

На правах рукописи



МАЛЫШЕВА Елена Александровна

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ  
В КОНТАКТНЫХ ЗОНАХ РАЗНОТИПНЫХ БИОТОПОВ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат  
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  
Мыльников Александр Петрович,  
кандидат биологических наук  
Добролюбова Татьяна Васильевна.

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет».

Защита состоится 16 декабря 2011 г. в 13 часов 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. Яшкин

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Маргинальные структуры биоценозов, формирующиеся на границах раздела сред, отличаются повышенной продуктивностью, однако все еще остаются слабо изученными. Пространственное определение границ или переходных зон, в реальной практике часто размытых, осуществляется исследователями в большинстве случаев интуитивно, во многом условно и на основании разных признаков. Структура переходных зон в значительной степени регулирует миграцию вещества и потоки энергии между смежными биогеоценозами, поэтому изучение их естественной структуры – важная задача современной экологии. На основе ландшафтно-морфологических и фитоценологических признаков было выделено несколько типов водно-наземных границ (Ермохин, 2007). Вместе с тем остается неясным, насколько выделяемые макромасштабные типы пограничных структур отражаются на организации сообществ, образованных мелкими организмами, существующими в ином пространственно-временном масштабе по сравнению с макроорганизмами. Исследования, посвященные изучению краевых эффектов в пространственной структуре сообществ простейших, остаются единичными. В работах чешского протозоолога В. Балака (Balík, 1996a, b) было проанализировано влияние масштаба рассмотрения на выявляемые закономерности пространственного размещения почвенных раковинных корненожек. В мезоэкотоне луг–ельник эффект не был установлен. На опушке отмечены более низкое число видов, обилие, биомасса, разнообразие. Корненожки из смежных экосистем не смешивались. В то же время на уровне микроэкотона отмечался ярко выраженный краевой эффект: на границе наблюдалось более высокое обилие, видовое богатство, смещение состава смежных сообществ. Таким образом, имеющихся данных недостаточно для формирования систематизированных представлений об особенностях ризоподных сообществ, формирующихся в граничных структурах смежных биоценозов.

### Цель и задачи исследования.

**Цель работы** – выявление особенностей структуры сообществ раковинных амёб в различных типах границ в контактных зонах биогеоценозов.

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

1. Выявить закономерности изменения сообществ раковинных амёб в основных типах границ контактной зоны «река–суша»: новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон.

2. Проанализировать особенности структурирования сообществ корненожек вдоль разнотипных пойменных градиентов в аллювиальных почвах.

3. Выявить закономерности изменения сообществ раковинных корненожек на границах «лес – сфагновое болото».

4. Изучить особенности структурирования сообществ раковинных амёб в микромасштабных граничных структурах, таких как «моховая кочка – растительный опад», «сфагновый участок – лишайниковый (или долгомошный) участок».

### Научная новизна.

Впервые выявлены закономерности пространственного распределения раковинных амеб в различных граничных структурах в зоне контакта смежных биоценозов в мезо- и микромасштабе. Впервые показано, что в контактной зоне «река–суша» в условиях полного экотона и гемизкотонов формируется переходное между наземным и водным сообществом раковинных амеб, а на окраинах и новых границах специфические граничные сообщества отсутствуют. Впервые обнаружено, что в микромасштабных контактных зонах на границе между моховыми подушками и почвенной подстилкой происходит разделение типов сообществ раковинных корненожек, а на границах между сфагновым и зеленомошным биотопами смена сообществ происходит континуально, и в контактной зоне формируется особый вариант переходного типа, включающий представителей смежных ценозов.

### Научно-практическая значимость.

Полученная информация позволяет расширить имеющиеся представления об особенностях формирования микробных сообществ на границах в зоне контакта смежных биоценозов. Новые данные смогут найти применение при организации многолетнего биомониторинга в целях оценки состояния естественных биоценозов. Выявленные теоретические закономерности позволяют расширить существующие представления о пространственной организации биологических сообществ и использовать новые данные в преподавании общеэкологических, зоологических и гидробиологических курсов в вузах.

### Апробация работы.

Материалы работы были представлены на: Международной конференции «Проблемы изучения краевых структур биоценозов» (Саратов, 2008), V Международном симпозиуме по раковинным амебам (Монбельяр, Франция, 2009), IV Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010), Международном симпозиуме по геофизическим исследованиям (Вена, 2010), Всероссийской конференции с международным участием «Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем» (Тольятти, 2011), Международной научно-практической конференции «Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира» (Брянск, 2011), IV Международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011), заседаниях кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского (2008–2011 гг.).

### Реализация и внедрение результатов работы

Результаты диссертации получены при выполнении НИР по гранту РФФИ, проект № 10-04-00496-а «Сообщества простейших на матрице среды обитания: роль биотопической дифференцировки в формировании пространственной структуры». Результаты диссертационной работы прошли апробацию и используются в учебном процессе кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета при подготовке бакалавров и магистров по направлению 020400 – «Биология».

### Публикации.

По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 5 статей в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК.

### Личный вклад автора.

Результаты диссертационной работы получены автором самостоятельно. Работы опубликованы в соавторстве с научным руководителем, которому принадлежат разработка концепции решаемой задачи и постановка целей исследования. Автор лично участвовал в сборе полевого материала на территории Пензенской и Саратовской обл., самостоятельно провел подготовку и микроскопический анализ проб, а также статистическую обработку данных.

### Структура и объем диссертации.

Работа изложена на 139 страницах, состоит из введения, 6 глав и выводов. Список литературы включает 210 источников, в том числе 106 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 38 рисунками и 4 таблицами.

### Основные положения, выносимые на защиту.

1. В контактной зоне «река–суша» в условиях полного экотона и гемизко-тонов формируется переходное между наземным и водным сообществом раковинных амёб, включающее представителей как аквальных, так и почвенных родов. На терригенных и реогенных окраинах и новых границах специфические пограничные сообщества отсутствуют.

2. Вдоль пойменных градиентов при переходе от галечниковых наносов вблизи русла реки через луговые сообщества и ветляники первой и второй пойменных террас к лесным фитоценозам на водоразделах происходит смена сообществ раковинных амёб и увеличивается обилие и видовое разнообразие организмов.

3. В контактной зоне «лес – сфагновое болото» сообщества раковинных амёб разделяются на два типа сообществ – почвенных и сфагнофильных – с границей, проходящей между сфагновой сплавиной и краевыми участками болот, которые по составу и структуре корненожек ближе к окружающим лесным биотопам.

