

На правах рукописи

Ембулаева Елена Александровна

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ
ПОЧВООБИТАЮЩИХ ПРОСТЕЙШИХ
В ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2009

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета имени В. Г. Белинского.

Научный руководитель: доктор биологических наук Ю. А. Мазей.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук А. А. Бобров,
доктор биологических наук А. П. Мыльников.

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН.

Защита состоится «30» октября 2009 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д.501.001.55 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т, ауд. 389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан «_____» _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Н. В. Карташева

10. Embulaeva E.A., Mazei Yu.A., 2007. Testate amoebae from soils of forest-steppe ecosystems // *Protistology*. Vol. 5. № 1. (Abstr. V Eur. Congr. Protistol. and XI Eur. Conf. Ciliate Biol.). P. 26.

11. Мазей Ю.О., Ембулаева Е.А., 2008. Різноманітність черепашкових кореніжок на заповідних ділянках лісостепової зони // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. Мат. міжд. конф. Львів. С. 265–266.

12. Ембулаева Е.А., Мазей Ю.А., 2008. Лесостепной экотон и структура сообщества почвообитающих раковинных амёб // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Матер. междунар. конф. Саратов: СГУ. С. 173–175.

13. Мазей Ю.А., Стойко Т.Г., Шveenкова Ю.Б., Ембулаева Е.А., Булавкина О.В., Есаулов А.С., 2008. Структура сообщества почвенной фауны в лесостепи: эффект масштаба // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ РАН. С. 202–203.

14. Ембулаева Е.А., Мазей Ю.А., 2008. Почвообитающие раковинные амёбы в лесостепной зоне // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ РАН. С. 33–35.

15. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., 2009. Изменения сообществ почвообитающих раковинных амёб при залесении степи // Степи северной Евразии. Матер. V междунар. симп. Оренбург: Ин-т степи УрО РАН. С. 448–449.

16. 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*. P. 31.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Юрию Александровичу Мазею за неоценимую помощь и поддержку, А.А. Рахлеевой за консультации при освоении методик работы с почвообитающими раковинными амёбами, Д.В. Тихоненкову за помощь при работе с гетеротрофными жгутиконосцами, Т.Г. Стойко, А.Н. Добролюбову, А.И. Иванову за помощь в организации работ на лесостепных территориях.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Практически все природные почвы заселены животными, состав и обилие которых определяется особенностями гидротермического режима, физико-химическими свойствами минеральной массы, составом и структурой растительного покрова и микробного населения. Основу наиболее мелкой размерной фракции – почвенной нанофауны – составляют простейшие. Высокое обилие и быстрые темпы генерации этих организмов определяют их важную роль в почвенном метаболизме, а, следовательно, и высокую чувствительность к изменению факторов среды (Стриганова, 2003). Все это делает протистов крайне удобными объектами при решении ряда вопросов общей экологии, одним из которых является выявление закономерностей изменения сообществ в соответствии с пространственно-временной гетерогенностью среды обитания.

Среди почвообитающих простейших лучше других изучены раковинные амёбы (Гиляров, 1955; Гельцер и др., 1980, 1985; Алексеев, 1984). В России проводились исследования, главным образом, в зональных почвах широколиственных лесов, тайги и тундры (Корганова, 1997; Бобров, 1999; Рахлеева, 2000). Вместе с тем, раковинные корненожки в лесостепной зоне ранее не были предметом специального рассмотрения. Другой важный компонент почвенной нанофауны – гетеротрофные жгутиконосцы, являющиеся первичным звеном в потреблении бактериальной продукции и главным компонентом почвенной микробной петли, которая в последнее десятилетие интенсивно изучается за рубежом (Ekelund, Patterson, 1997; Stapleton et al., 2005 и др.). В России систематические исследования почвенных гетеротрофных жгутиконосцев не проводились начиная с 1970-х гг. (Николюк, Гельцер, 1972).

Цель настоящей работы – выявление общих закономерностей изменений структуры сообществ почвообитающих простейших в лесостепной зоне Среднего Поволжья и их связь с основными вариантами пространственно-временной гетерогенности фитоценотического и почвенного покрова.

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

1. Выявить видовой состав почвообитающих раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в лесостепи Среднего Поволжья и определить основные направления дифференцировки населения.

