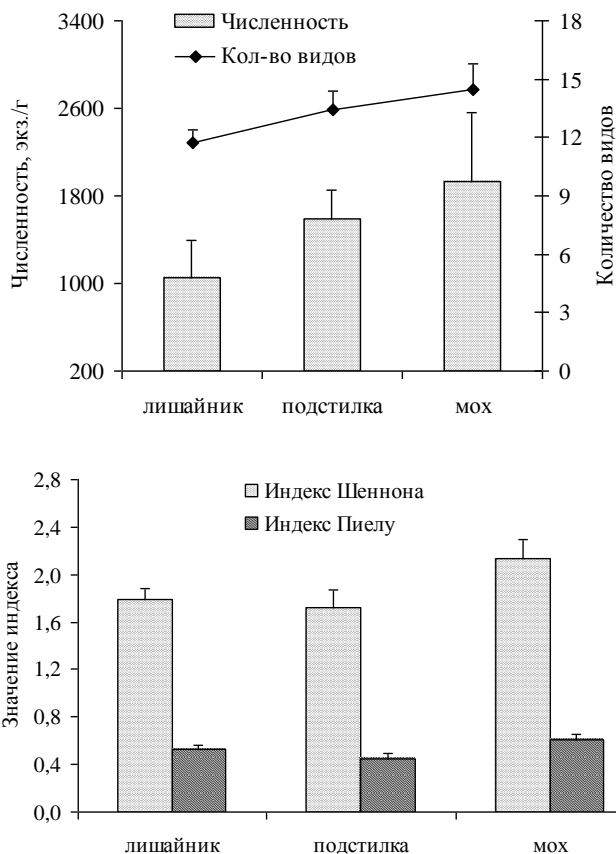
**Рис. 1.** Изменение интегральных характеристик сообществ раковинных амёб в пределах парцелл в дубравах.



**Рис. 2.** Результаты ординации видов раковинных амёб в дубравах. 1 ГК – первая главная компонента (описывает 72.9% общей дисперсии), 2 ГК – 27.2%.

В изученных сосняках обнаружено 36 видов и форм раковинных амёб. Во всех биотопах преобладают организмы с плагиостомными раковинками. В отличие от дубрав, в сосняках меньше центростомных и больше акростомных раковинок (бутылковидной формы) и не выражены различия между микробиотопами. Обилие, видовое богатство и разнообразие различаются недостоверно в трех типах микробиотопов (рис. 3). При этом численность раковинок в сосняках существенно выше, чем в дубравах (см. рис. 1), и достигает в моховых подушках 3 тыс. экз./г.

Несмотря на то, что первые 4 доминанта во всех местообитаниях едины, так же как и в дубравах субдоминирующий комплекс более гетерогенный (рис. 4). Так, для мертвопокровной подстилки более характерны почвообитающие формы *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *Cyclopyxis kahli*, строящие раковинку из ксеносом. Для мхов и лишайников, напротив, типичны мелкие корне-ножки, строящие раковинки из эндогенно образованных идиосом. Все они эврибионты, тяготеющие к обитанию в моховых биотопах: *Assulina muscorum*, *Trinema complanatum*, *Trinema lineare*, *Euglypha laevis*.



**Рис. 3.** Изменение интегральных характеристик сообществ раковинных амёб в пределах парцелл в сосняках.

Таким образом, в ходе проведенного исследования микропространственного распределения раковинных амёб в пределах парцелл сосновых и дубовых лесов Среднего Поволжья было обнаружено, что видовое богатство, видовое разнообразие, выравненность видовой структуры, гетерогенность пространственной структуры, состав доминирующего комплекса видов не изменяются достоверно в пределах подкروновых пространств в дубравах и различных микробиотопов в сосняках. Эти результаты подтверждают отсутствие существенной и однозначной связи между внутрипарцелярной гетерогенностью биотопа и структурированием сообществ почвенной нанофауны (Стриганова, Рахлеева, 1999; Бобров, 1999). Вместе с тем, при переходе от прикомлевых пространств через подкروновые к межкروновым в дубравах убывает представленность цен-