4. В микромасштабных контактных зонах на границе между моховыми подушками и почвенной подстилкой происходит резкое разделение типов сообществ раковинных корненожек. На границах между сфагновым и зеленомошным биотопами сообщества сменяются постепенно, при этом в контактной зоне формируется особый вариант сообщества переходного типа, включающий представителей смежных ценозов.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В разделе рассматриваются особенности биологии и экологии раковинных амёб, а также приводятся данные по истории изучения краевых эффектов на различных типах границ, включая имеющуюся информацию о типологии маргинальных структур.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования сообществ раковинных амёб проводили в период 2007–2010 гг. Изучали закономерности изменения видового состава и структуры сообществ корненожек вдоль различных градиентов, включающих зоны контакта (граничные биотопические структуры): 1) основные типы границ в контактной зоне «вода–суша» на р. Медведица (бассейн р. Дон) – новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон; 2) границы при переходе пойменных биотопов в водораздельные на р. Илыч (респ. Коми) и р. Тур (Швейцария); 3) границы «лес – сфагновое болото» на севере Карелии, в Пензенской обл. и в долине гор Юра (Швейцария); 4) микрограницы «моховая подушка – подстилка», «кустистый лишайник – моховая подушка» и др. на севере Карелии и в Пензенской обл. Во всех случаях трансекты представляли собой три параллельных ряда, включающих по 5–11 точек по направлению от одного типа биотопа к другому через граничную структуру. Общий объем материала составил около 528 проб.

Пробы раковинных амёб исследовали в водных суспензиях, используя микроскоп Axiostar plus (Carl Zeiss) при увеличении  $\times 160$  (Мазей, Ембулаева, 2009). Определяли видовой состав раковинных амёб, подсчитывали количество живых тестацей и пустых раковинок (Рахлеева, Корганова, 2005). В каждой пробе было подсчитано не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата. Доминирующими считали таксоны, относительное обилие которых в локальных сообществах превышало 10% от общей численности раковинок, субдоминирующими – 2–10%.

Классификацию сообществ осуществляли при помощи последовательного кластерного анализа методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа-Крика для данных по присутствию-отсутствию видов и индексов Брея-Кертиса для данных по относительным обилиям видов. Достоверность различий между параметрами сообществ оценивали при помощи критерия Манна-Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Достоверными считали различия при  $p < 0.05$ . Расчеты проводили при помощи программы MS Excel (Microsoft Excel, 2003) и пакета статистических программ PAST 1.89.

## ГЛАВА 3. СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В КОНТАКТНОЙ ЗОНЕ «РЕКА–СУША»

Материал был собран в июле 2008 г. на р. Медведица, расположенной в Лысогорском р-не Саратовской обл. Пробы отбирали на 6 типах граничных структур: новая граница, реогенная и терригенная окраины, реогенный и терригенный гемизкотоны, полный экотон (рис. 1). Исследования проводили на трансектах по направлению от водных точек к наземным. Во всех типах исследованных границ происходит разделение локальных сообществ на группы водных и

наземных участков, соответственно, с гидрофильными видами из родов *Arcella*, *Cyphoderia*, *Diffflugia*, *Pseudodiffflugia* и педо- и эврибионтными видами из родов *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Trinema*, *Euglypha*. Однако на разных типах границ смена типов сообществ происходит по-разному.

**Полный экотон** (рис. 2). Видовое богатство вдоль трансекты различается недостоверно. Максимальная величина (28 видов) отмечена на наземном участке (биотоп 11) и снижается (до 11 видов) по мере приближении к приурезовой зоне. Изменение обилия характеризуется аналогичными тенденциями: абсолютный максимум в биотопе 11 (более 60 тыс.экз./г). Достоверно ( $p=0.08$ ) более высокая численность раковинок (до 18.9 тыс.экз./г) формируется в водных местообитаниях по сравнению с наземными (0.6–0.8 тыс.экз./г). В пределах полного экотона обнаружено максимальное количество видов (64) по сравнению с другими типами граничных структур. По видовому составу сообщества объединяются в две большие группы – первая объединяет все водные биотопы (включая контактную зону), вторая – наземные. При этом обе группы весьма неоднородны, что свидетельствует о существовании разнотипных ярко выраженных участков, сменяющих друг друга вдоль полного экотона. Важно, что в контактной зоне (точки 4–5) формируется тип сообществ, включающий как представителей водных родов *Diffflugia*, *Cyphoderia*, так и наземных *Centropyxis*, *Trinema*.

**Терригенный гемизкотон** (рис. 3). По видовому богатству локальные сообщества находятся на одном уровне со слабой выраженной (недостоверной) тенденцией к снижению от водной среды к наземной. Обилие раковинок достоверно ( $p=0.08$ ) выше в сообществах водных участков (12.8–34.1 тыс. экз./г), чем в наземных (1.2–6.8 тыс. экз./г). По видовому составу выделяются три группы локальных сообществ. Для водных участков (точки 1–4) характерны представители гидрофильных таксонов *Diffflugia elegans*, *D. shurmanni*, *D. petricola*, *Cyphoderia ampulla*, для наземных (точки 8–11) – эврибионтные и педобионтные виды *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*. В переходной зоне (точки 5–7) список видов включает некоторые пресноводные и наземные формы. По видовой структуре сообщества распределяются на водные с доминированием гидрофилов *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia elegans*, *D. shurmanni* и наземные (включая контактную зону) с преобладанием педо- и эврибионтных видов *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *C. orbicularis*, *Euglypha rotunda*, *E. tuberculata*, *Pseudodiffflugia gracillis*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi*.

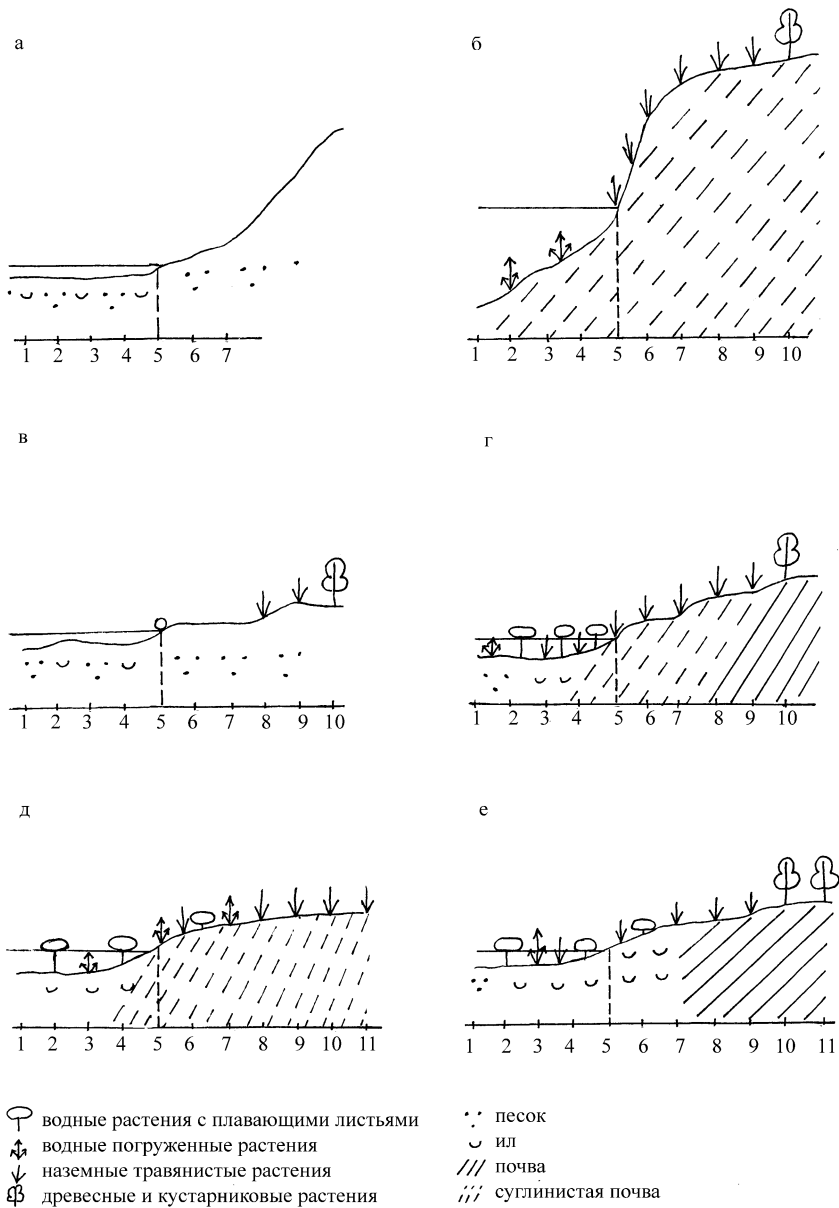
**Реогенный гемизкотон** (рис. 4). Видовое богатство и численность корненожек недостоверно различаются в локальных сообществах трансекты; слабо выражена тенденция их возрастания в переходной зоне. Минимальное обилие (0.1 тыс.экз./г) отмечено на наземном участке (точка 8), максимальное (0.7–1.3 тыс.экз./г) – в зоне уреза воды и приурезовых зонах (точки 3–7). Видовой состав раковинных амёб на трансекте весьма однороден. Условная граница проходит на уровне точки 6, следующей за контактной зоной. Наиболее сильно отличается локальное сообщество биотопа 11, где обнаружено 3 специфические формы аквального происхождения (*Centropyxis aculeata oblonga*, *Diffflugia lineare*, *Netzelia oviformis*), что указывает на существенную переувлажненность всего