2. Разработать подходы к изучению гетеротрофных жгутиконосцев в почвах.

3. Выявить закономерности изменения структуры сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев при залесении степи.

4. Выявить закономерности изменения структуры сообществ раковинных амёб вдоль катен.

5. Выявить направления изменения структуры сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в соответствии с сукцессионными и сезонными модификациями экосистем.

Научная новизна и теоретическая значимость работы

Впервые проведены систематические исследования сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в основных зональных биогеоценозах лесостепи Среднего Поволжья, включая пространственные градиенты, формирующиеся на границе «степь–лес» и вдоль ландшафтных катен, а также изменения сообществ во времени. Разработана и апробирована методика, позволяющая проводить анализ видового состава и структуры сообщества почвообитающих гетеротрофных жгути-

коносцев. Впервые на территории России получены данные по видовому составу почвообитающих гетеротрофных жгутиконосцев.

Практическая значимость

Данные по распространению и экологическим оптимумам видов, а также по закономерностям изменения структуры сообщества могут быть использованы в качестве базовой информации при проведении биомониторинга. Полученные результаты используются в преподавании курсов «Зоология беспозвоночных», «Экология организмов», «Биология почв», «Протозоология» студентам биологических и экологических специальностей.

Декларация личного вклада автора

Автором разработана программа исследований, выполнены полевые работы, проведены анализ структуры сообществ, включая идентификацию видов, количественный учет, аналитическая и обобщающая части исследования.

Апробация работы

Материал работы был представлен на V Европейском протистологическом конгрессе (Санкт Петербург, 2007 г.), 55-й науч. студ. конф. ПГПУ (Пенза, 2006 г.), межд. конф. «Значения и перспективы стационарных исследований для сохранения биоразнообразия» (Львов, 2008 г.), межд. конф. «Проблемы изучения краевых структур биоценозов» (Саратов, 2008 г.), XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008 г.), межд. симпозиуме – съезде степеведов «Степи северной Евразии» (Оренбург, 2009 г.), межд. симпозиуме по раковинным амёбам (Монбельяр, Франция, 2009 г.), на заседаниях кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 8 статей в рецензируемых журналах и сборниках, включая 2 издания из перечня ВАК РФ.

Структура и объем диссертации

Содержание диссертации изложено на 163 страницах машинописного текста; работа состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, приложений, а также списка литературы, содержащего 264 источника, в том числе 179 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 50 рисунками и 13 таблицами.

ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВОБИТАЮЩИХ ПРОСТЕЙШИХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В разделе рассматривается краткая история изучения почвенных простейших, дается морфолого-таксономическая характеристика раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев, обсуждаются условия обитания простейших в почвах.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОТОПОВ

Исследования сообществ почвообитающих раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев проводили в период 2003–2008 гг. главным образом в пределах лесостепной зоны Среднего Поволжья на территории Пензенской области, в вер-

сообществах гетеротрофных жгутиконосцев наиболее отличны от первоначального варианта видовые комплексы из дубрав и заболоченных лесов. Сезонный вектор сообщества выглядит как переход от специфических гетерогенных весенне-летних вариантов с преобладанием комплекса эврибионтных и бриофильно-гидрофильных видов к неспецифическим гомогенным осенним состояниям с доминированием исключительно эврибионтных форм

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах и сборниках научных работ

(* – публикация в печатном издании перечня ВАК РФ)

1. Ембулаева Е.А., 2007. Видовой состав почвенных раковинных амёб в лесных экосистемах окрестностей г. Пензы // *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского*. № 3 (7). С. 269–273.
2. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 1. Общие подходы // *Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия* / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 85–97.
3. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 2. Сфагнобионтные раковинные амёбы // *Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия* / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 97–104.
4. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., Бубнова О.А., 2007. Почвенная нанофауна как объект экологического мониторинга. 3. Геобионтные раковинные амёбы // *Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия* / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 105–112.
5. *Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., 2008. Деградиционная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // *Журнал общей биологии*. Т. 69. № 1. С. 57–64.
6. *Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., 2008. Структура сообщества почвенных раковинных амёб в Островцовской лесостепи (Среднее Поволжье): эффект лесостепного градиента // *Успехи современной биологии*. Т. 128. №5. С. 532–540.
7. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Ембулаева Е.А., 2008. Почвенные раковинные амёбы в экологическом мониторинге // *Мониторинг природных экосистем* / Сб. статей под ред. А.И. Иванова. Пенза: ПГСХА. С. 126–130.
8. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А., 2009. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // *Аридные экосистемы*. Т. 15. № 1 (37). С. 13–23.