тростомных раковинных амёб и возрастает обилие плагиостомных форм, что, по всей видимости, связано с уменьшающейся влажностью почвы. В этом же направлении снижается численность организмов, а также наблюдаются изменения в составе комплекса субдоминирующих видов. В разнотипных микробиотопах сосняков – мертвопокровной подстилке, моховых подушках *Pleurozium schreberi*, куртинах лишайников *Cladonia* sp. – при сохранении основных ценотических параметров варьирует состав субдоминирующей группировки. Для подстилок характерны почвообитающие формы, строящие раковинку из ксеносом, а во мхах и лишайниках типичны мелкие эврибионтные корнежки, строящие раковинки из эндогенно образованных идиосом. Закономерности микропространственной гетерогенности видовой структуры сообществ почвообитающих раковинных амёб определяются не столько экологическими особенностями конкретных видов, сколько реакцией сообщества как целого на микроструктурную гетерогенность биотопа, в результате чего популяции отдельных видов в разных биогеоценотических условиях (дубравы, сосняки) проявляют отличные предпочтения.

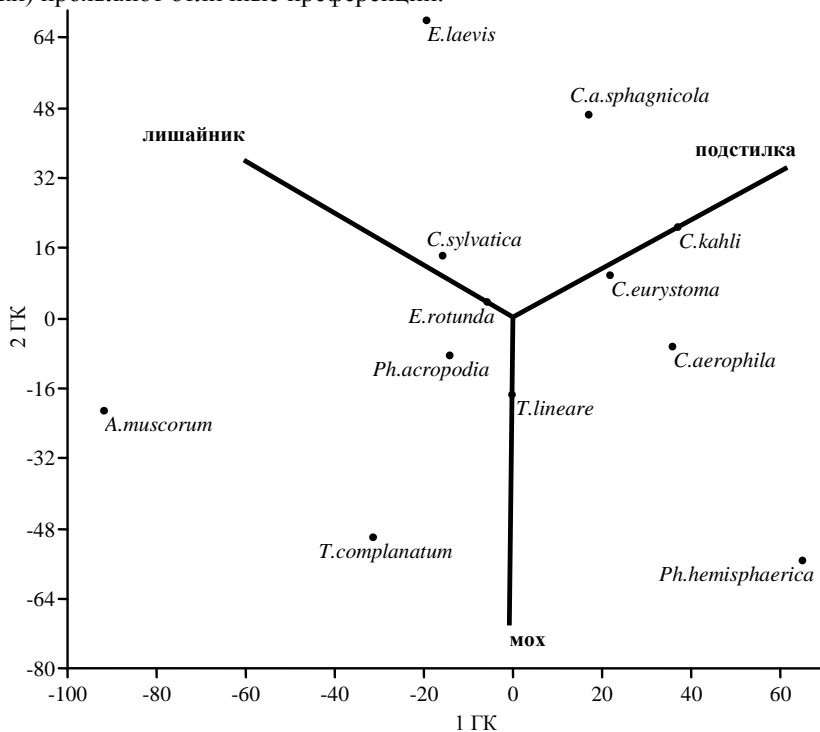
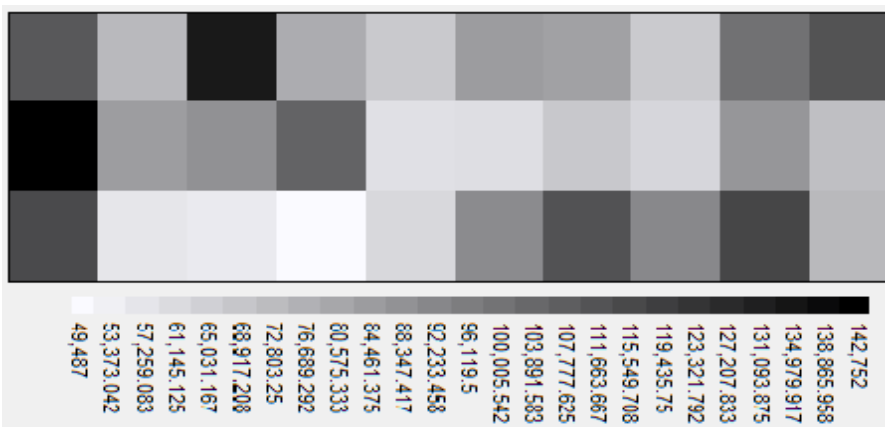


Рис. 4. Результаты ординации видов раковинных амёб в сосняках. 1 ГК – 56.3%, 2 ГК – 43.7%

## ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ПРЕДЕЛАХ МАКРОСКОПИЧЕСКИ ОДНОРОДНЫХ УЧАСТКОВ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучали распределение раковинных амёб в пределах макроскопически однородных участков размером 60×200 см в сфагновых болотах (Безымянное в Пензенском р-не и Морсовское в Земетчинском р-не) и сосняках (Засурский лес и Кунчеровский лес). На каждом участке было отобрано по 30 проб, равномерно расположенных в три ряда (рис. 5). Каждая проба площадью 5×5 см (на глубину 3 см) отбиралась из центра квадрата 20×20 см. По такой же схеме в Кунчеровском лесу был исследован участок 15×50 см, в пределах которого пробы 5×5 см примыкали друг к другу. Таким образом, примененная схема исследования позволила сопоставить микрораспределение корненожек в почвах и сфагновых мхах, а также в двух масштабах, различающихся в четыре раза.



**Рис. 5.** Распределение численности раковинных амёб на сфагновом участке в Безымянном болоте.

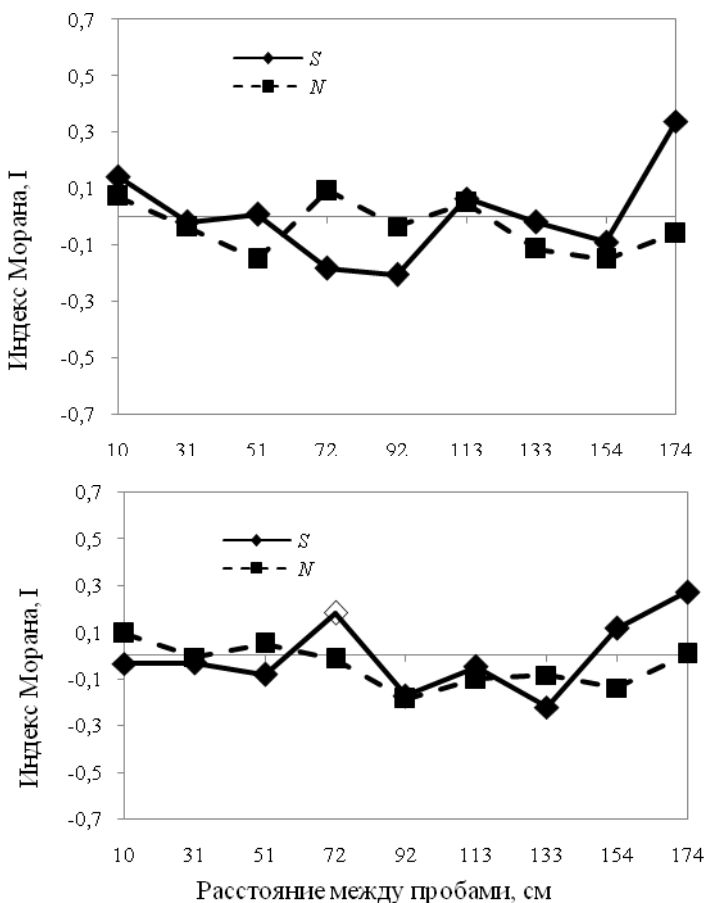
На рис. 5 показан один из типичных вариантов распределения общей численности раковинных корненожек в сообществах. Рассмотрение других интегральных характеристик сообществ (видового богатства, выравнинности видовой структуры, видового разнообразия), а также обилий доминирующих видов позволяет сделать вывод о неравномерном распределении организмов и неоднородности сообществ. Для того, чтобы понять, носит ли эта гетерогенность случайный характер или же имеет определенную структуру, применяли широко используемый в последнее время в экологии геостатистический подход (Гонгальский и др., 2009). При изучении раковинных амёб подобный подход был применен единожды (Mitchell et al., 2000).

При визуально-неравномерном распределении того или иного параметра сообщества использование коэффициента автокорреляции Морана позволяет

численно охарактеризовать размер пятен и в целом определить паттерн пространственной структуры (Diniz-Filho et al., 2011). Достоверно положительные значения коэффициента на небольших расстояниях и достоверно отрицательные значения на больших дистанциях свидетельствуют о существовании клинальных (градиентных) изменений в сообществах. Достоверно положительные значения коэффициента на небольших расстояниях и недостоверные колебания этого параметра на больших дистанциях говорят в пользу формирования пятен, размер которых определяется точкой перехода коэффициента из положительной области в отрицательную. Отсутствие достоверных показателей коэффициента Морана отражает случайный характер пространственной гетерогенности. Помимо этих наиболее типичных случаев характер изменения коэффициента Морана с увеличением расстояния между пробами характеризуют и другие пространственные паттерны.