гемиэктона. В целом видовой состав во всех локальных сообществах трансекты образован видами как водного, так и наземного происхождения. Состав доминирующей группировки также направленно не изменяется и имеет смешанный состав, включая *Plagiopyxix penardi*, *P. callida*, *Centropyxix cassis*, *C. elongata*, *C. aculeata*, *C. aerophila*, *C. orbicularis*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia elegans*, *D. penardi*, *D. shurmanni*, *Pseudodiffflugia gracilis*. При этом, как наземные формы могут доминировать в водной среде, так и водные организмы в отдельных случаях массово развиваются в наземных биотопах.

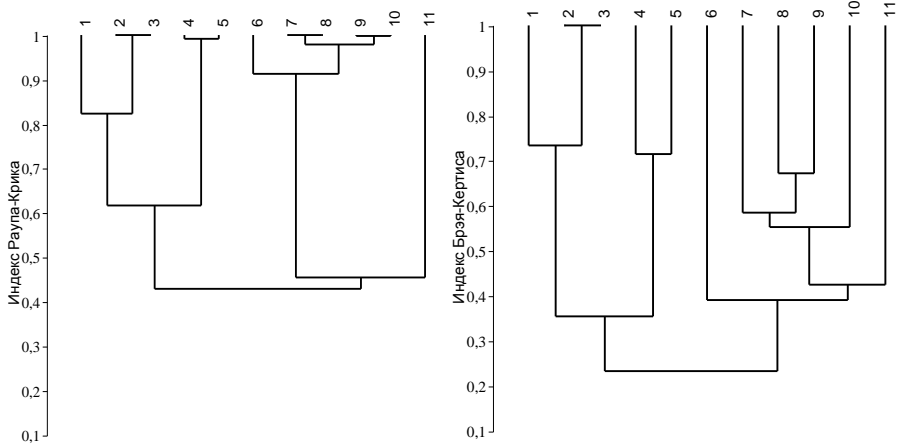
**Терригенная окраина.** Видовое богатство минимально в контактной зоне (1–2 вида) и максимально в водных участках (8–12 видов). Однако все различия статистически недостоверны. Показатели численности имеют низкие значения (2.2–6.0 тыс.экз./г на водных участках и 0.2–1.5 тыс.экз./г на наземных) и статистически неразличимы. По видовому составу все типы сообществ объединяются в 2 группы – гетерогенную из водных биотопов и гомогенную из наземных (включая контактную зону). При переходе в наземные условия (биотоп 5) исчезает большинство гидрофильных видов: *Centropyxix aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia shurmanni*, *D. elegans*, *Arcella rotundata*, *A. gibbosa*, *Zivkovicia spectabilis*. Количество доминантных видов в различных биотопах невелико (5–6). По видовой структуре локальные сообщества четко разделяются на две группы. Первая образована группой доминантов, представленной типичными гидрофилами *Cyphoderia ampulla*, *Diffflugia shurmanni*, *D.elegans*, *Centropyxix aculeata*, *Arcella rotundata*. В наземных условиях (включая зону контакта) преобладают педобионтные организмы *Centropyxix orbicularis*, *C. aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *Plagiopyxix penardi*, *P. callida*. При этом некоторые геофильные виды (*P. penardi*, *C. aerophila*) встречаются на протяжении всей трансекты, что соответствует особенностям распределения растительности на терригенных окраинах.

**Реогенная окраина.** Видовое богатство раковинных корненожек достоверно ( $p=0.08$ ) ниже в пробах из водных биотопов, включая зону контакта (6–12 видов в пробе), чем из наземных (13–21). Обилие ракушек изменяется сходным образом. На водных участках численность амёб достоверно ( $p=0.07$ ) ниже (1.5–3.5 тыс.экз./г), чем в наземных (6.3–15.1 тыс.экз./г). По видовому составу происходит разделение сообществ тестацей на 2 группы. Первая группа объединяет водные ценозы (включая контактную зону), сформированные представителями гидрофильной группы *Centropyxix aculeata*, *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, которые на суше отсутствуют. Для второй группы сообществ характерны геофильные корненожки *Centropyxix orbicularis*, *C. ecornis*, *C. cassis*, *Plagiopyxix callida*, *P. penardi*. По видовой структуре локальные сообщества разделяются на три группы. В первой доминируют типичные гидрофилы *Cyphoderia ampulla*, *C. a. crassa*, а также педобионты *Centropyxix ecornis*, *C. orbicularis*. Во второй многочисленны педобионты *Plagiopyxix callida*, *P. penardi*. В третьей преобладает геофильный вид *Centropyxix cassis*.