Материалы конференций

9. Ембулаева Е.А., 2006. Изучение сукцессии гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // Матер. 55-й науч. студ. конф. ПГПУ. Пенза: ПГПУ. С. 48–49.

виях формируется единый вариант сообществ корненожек, слабо отличимый от первоначального в березняках. Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев проявляют иные тенденции: наиболее отличными от первоначального варианта оказываются видовые комплексы из субклимаксовых дубрав (при среднем уровне увлажнения) и заболоченных лесов (при повышенном увлажнении).

В ходе сезонных модификаций биогеоценозов не отмечено достоверных изменений обилия и видового разнообразия в сообществах раковинных амёб. 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.

ВЫВОДЫ

1. В почвах лесостепи Среднего Поволжья обнаружено 69 видов и форм раковинных амёб и 53 гетеротрофных жгутиконосцев. В заболоченных, широколиственных и хвойных лесах доминирующий комплекс сообществ раковинных амёб более разнообразен по сравнению с ксерофитными луговыми степями, кустарниковыми опушками, остепненными лесами, березовыми рощами. Специфичность видового состава сообществ гетеротрофных жгутиконосцев, напротив, возрастает по мере снижения увлажненности биотопа и проявляется в высоком разнообразии амёбофлагеллят.
2. Эффективным методом выявления видового состава гетеротрофных жгутиконосцев в почвах является изучение протекания искусственно инициируемых гетеротрофных сукцессий в микрокосмах. Оптимальный режим включает предварительную фильтрацию почвенной суспензии для удаления инфузорий, подкормка бактериями, просмотр проб на 3, 6 и 9 сутки протекания сукцессии.
3. Вдоль лесостепного градиента на черноземах, при хорошо сформированных экотонных кустарниковых фитоценозах сообщество раковинных амёб дифференцируется на варианты, соответствующие луговым степям, высокорослым лесам и опушкам. На почвах, переходных между темно-серыми лесными и черноземами и при отсутствии ярко выраженного экотонного фитоценоза (представленного остепненными дубравами) население разделяется на варианты, формирующиеся в псаммофильных степях, луговых степях и лесах. Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев не проявляют выраженных смен: различия в локальных ценозах определяются перекомбинацией доминантов и случайным распределением редких видов.
4. Вдоль катен структура сообществ раковинных амёб разделяется на варианты, соответствующие сменам фитоценозов, типов почв и уровня увлажненности от элювиальных через транзитные к аллювиальным частям ландшафта. Это разделение связано со сменой доминантов и появлением индикаторных видов, в первую очередь гидрофилов на аккумулятивных позициях. Зональная специфика проявляется в меньшем видовом богатстве и обилии раковинных амёб в лесостепи по сравнению с таежной зоной.
5. В соответствии с сукцессионным развитием лесов, восстанавливающихся после рубок, сообщества раковинных корненожек изменяются в направлении от преобладания плагиостомных жизненных форм в молодых березняках к доминированию организмов с центростомными раковинками в клено-липняках и дубравах. В

хвоях бассейнов рек Суры и Хопра. Для сопоставления были исследованы сообщества нанофауны из северотаежной подзоны тайги в Лоухском р-не Карелии.

2.1. Краткая физико-географическая и геоботаническая характеристика районов исследования

В автоморфных условиях пензенского региона преобладают серые лесные почвы и лесостепные черноземы (Добровольский, Урусевская, 2006). Лесостепь представляет собой специфические ландшафты, формирующиеся в зоне контакта лесной (на серых лесных песчаных почвах) и степной (на выщелоченных черноземах) растительности. Здесь формируется ряд биоценозов, включающих ксерофитные степи, ксеро-мезофитные опушечные (остепненные дубравы, колки) и кустарниковые (миндальники, вишарники, рацитники) комплексы, мезофитные низкорослые (терновники, черемушники), мелколиственные высокорослые (осинники, березняки), коренные (сосняки, дубо-липняки, ясеневые дубравы) и гигрофитные заболоченные (березо-сосняки, ольшаники, ивняки) леса.