В каждом из исследованных нами вариантов пространственных сеток с использованием коэффициента Морана выявляли характер пространственного распределения интегральных показателей сообществ (количество видов, численность, видовое разнообразие, оцененное индексом Шеннона, выравненность видовой структуры, оцененное индексом Пиелу), а также доминирующих видов раковинных амёб. В лесных почвах в сообществах преобладали эври- и педобионты *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penrdi*, *Phryganella acropodia*, *Euglypha rotunda*, *Corythion dubium*, *Trinema complanatum*, *T. enchelys*. В сфагновых болотах формировался типичный для таких биотопов комплекс видов с доминированием в сплавине Безымянного болота, образованной *Sphagnum palustre*, корненожек *Hyalosphenia elegans*, *Nebela griseola*, *Assulina muscorum*, *A. seminulum*, *Diffflugia leidyi*, а на ровном участке Морсовского болота, образованном *Sphagnum angustifolium*, амёб *Hyalosphenia papilio*, *Nebela bohemica*, *Arcella arenaria sphagnicola*, *Phryganella hemisphaerica*, *Centropyxis aculeata*, *Euglypha ciliata*, *E. laevis*, *E. tuberculata*, *Corythion dubium*.

Для всех пяти сообществ характерно случайное варьирование обилия и видового богатства в пространстве (рис. 5, 6). То же самое характерно и для показателей видового разнообразия и выравненности с одним исключением: на площадке 15x50 см в Кунчеровском лесу изменения индекса Пиелу показало наличие четкого и достоверного градиента от области с высоким показателем выравненности видовой структуры к низкому (рис. 7). При этом размер образованной структурной неоднородности измеряется 20 см.



**Рис. 6.** Изменение индекса автокорреляции Морана с увеличением расстояния между пробами на площадках 60×200 см в Морсовском болоте (вверху) и Кунчеровском лесу (внизу). *S* – количество видов, *N* – численность. Достоверные ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента отмечены прозрачными точками на графиках.

Распределение отдельных доминирующих видов также, как правило, случайно: показатели индекса Морана недостоверны. Однако в отдельных случаях удалось обнаружить некоторые закономерные структуры. Так, четкую градиентную картину проявляет распределение *Assulina seminulum* в Безымянном болоте (рис. 8) с размером сгущения около 70 см. Пятно такого же размера формирует *Centropyxis sylvatica* в Засурском лесу. В отдельных случаях формируются более сложные паттерны, например, разномасштабные сгущения и разрежения плотности у *Trinema enchelys* и *T. complanatum* (рис. 9).

Тот факт, что мелкие организмы чутко реагируют на незначительные изменения факторов среды, хорошо известен (Burkovsky et al., 1994; Azovsky,

2000, 2002). Ранее были выявлены локальные скопления простейших размером около 1 см и меньше (Бурковский, 1984, 1992; Balík, 1996). При этом считается, что самые маленькие агрегации определяются главным образом популяционными (процесс размножения) и ценогическими (конкуренция, взаимоотношения ресурс-потребитель) факторами, а с увеличением обследуемой территории в формировании неоднородности сообществ всё большая роль принадлежит абиотическим факторам среды (Бурковский и др., 1996). Все эти выводы были сделаны при изучении весьма гетерогенных биотопов, таких как морская песчаная литораль, характеризующаяся многочисленными пространственными градиентами (Бурковский, 1992), и трансекта от хвойного и берёзового опада до почв покрытых мхом (Balík, 1996). Вместе с тем сфагновый покров верховых болот и мертвopoкpoвный опад сосновых лесов представляют собой весьма однородные образования, при условии, что они не содержат выраженных форм микрорельефа (Andrus, 1986).