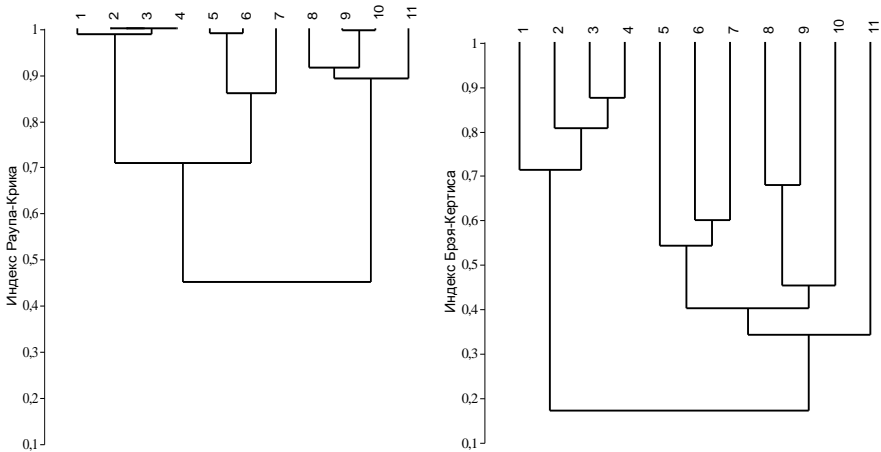




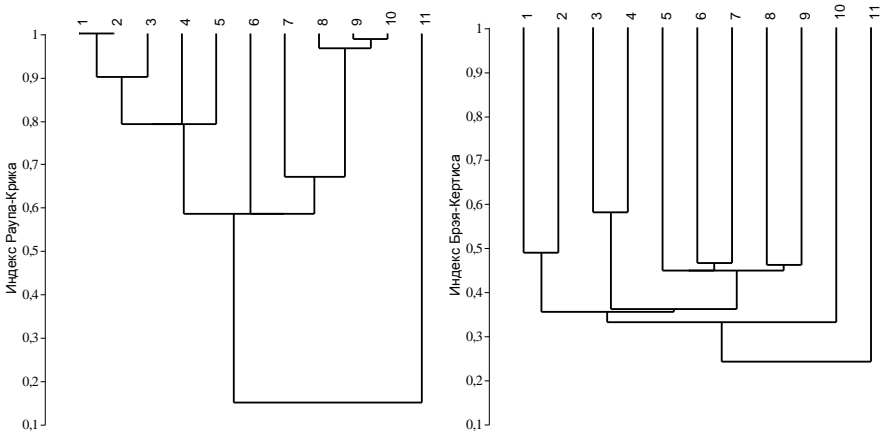
**Рис. 1.** Схемы исследованных трансект: а – новая граница, б – терригенная окраина, в – реогенная окраина, г – терригенный гемиэктон, д – реогенный гемиэктон, е – полный экотон.



**Рис. 2.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов подводного экотона по видовому составу и видовой структуре. 1–11 – точки трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, е).



**Рис. 3.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов терригенного гемизектона по видовому составу и видовой структуре. 1–11 – точки трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, з).



**Рис. 4.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов реогенного гемизкотона по видовому составу и видовой структуре. 1–11 – точки трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 1, д).

**Новая граница.** Видовое богатство раковинных корненожек минимально (3–7 видов) в переходной зоне на границе водного и наземного биотопов и приграничных зонах и достоверно ( $p=0.08$ ) выше в остальных, как водных, так и наземных биотопах (10–13 видов). В наземных биотопах обилие раковиннок достоверно ( $p=0.07$ ) выше (4.0–10.5 тыс. экз./г), чем в местообитаниях переходной зоны (0.3–0.6 тыс. экз./г). По видовому составу локальные сообщества разделяются на две группы: водной и наземной (включая контактную зону) частей трансекты. Сообщества корненожек водной части образованы разнообразными представителями родов *Diffflugia*, *Cyphoderia*, включающих аквальные виды, которые исчезают при переходе в наземные условия. В наземных биотопах появляются эври- и педобионтные виды из родов *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*. Разделение типов сообществ по критерию видовой структуры сохраняется. На водных участках в сообществах преобладают как виды гидрофилы – типичные обитатели донных осадков пресных водоемов и водотоков *Cyphoderia ampulla*, *C. a. papillata*, *Centropyxis aculeata*, *Diffflugia shurmanni*, *D. elegans*, так и педобионтные виды *Plagiopyxis callida* и *P. penardi*. В аллювиальных почвах доминируют педо- и эврибионтные виды *Plagiopyxis penardi*, *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila sphagnicola*, *C. cassis*, *Euglypha tuberculata*, *E. acanthophora*, *E. rotunda*.

**Обсуждение.** Наиболее четко разделение типов сообществ без морфологического перекрытия происходит на новой границе, где практически отсутствует почвенный покров, сильно изменяется режим влажности и размывается береговая линия, т.к. практически полностью отсутствует растительность, а, следовательно, грунт не закрепляется и органическое вещество смывается течением. Сообщество из контактной зоны и по видовому составу, и по структуре ближе к наземному, чем к водному и депрессировано по видовому богатству и обилию.

Довольно четкое разделение типов сообществ происходит на терригенной и реогенной окраинах, где затруднены контакты между организмами соседних биотопов, и, следовательно, ослаблен обмен веществом между наземными и водными биоценозами. Кроме того, для терригенной окраины характерен профиль берега с относительно резким увеличением глубины. При сезонных колебаниях уровня воды в водоеме происходит значительное изменение условий увлажнения, температуры и содержания питательных веществ, что является лимитирующим фактором для развития переходного типа сообщества в приурезовой зоне водоема, в которой происходит смена сред. Локальное сообщество раковинных амеб, формирующееся в зоне контакта на терригенной окраине, ближе по видовому составу и структуре к наземным ценозам, а на реогенной окраине – к водным.

Для терригенного и реогенного гемизкотонов характерной особенностью является формирование в контактной зоне переходного типа сообщества между наземным и водным. На данных типах границ происходит проникновение организмов в смежные биотопы, развиваются фитоценозы, а, следовательно, формируется почвенный покров, который закрепляется корнями растений. Таким образом, грунты стабилизируются и обогащаются органическим веществом, что способствует нормальному формированию условий, пригодных для существования сообществ корненожек.

Ярко выраженные континуальные изменения сообщества корненожек наблюдаются в полном экотоне. Условия обитания для простейших здесь наиболее благоприятны: течение на данном участке реки слабое, хорошо развивается как наземная, так и водная растительность, формируется хорошо развитый почвенный покров, происходит обмен веществами и энергией. Смена условий происходит постепенно. При этом формируются такие условия, которые способствуют взаимному проникновению организмов в смежные биотопы, что отражается на структурной дифференциации сообществ раковинных корненожек.

#### ГЛАВА 4. СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ПОЧВАХ ВДОЛЬ ПОЙМЕННЫХ ГРАДИЕНТОВ

##### **Бассейн р. Илыч (Печеро-Илычский биосферный заповедник, Россия)**

Материал был собран в июле 2009 г. на территории пойменных островов Пуштади и Биязъяди, сформировавшихся в русле верхнего течения реки Илыч, одного из наиболее крупных правых притоков р. Печоры. Исследования проводили вдоль топоэкологического профиля, начинающегося от галечниковых наносов вблизи русла реки и проходящего через луговые сообщества 1-го и 2-го высотного уровня островной поймы к лесным фитоценозам центральной части острова (рис. 5).