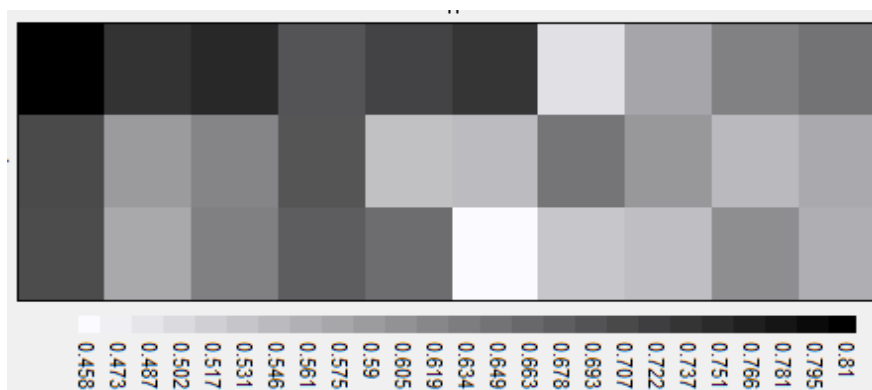
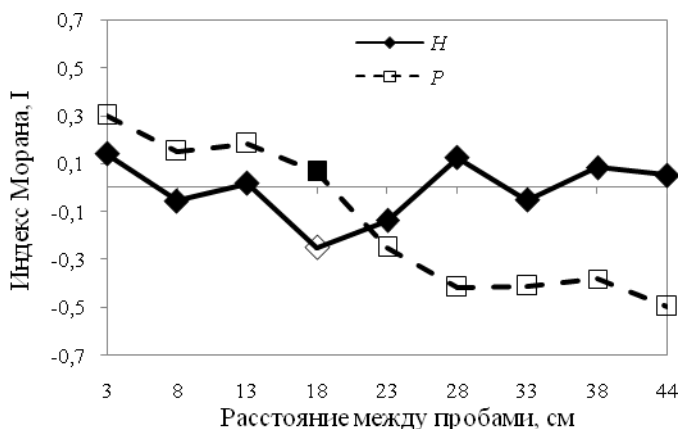
Изучению особенностей организации сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в микромасштабе посвящено две работы. В одной из них (Mitchell et al., 2000) были изучены закономерности распределения тестацей на макроскопически однородном участке *Sphagnum magellanicum* верхового болота в Швейцарии. В результате была выявлена значительная неоднородность в структуре сообщества корненожек, обусловленная влиянием микроградиентов факторов среды. Кроме того, было обнаружено существование пятен неопределённого размера, наличие которых могло быть обусловлено действием как абиотических (неравномерное распределение водной плёнки), так и биотических (наличие пищи, внутри- и межвидовые отношения) факторов.

В другой работе (Mazei, Tsyganov, 2007) были исследованы закономерности изменения пространственной структуры в сообществе раковинных амёб, населяющих пространственно гомогенный участок сфагнувой сплавины, образованный *Sphagnum angustifolium* в масштабах исследования от 1 см до 2 м. Анализ пространственного распределения популяций отдельных видов показал, что для большинства из них характерны слабо выраженные агрегации. Границы этих агрегаций в значительной степени размывы и более похожи не на четко очерченные пятна, а на более или менее выраженные сгущения разных размеров, плавно переходящие друг в друга. Размеры агрегаций видоспецифичны, причем в некоторых случаях (*Assulina muscorum* и *A. seminulum*) они положительно скоррелированы с размерами раковинок. Некоторые виды образуют агрегации разных размеров, и самые мелкие пятна оказываются размером 1 см. Степень агрегированности распределений видов возрастает с увеличением обследованной площади, однако в масштабе метров агрегации разных видов раковинных амёб не связаны друг с другом.

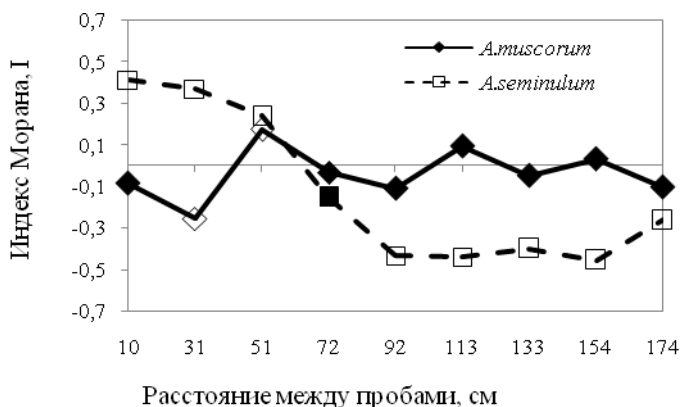
В ходе проведенной нами работы подавляющее большинство параметров сообщества в масштабе исследованных макроскопически однородных участков варьировало случайным образом. Лишь в отдельных случаях были обнаруже-