Вдоль пойменного профиля меняется структура сообществ почвообитающих корненожек и увеличивается обилие организмов. По видовому составу сообщества из разных биотопов разделяются на две группы (рис. 6). Первая представлена ценозами, формирующимися в экотоне вода-суша и на первых двух высотных уровнях островной поймы, где почвенный покров либо отсутствует

(бечевники), либо представлен аллювиальными дерновыми песчаными почвами (примитивными и слабо развитыми). Здесь складываются наиболее жесткие экологические условия, обусловленные постоянным переувлажнением (галечниковые наносы вдоль русла реки) и дефицитом влаги в летний период (пойменные злаково-разнотравные луга). Вторая группа представлена сообществами раковинных амеб, входящих в состав нанофауны относительно развитых аллювиальных почв – дерновых слоистых, занимающих третий высотный уровень пойменного острова. Повышение высотного уровня, формирование древесного яруса в растительном покрове, изменение экологических условий (уменьшение длительности периода затопления, снижение скорости потоков воды в период паводка) способствуют сближению по видовому составу сообществ раковинных корненожек в лесных биотопах. Для галечников и лугов специфичны гидрофилы *Arcella discoidea*, *A. rotundata*, *Centropyxis gibba*, *C. ecornis*, *Cyphoderia ampulla*, *Euglypha ciliata*, *Diffugia globulosa*, *D. pyriformis*, *Zivkovicia spectabilis*, для лесов – бриобионты *Bullinularia indica*, *Centropyxis aculeata oblonga*, *Heleopera sphagni*, *Nebela lageniformis* и геофилы *Plagiopyxis callida* и *Tracheleuglypha dentata*.

Видовое богатство локальных сообществ возрастает от галечников (14–21 вид) к хвойным лесам (26–27 видов). Почвы исследованных биотопов существенно отличаются по обилию раковин. Максимальные величины характерны для хвойных лесов и лугов, минимальные – бечевников и березняков. На лугах этот показатель варьирует от 12–17 (маломощные наносы мелкозема на галечнике) до 25–42 тыс. экз./г (злаково-разнотравные луга с аллювиальными дерновыми слоистыми почвами).

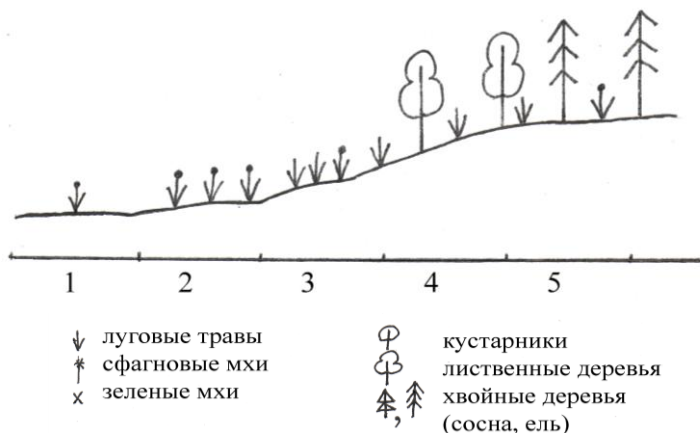
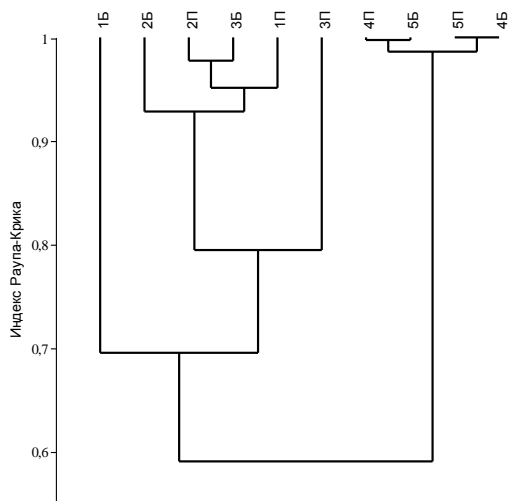


Рис. 5. Схема исследованной трансекты в пойме р. Илыч.



**Рис. 6.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных биотопов трансект бассейна р. Илыч по видовому составу. 1–5 – точки трансект, расположенные по направлению от околводных биотопов к водораздельным (см. рис. 5).

П – о. Пуштади, Б – о. Биязъяди.

Максимальная численность раковин (40–49 тыс.экз./г) в аллювиальных почвах хвойных лесов, где в верхней части профиля четко выражен горизонт лесной подстилки, хорошо согласуется с известными представлениями о высоком обилии корненожек в аллювиальных почвах с развитой лесной подстилкой (Рахлеева, Корганова, 2005). Низкая численность (12–17 тыс.экз./г) в сообществах бечевников обусловлена экстремальными экологическими условиями (длительным затоплением в период весеннего половодья и осенних паводков), отсутствием сомкнутого растительного покрова. В пойменном лиственном лесу, который можно рассматривать как экотонную полосу между злаково-разнотравными лугами и хвойным лесом в пределах исследуемой поймы, численность корненожек находится на уровне бечевников (16–18 тыс.экз./г). Возможно, это связано с тем, что в лиственных лесах скорость обменных процессов выше, чем в хвойных, что негативно сказывается на численности относительно медленно размножающихся раковинных амёб (Корганова, 1997; Бобров, 1999).

#### **Бассейн р. Тур (Швейцария)**

В исследуемых биотопах обнаружено 25 видов и форм раковинных корненожек. Среди них доминируют организмы с криптостомными (31–66%) раковинками из рода *Centropyxis* и плагиостомными раковинками из рода *Plagiopyxis* (16–49%). Для всех биотопов характерны педобионты *Plagiopyxis penardi*, *P. callida*.

В целом, по данным ординации, выделяется три группы сообществ: а) из луговых биотопов, образованных, главным образом, *Phalaris arundinacea* и разнотравного луга, с типичными бриофильными и сфагнофильными видами *Assulina muscorum*, *Centropyxis aerophila*, *C. cassis*, *C. orbicularis*, *Heleopera petricola*; б)

из ивняков (*Salix alba*) с типичными педобионтными и эврибионтными видами *Centropyxis constricta*, *Phryganella acropodia*, *Plagiopyxis callida*, *P. penardi* и в) из смешанного леса с преобладанием ясеня (*Fraxinus*), где отмечаются гидрофильные виды *C. constricta*, *Diffflugia lineare*, *D. penardi*

Видовое богатство локальных сообществ минимально в ивняках и смешанном лесу (6–9 видов в пробе) и существенно выше в остальных биотопах (11–18). Максимальное видовое богатство отмечено в разнотравном лугу. Следует отметить, что данные ризоподного анализа согласуются с результатами, полученными при анализе растительных сообществ. Видовое богатство и численность тестаций ниже в биотопах с разреженной травянистой растительностью и возрастает в ряду смены растительного сообщества в направлении смешанного леса.

Почвы исследованных биотопов различаются по обилию раковинок. Максимальные величины выявлены в ивняках (до 3 тыс. экз./г) и смешанном лесу (до 2 тыс. экз./г). В травяных сообществах этот показатель не достигает 1 тыс. экз./г, что обусловлено экстремальными экологическими условиями (длительным затоплением в период паводков) и отсутствием стабильного сомкнутого растительного покрова.