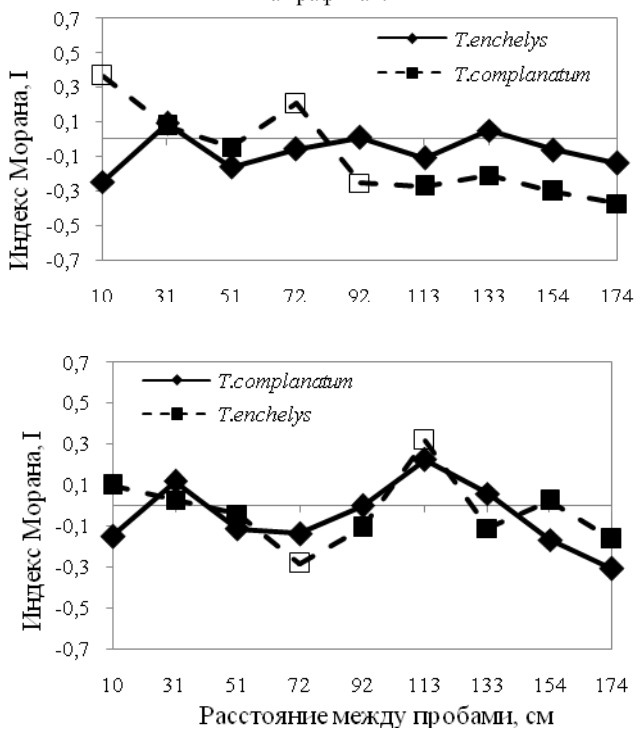
ны пятна плотности отдельных видов или направленное изменение (градиент) структурных характеристик сообществ и численности некоторых таксонов.



**Рис. 7.** Изменение индекса автокорреляции Морана с увеличением расстояния между пробами (вверху) и распределение значения индекса Пиелу (внизу) на площадке 15×50 см в Кунчеровском лесу.  $H$  – индекс Шеннона,  $P$  – индекс Пиелу. Достоверные ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента отмечены прозрачными точками на графиках.



**Рис. 8.** Изменение индекса автокорреляции Морана с увеличением расстояния между пробами на площадках 60×200 см в Безымянном болоте (вверху) и Кунчеровском лесу (внизу). Достоверные ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента отмечены прозрачными точками на графиках.



**Рис. 9.** Изменение индекса автокорреляции Морана с увеличением расстояния между пробами на площадках 60×200 см (вверху) в Кунчеровском лесу и Засурском лесу (внизу). Достоверные ( $p < 0.05$ ) значения коэффициента отмечены прозрачными точками на графиках.

## ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В СОСНЯКАХ В РАЗНЫХ МАСШТАБАХ ИССЛЕДОВАНИЯ

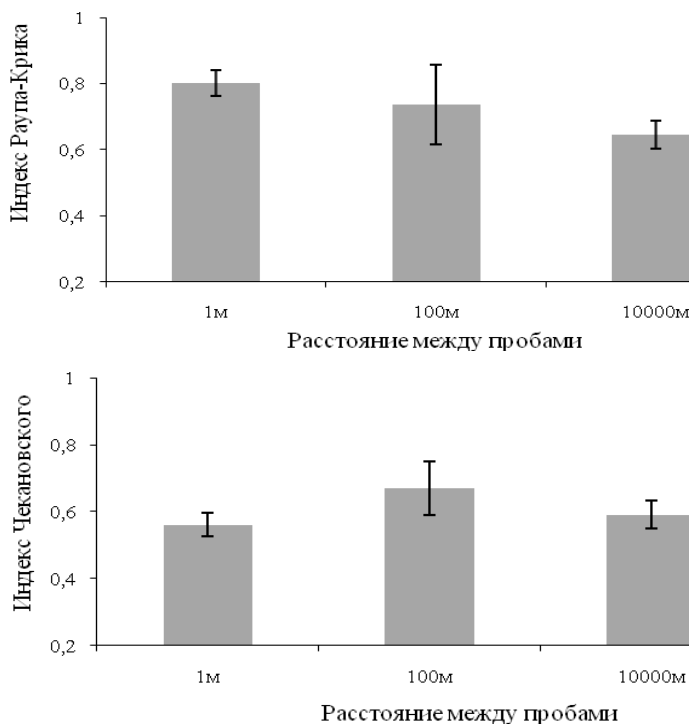
Вопрос о том, в какой мере пространственный масштаб исследования отражается на выявляемых закономерностях структуры сообщества остается актуальным (Азовский, 2003). Почвообитающие простейшие в этом плане остаются практически неисследованными. Единственная работа по данной проблеме, проведенная с использованием раковинных корненожек, была посвящена анализу изменений структуры сообществ раковинных амёб в соответствии с увеличением «зерна» (т.е. размера элемента системы – пробы) исследования (Бобров, 2003). Задачей настоящего раздела явился анализ изменения структуры сообществ раковинных амёб с возрастанием площади, охваченной исследованием (т.е. общего «размера» системы).