В целом, количество доминантов во всех биотопах невелико (3–5). В биотопах с травянистой растительностью доминируют *Centropyxis orbicularis*, *C. aerophila*, *Heleopera petricola*, *Assulina muscorum*, относящиеся к бриофильным видам. В почвах, формирующихся под лесными и кустарниковыми биоценозами, доминируют гидрофильный вид *Diffflugia penardi* и эврибионтный *Phryganella acropodia*, что, скорее всего, связано с формированием более мягких экологических условий, обусловленных формированием лесного типа почв и более сомкнутой растительности, наличием листового опада, которые способствуют оптимизации экологических характеристик среды обитания, таких как режим влажности. Следует отметить, что как в первой, так и во второй группе сообщества насыщены педобионтными организмами *Plagiopyxis callida*, *P. penardi* и *Centropyxis aerophila sphagnicola*.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В КОНТАКТНОЙ ЗОНЕ «БОЛОТО–СУША»

Материал был собран в 2008–2010 гг. на территории северной Карелии (1 – Прибеломорская низменность, окрестности дер. Черная река Лоухского р-на), Пензенской обл. (2 – западные отроги Средневолжской возвышенности, участок «Верховья Суры» заповедника «Приволжская лесостепь» в Кузнецком р-не – оз. Светлое; 3 – восточная часть Окско-Донской низменности, окрестности с. Морсово Земетчинского р-на); в горах Юра в Швейцарии (болота 4 – Понтэ, 5 – Пра-Родэ, 6 – Буртинье и 7 – Кашо). Каждую из 7 трансект исследовали по направлению от леса, окружающего болота, к центральной части болота.

На всех трансектах получилась сходная картина изменения структуры сообществ корненожек, поэтому в автореферате рассматриваются выявленные общие закономерности на примере северотаежного болота близ дер. Черная ре-

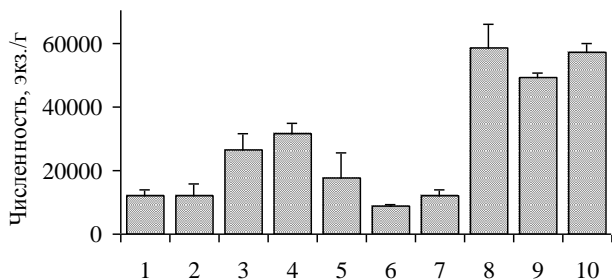
ка. Сообщества исследовали вдоль топоэкологического профиля, начинающегося от елово-соснового леса, проходящего через кустарниковый (мирт обыкновенный) биотоп, кочкарниковое (пушица) сфагновое болото к сфагновой сплаvine (рис. 7). По видовому богатству локальные сообщества различаются недостоверно. Максимальные значения (21–23 вида) отмечены в лесном и сфагновом биотопах (точки 1–5, 9–10), минимальные (16–17 видов) – в переходном кустарниковом (точки 6–7). Обилие раковинок достоверно выше на моховых участках (49.1–58.2 тыс.экз./г), минимально (8.9–11.8 тыс.экз./г) в кустарниковых биоценозах (рис. 8).

По видовому составу все локальные сообщества объединяются в две группы (рис. 9, а). Первая, включающая в себя раковинных амёб из елово-соснового леса, кустарниковой и пушицевой парцелл (точки 1–7) образована разнообразными представителями педобионтных и эврибионтных видов, относящимся к родам *Centropuxis*, *Corythion*, *Assulina*, *Euglypha*, *Nebela*, *Phryganella*, *Trinema*, *Trygonopuxis*. Вторая группа сообществ (точки 8–10) образована представителями сфагнобионтных видов из родов *Archerella*, *Heleopera*, *Hyalospheia*, *Nebela*, населяющих биотопы сфагнового болота. По видовой структуре локальные сообщества разделяются сходным образом (рис. 9, б). В сплаvine преобладают сфагнофильные виды *Heleopera sphagni*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *Archerella flavum*, в остальных местообитаниях – эврибионтные и бриофильные виды *Corythion dubium*, *Nebela bohémica*, *N. militaris*, *N. tincta*, *Assulina muscorum*. Таким образом, смена типов сообществ происходит на границе между сфагновой сплавиной и кочкарниковой частью болота.

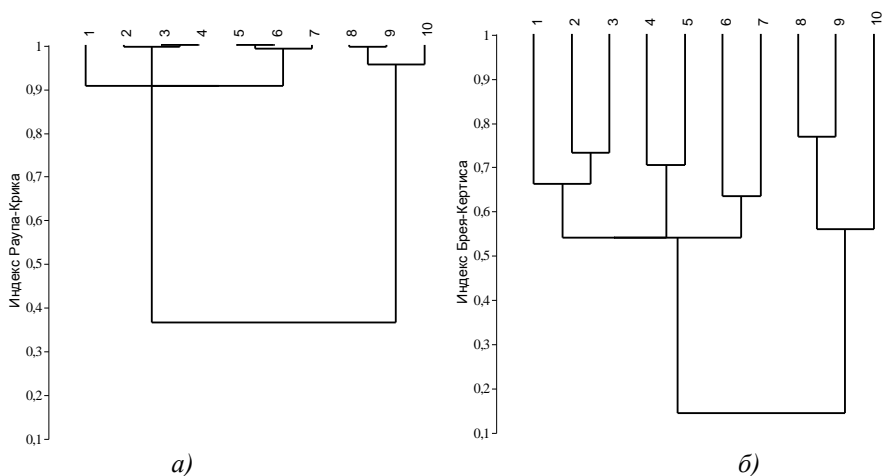


Рис. 7. Схема исследованной трансекты болота близ дер. Черная Река.





**Рис. 8.** Обилие раковок в разных типах биотопов в контактной зоне «лес–болото» на севере Карелии. Планки погрешностей – ошибка средней.



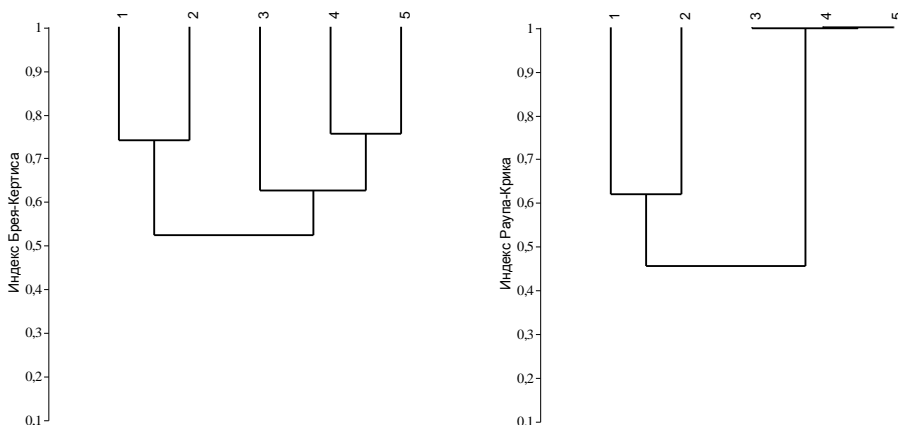
**Рис. 9.** Результаты классификации сообществ раковок амеб из разных биотопов в контактной зоне «лес–болото» на севере Карелии по видовому составу (а) и видовой структуре (б). 1–10 – точки трансекты, расположенные по направлению от водной к наземной среде (см. рис. 7).

## ГЛАВА 6. СТРУКТУРИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В МИКРОМАСШТАБНЫХ ГРАНИЧНЫХ СТРУКТУРАХ

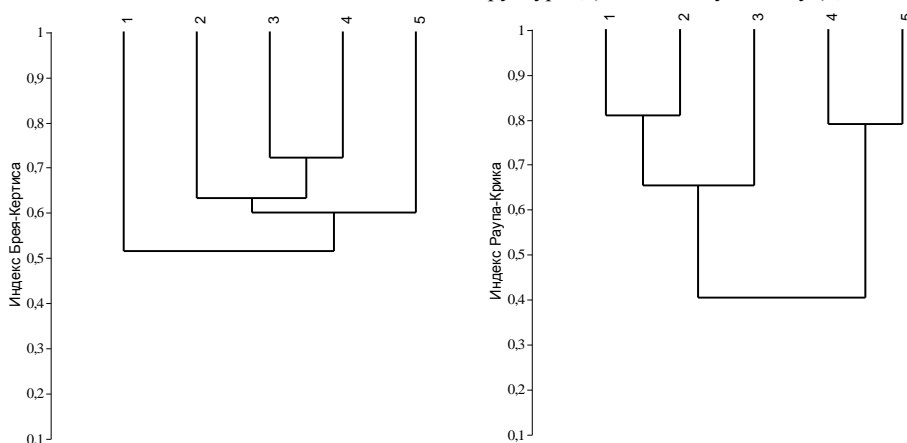
Исследования, посвященные изучению краевых эффектов в пространственной структуре сообществ простейших, единичны. Чешским протозоологом В. Баликом (Balík, 1996) проанализировано влияние масштаба рассмотрения на выявляемые закономерности пространственного размещения почвенных раковок корненожек. Особое внимание уделено изучению эффекта экотона. В мезоэкотоне луг–ельник эффект не был установлен. На опушке отмечены более низкие число видов, обилие, биомасса, разнообразие. Таким образом, сообщества тестацид смежных экосистем (луг, ельник) на границе не смешиваются. В то же время изучение эффекта на уровне микроэкотона (моховая кочка – лишай-

ник, моховая кочка – почва, покрытая слоем хвойно-лиственного опада) показало яркое его проявление. В краевой зоне наблюдались более высокие значения обилия и видового богатства, смещение состава двух соседних сообществ, отчетливое изменение обилия популяций некоторых доминирующих видов.

В ходе наших исследований был проведен анализ изменения структуры сообщества почвообитающих раковинных корненожек на микротрансектах, начинающихся на моховых кочках и заканчивающихся на почвенных участках с хвойно-лиственным опадом. Всего было изучено 10 таких трансект. Исследования проводили в лесостепной зоне на территории Кунчеровского участка заповедника Приволжская лесостепь (лесостепная зона, Пензенская обл.), в лесных экосистемах в окрестностях дер. Черная Река Лоухского р-на Карелии (северотаежная зона).



**Рис. 10.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб в контактной зоне «мох – почвенная подстилка» по видовой структуре (а) и видовому составу (б).



**Рис. 11.** Результаты классификации сообществ раковинных амёб в контактной зоне «сфагнум – зеленый мох» по видовой структуре (а) и видовому составу (б).

Протяженность каждой трансекты составляла 35–40 см. На каждой из них было отобрано по 5–8 проб на расстоянии 4–8 см друг от друга. Все исследованные местообитания разделяются на две группы. Первая объединяет микротрансекты переходов типа «моховая подушка – подстилка из листового и хвойного опада или травяного войлока», вторая – переходов типа «сфагновый мох – зеленый мох», «сфагновый мох – лишайник».

**Микротрансекты «мох–подстилка».** Видовое богатство раковинных корненожек минимально (15–18 видов) в зоне почвенного биотопа и выше в граничном и моховом биотопах (21–28 видов). В сообществах из моховых биотопов обилие раковинок, как правило, выше (до 153.6–220.5 тыс. экз./г), чем в местообитаниях переходной зоны и почвенных биотопов (до 48.9–104.7 тыс. экз./г).

По видовому составу локальные сообщества разделяются на две группы: моховой и почвенной (включая контактную) зон. Сообщества из моховых участков образованы разнообразными представителями родов *Archerella*, *Hyalosphenia*, *Nebela*, *Tracheleuglypha*, которые снижают свою численность при переходе в почвенный биотоп. На почвенных участках появляются эврибионтные и геофильные представители родов *Trinema*, *Phryganella*, *Cyclopyxis*, *Cyphoderia*. Разделение типов сообществ по критерию видовой структуры сохраняется (рис. 10). В моховых участках преобладают сфагнофильные виды *Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Nebela bohémica*, *Tracheleuglypha dentata*, *Quadrullella symmetrica*. В почвенных участках доминируют эврибионтные виды *Euglypha tuberculata*, *T. enchelys*, *T. lineare*. В переходной зоне отмечаются представители как сфагнобионтов, так и педо- и эврибионтные виды смежных микробиотопов.

Вдоль микротрансект происходит смена типов сообществ по структуре жизненных форм раковинных амёб. В составе населения моховых участков преобладают организмы с акростомными раковинками из родов *Hyalosphenia*, *Nebela*, *Quadrullella* (51.4–65.9%). В почвенных участках возрастает доля плагиостомных форм – представителей рода *Trinema* (от 24% в переходной зоне до 42.2–45.3% на краевых участках).

**Микротрансекты «сфагновые мхи – зеленые мхи/лишайники».** По видовому богатству локальные сообщества находятся на одном уровне и имеют слабо выраженную тенденцию к снижению при переходе от сфагновых мхов к остальным микробиотопам. Обилие раковинок значительно выше (27.2–36.2 тыс. экз./г) в сфагновых мхах, чем в остальных (9.2–24.4 тыс. экз./г).

По видовому составу выделяются 2 группы локальных сообществ. Для сфагновых мхов характерны представители сфагнобионтов *Heleopera sphagnicola*, *Nebela tincta*. Для зеленых мхов – представители педобионтной и бриобионтной групп *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. cassis*, *Heleopera petricola*, *Plagiopyxis penardi*. В переходной зоне отмечаются как сфагнобионтные виды *Archerella flavum*, *Euglypha compressa glabra*, *E. strigosa glabra*, *Nebela tincta*, так и педо- и бриобионтные виды *Assulina seminulum*, *E. laevis*, *Trinema complanatum*, *T. enchelys*. По видовой структуре наблюдается плавный переход

сфагнофильного сообщества с доминантами *Euglypha laevis*, *Nebela bohemica*, *Trinema lineare* в ксерофильное *C. dubium*, *C. orbicularis*, *Ph. acropodia* (рис. 11).