Для проведения подобных работ важно подобрать модельный объект, который бы сохранял свои принципиальные особенности при увеличении расстояния. Подобному условию удовлетворяют экстразональные экосистемы, например, сосновые леса. Для исследования были выбраны участки со схожим фитоценоотическим обликом и почвенными характеристиками на территориях массивов «Верховья Суры», «Борок», «Никоновский бор», «Засурский лес» в Пензенской обл. На каждом участке были отобраны по 3 пробы объемом  $5 \text{ см}^3$  на расстоянии 1 м. На участке «Никоновский бор», кроме этого были взяты пробы на расстоянии около 100 м друг от друга. Расстояние между четырьмя участками измеряется в десятках километров. Таким образом, использование подобной схемы позволило проанализировать три пространственных масштаба: каждый последующий отличается от предыдущего на 2 порядка ( $10^0 \text{ м}$ ,  $10^2 \text{ м}$ ,  $10^4 \text{ м}$ ). Пробы на всех участках отбирались из горизонта  $A_0$  и верхних 2 см горизонта  $A_1$  в пределах: 1) моховых подушек, образованных *Pleurozium schreberi*, 2) площадок, покрытых лишайником *Cladonia* sp., 3) мертвопокровной почвенной подстилки из разлагающейся хвои. Таким образом, мультимасштабную структуру рассматривали на примере 3 типов микробиотопов.

В составе населения раковинных корненожек сосняков доминируют *Centropyxis aerophila sphagnicola* (34.9% в среднем по всем биотопам), *C. aerophila* (24.1%), *Phryganella acropodia* (10.8%). Главные отличия сообществ амёб из разных сосняков связаны с перекombинацией первых трех доминантов: в Засурском лесу больше *C. aerophila*, *Ph. acropodia*, в остальных – *C. a. sphagnicola*. Интересно, что различия между сообществами по структуре доминирующего комплекса не связаны с типом микробиотопа (лишайник, мох, подстилка). Так, все доминанты могут массово развиваться в любых местообитаниях, хотя, *Ph. acropodia* более тяготеет к мохово-лишайниковым биотопам, а *C. a. sphagnicola* – к почвенно-лишайниковым участкам.

Таким образом, в целом, сообщество раковинных амёб в изучаемых сосняках представляется крайне однородным. Интересно понять, сохраняется ли

этот уровень гетерогенности одинаковым во всех исследованных масштабах. Иными словами, следует ли ожидать изменения степени различий в видовой структуре локальных сообществ, формирующихся на расстояниях 1 м, 100 м и 10 000 м друг от друга? Для оценки уровня гетерогенности сообществ в разных масштабах использовали два показателя: средний индекс сходства Раупа-Крика (отражает сходство в видовом составе) и средний индекс сходства Чекановского (отражает сходство в видовой структуре) между всеми парами проб в соответствующем пространственном масштабе.



**Рис. 10.** Изменение гетерогенности сообществ раковинных амёб в сосняках с увеличением пространственного масштаба. Планки погрешностей – ошибка средней.

Различия между масштабами оказались недостоверными (рис. 10). Более того, отмечается слабо выраженная тенденция убывания уровня гетерогенности видового состава в больших масштабах по сравнению с меньшими. Следовательно, можно заключить, что выбранный нами объект исследования (сообщества почвообитающих раковинных амёб в сосняках) не изменяет своих характеристик при увеличении площади исследования в диапазоне пространственных масштабов от одного метра до десятков километров.

## ВЫВОДЫ

1. Внутрипарцеллярная гетерогенность биотопов в дубовых и сосновых лесах Среднего Поволжья не приводит к достоверным изменениям видового богатства, видового разнообразия, выравниваемости видовой структуры, состава доминирующего комплекса видов почвообитающих раковинных амёб.
2. В дубравах при переходе от прикомлевых участков через подкроновые к межкроновым убывает представленность центростомных раковинных амёб, возрастает обилие плагиостомных форм, снижается численность организмов, а также наблюдаются изменения в составе комплекса субдоминирующих видов.
3. В разнотипных микробиотопах сосняков – мертвопокровной подстилке, моховых подушках *Pleurozium schreberi*, куртинах лишайников *Cladonia* sp. – при сохранении основных ценотических параметров варьирует состав субдоминирующей группировки. Для подстилок характерны почвообитающие формы, строящие раковинку из ксеносом, а во мхах и лишайниках типичны мелкие эврибионтные корненожки, строящие раковинки из эндогенно образованных идиосом.
4. В пределах макроскопически однородных участков сосновых лесов и сфагновых болот размером 15×50 и 60×200 см распределение раковинных корненожек неравномерно, и, как правило, случайно. В редких случаях формируются сгущения плотности организмов разного размера, а также направленные изменения структурных характеристик сообществ и обилия раковиннок.
5. В сосновых лесах в пространственных масштабах от одного метра до десятков километров уровень гетерогенности видового состава и видовой структуры сообществ раковинных амёб достоверно не изменяется.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* – публикация в печатном издании перечня ВАК

1. Embulaeva E.A., Mazei Yu.A., Blinokhvatova Yu.V. Changes of testate amoebae community structure along landscape gradient (catena) in forest-steppe region (Russia) // Abstr. V Intern. Symp. on Testate Amoebae. Montbeliard, France: Univ. Franche-Compte, 2009. P. 31.

2. Блинохватова Ю.В., Мазей Ю.А. Особенности внутрипарцеллярного распределения почвообитающих раковинных амёб // Матер. IV Всеросс. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2010. С. 230–231.

3. \*Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А. Особенности микропространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в лесах Среднего Поволжья // **Аридные экосистемы**. 2011. Т.17. №1 (46). С. 37–46.

4. \* Марфина О.В., Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В. Пространственная структура сообщества раковинных амёб в заболоченном лесу в Прибайкалье (Онотская возвышенность) // **Вестник Оренбургского государственного университета**. 2011. №4, апрель. С. 60–62.

5. \*Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А., Мазей Ю.А. Структура сообществ почвообитающих раковинных амёб в сосновых лесах в разных пространственных масштабах исследования // **Известия ПГПУ им. В.Г. Беллинского**. 2011. № 25. С. 321–325.

6. Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А., Мазей Ю.А. Внутрипарцеллярное распределение раковинных амёб в сосновых и дубовых лесах // **XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего**. 2011. №1. С. 53–60.

7. Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А. Пространственная структура сообщества раковинных амёб в лесостепной катене в Среднем Поволжье // Матер. II Всерос. науч. конф. «Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны». Вып. 2. Тула: «Куликово поле», 2011. С. 167–170.

8. Марфина О.В., Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В. Пространственное распределение раковинных амёб в болотах Прибайкалья // Матер. VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах». Вып. 7. Новосибирск: НГПУ, 2011. С. 13–15.

9. Блинохватова Ю.В. Микромозаичное распределение раковинных амёб в дубравах Пензенской области // Матер. межвуз. конф. «Реймерсовские чтения». М.: МНЭПУ, 2011. С. 10.

10. Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А. Пространственная структура сообществ раковинных амёб в разных масштабах исследования // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 40.

11. Блинохватова Ю.В., Мазей Ю.А. Биомониторинг микромозаичного распределения раковинных амёб в сосняках Пензенской области // Матер. Межд. науч.-практ. конф. «Мониторинг экологически опасных промышленных объектов и природных экосистем». Пенза: ПГСХА, 2011. С. 62–63.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Ю.А. Мазею за помощь на всех этапах работы, В.А. Чернышову и Е.А. Ембулаевой за помощь в освоении методов работы с раковинными амёбами, М.С. Свистуну за помощь в сборе полевого материала в Земетчинском р-не, А.Н. Добролюбову и Т.Г. Стойко за помощь при сборе полевого материала в заповеднике «Приволжская лесостепь».