Происходит смена типов сообществ корненожек и по структуре жизненных форм. В сфагновом местообитании преобладают раковинки акростомного типа, а при переходе к зеленым мхам происходит увеличение обилия циклостомных и плагиостомных раковинок.

## ВЫВОДЫ

1. В контактной зоне «река–суша» в условиях полного экотона и гемиэкотонов формируются переходные между наземным и водным сообщества раковинных амёб, включающие как представителей водных родов *Diffflugia*, *Cyphoderia*, так и наземных *Centropyxis*, *Trinema*. На окраинах и новых границах специфические пограничные сообщества раковинных корненожек отсутствуют, а локальные сообщества, формирующиеся в контактной зоне, по своему видовому составу и структуре на терригенной окраине ближе к наземным ценозам, а на регенной окраине – к водным.

2. Вдоль пойменных градиентов при переходе от галечниковых наносов русла реки через луговые сообщества и ветляники первой и второй пойменных террас к лесным фитоценозам на водоразделах увеличивается обилие и видовое разнообразие организмов и происходит смена сообществ раковинных амёб от простых по структуре с преобладанием гидрофильных видов до сложных с доминированием таксонов бриофильной и почвенной группировок.

3. В контактной зоне «лес – сфагновое болото» происходит разделение локальных сообществ раковинных амёб на два типа. В лесных и переходных кустарниковых местообитаниях преобладают педобионтные и эврибионтные виды, в сфагновых местообитаниях возрастает доля сфагнобионтов и появляются акральные виды.

4. В микромасштабных контактных зонах на границе между моховыми подушками и почвенной подстилкой происходит четкое разделение типов сообществ раковинных корненожек. При этом, как правило, в переходной зоне доминируют виды одной из соседних группировок и не возрастает обилие и видовое богатство. На границах между сфагновым и зеленомошным биотопами смена сообществ происходит постепенно, при этом в контактной зоне формируется особый вариант переходного типа, включающий представителей смежных ценозов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* – публикация в печатном издании перечня ВАК

1. Малышева Е.А., Мазей Ю.А. МикроэкоTON «моховая подушка – почвенная подстилка» и структура сообщества раковинных амёб // *Материалы межд. конф. «Проблемы изучения краевых структур биоценозов»*. Саратов: СГУ, 2008. С. 195–198.
2. Malysheva E.A., Mazei Yu.A. Changes of testate amoebae community structure along two moss-soil microecotones in spruce-forest and birch wood in northern taiga (Karelia, Russia) // *Abstr. V Intern. Symp. on Testate Amoebae*. Montbeliard, France: Univ. Franche-Compte, 2009. P. 64.
3. Мазей Ю.А., Малышева Е.А., Лаптева Е.М., Чернышов В.А., Таскаева А.А. Раковинные амёбы аллювиальных почв островной поймы р. Илыч // **Труды Печеро-Илычского заповедника**. 2010. Вып. 16. С. 97–101.
4. \*Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Особенности структуры сообществ раковинных амёб в микроэкотонах «моховая подушка – почвенная подстилка» // **Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского**. 2010. №16(20). С. 51–53.
5. Малышева Е.А. Сообщества раковинных амёб на градиенте факторов среды в пойменных почвах // *Матер. межвуз. науч. конф. «Реймерсовские чтения 2010»*. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 38–39.
6. Малышева Е.А., Мазей Ю.А., Лаптева Е.М., Таскаева А.А. Изменения сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль пойменного профиля в средней тайге // *Материалы IV Всеросс. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия»*. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2010. С. 235–236.
7. Дегтева С.В., Лаптева Е.М., Колесникова А.А., Таскаева А.А., Мазей Ю.А., Малышева Е.А. Структура и динамика основных компонентов экосистем в процессе естественных первичных сукцессий в предгорьях Северного Урала // *Матер IV Межд. науч.-практ. конф. «Современные проблемы экологии»*. М.: РГАЗУ, 2010. С. 23–30.
8. Malysheva E., Mazei Yu., Fournier B., Samaritani E., Mitchell E. Diversity and community patterns of testate amoebae (Protists) in the channeled and restored sections of river Thur (Switzerland) // *Geophysical Research Abstracts*. Vienna, 2010. Vol. 12. EGU2010-15166-1.
9. \*Fournier B., Malysheva E., Mazei Yu., Mitchell E.A.D. Toward the use of testate amoebae functional traits as indicator of floodplain restoration success // **European Journal of Soil Biology**. 2011. doi:10.1016/j.ejsobi.2011.05.008.
10. \*Малышева Е.А., Киреев А.В., Мазей Ю.А. Раковинные амёбы донных осадков реки Волги в городе Саратове // **Вестник Оренбургского государственного университета**. 2011. Апрель. С. 59–60.
11. \*Киреев А.В., Мазей Ю.А., Малышева Е.А. Видовой состав и распределение раковинных амёб в некоторых водоемах и водотоках Среднего Поволжья // **Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского**. 2011. № 25. С. 283–287.

12. \*Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Ермохин М.В. Структурирование сообществ раковинных амёб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода–суша» // **Поволжский экологический журнал**. 2011. № 4. С. 404–411.

13. Малышева Е.А., Киреев А.В., Мазей Ю.А. Структура сообществ раковинных амёб в малых водотоках Пензенской области // Матер. Всерос. конф. с межд. участием «Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 107.

14. Цыганов А.Н., Киреев А.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Морфология и морфометрия сфагнобионтной раковинной амёбы *Hyalosphenia elegans* leidy, 1879 // Матер. I Межд. науч.-практ. конф. «Современные научно-практические достижения в морфологии животного мира». Брянск: БГУ, 2011. С. 22–26.

15. Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Структура сообществ раковинных амёб в экотонах // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 41.

16. Бабешко К.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Результаты применения ризоподного анализа при палеорекострукции развития заболоченной экосистемы в Аджарии // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 10.

17. Киреев А.В., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Бентосные раковинные амёбы в водоемах и водотоках бассейна реки Суры // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 31.

18. Комаров А.А., Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Изменения сообществ раковинных амёб вдоль пойменного градиента (Печеро-Ильчский биосферный заповедник) // Матер. 4-го межд. симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 32.

19. Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амёб в пойменном экотоне // **XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего**. Пенза: ПГТА, 2011. №1. С. 27–32.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Ю.А. Мазею за помощь на всех этапах работы; М.В. Ермохину, к.б.н, доц. каф. морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета им. Чернышевского за помощь в организации отбора проб на р. Медведица; Т.Г. Стойко, к.б.н., проф. каф. зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского за помощь при отборе проб на оз. Светлом, А.А. Таскаевой, к.б.н., с.н.с. института биологии Коми НЦ РАН за предоставление проб для анализа из поймы р. Ильч (Печеро-Ильчский биосферный заповедник, республика Коми), Э. Митчеллу, проф. университета г. Невшатель за помощь в отборе проб на болотах в горном массиве Юра (Швейцария), Б. Фурнье, асп. университета г. Невшатель за предоставление проб для анализа из поймы р. Тур (Швейцария).