2.2. Методы протозоологических исследований и статистического анализа результатов

Сбор и обработку проб осуществляли по стандартным протозоологическим методикам. Подсчет раковинных амёб проводили в водных суспензиях, окрашенных раствором эритрозина, с использованием микроскопа БИОМЕД-2 при увеличении $\times 160$. Учитывали количество живых тетацей и пустых раковин (Рахлеева, Корганова, 2005), при этом просчитывали не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

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 классификацию локальных вариантов, формирующихся в различных микробиотопах, при помощи кластерного анализа, а также их ординацию методом главных компонент. Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002), ECOS 1.3 (Азовский, 1995), PAST 1.89 (Hammer et al., 2001).

ГЛАВА 3. ГЕТЕРОТРОФНАЯ СУКЦЕССИЯ В МИКРОКОСМАХ КАК МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ПОЧВОБИТАЮЩИХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Изучая гетеротрофных жгутиконосцев в почвах, исследователь сталкивается со значительными сложностями при извлечении простейших из образцов. При стандартных методах, применяемых к организмам, имеющим достаточно прочные покровные структуры (например, раковинные амёбы), флагелляты разрушаются. Одновременная идентификация и количественный учет этих организмов возможны только в живом состоянии. Решить проблему можно, анализируя искусственно инициируемые гетеротрофные сукцессии жгутиконосцев в микрокосмах.

Задачей настоящего раздела явилось изучение закономерностей изменения структуры сообщества жгутиконосцев в ходе гетеротрофной сукцессии в экспериментальных условиях (микрокосмах) и определение наиболее удобного режима количественного учета этих организмов.

Исследование проводили в 2003–2004 гг. Суспензию почвы объемом 5 см³ помещали в чашки Петри, добавляли 1 мл культуры бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula, 1895 (содержащей приблизительно 150 млн. клеток), выдерживали в термостате при температуре 25°C в темноте. Исследование сукцессии в таких чашках Петри служило контролем. В одном варианте эксперимента пробу фильтровали для удаления инфузорий, которые являются главными потребителями продукции гетеротрофных жгутиконосцев, через мембранный фильтр с диаметром пор 20 мкм. Во втором варианте – к фильтрованной пробе добавляли вдвое меньше бактерий – 0.5 мл суспензии. Количественный учет гетеротрофных жгутиконосцев осуществляли непосредственно в чашках Петри методом трансект без фиксации, что позволило идентифицировать виды гетеротрофных флагеллят.

Классификация сериальных стадий сукцессии методом последовательного кластерного анализа позволила выделить три этапа с отличающейся видовой структурой. Первый характеризовался максимальным видовым богатством и значительной изменчивостью, а следующие два – малым числом видов и низкой вариабельностью. Видовое богатство, плотность организмов и видовое разнообразие в начале сукцессии повышались, достигая максимума на 4-й день. Далее значения интегральных характеристик сообщества начинали снижаться до нулевых значений к концу сукцессии. До 8-го дня эксперимента в сообществе присутствовали все трофические группы: хищники, бактерио-детритофаги седиментаторы, бактерио-детритофаги собиратели, всеядные виды. В конце оставались только бактерио-детритофаги собиратели. Влияние изначального количества пищи сказалось только на амплитуде колебания структуры, но не отразилось на характере сукцессионных изменений. Присутствие инфузорий значительно снизило численность гетеротрофных жгутиконосцев, а также сместило время формирования стадии с максимальным видовым разнообразием.

В итоге сделан вывод о том, что наиболее оптимальным режимом исследования микроскопов с целью определения полного видового состава гетеротрофных жгутиконосцев и обеспечения удобства просмотра больших серий проб является анализ предварительно профильтрованных почвенных суспензий, обогащенных бактериями, на 3-й, 6-й (соответствуют первой, наиболее полночленной и гетерогенной сукцессионной стадии) и 9-й (соответствует второй и третьей стадии с весьма однообразной видовой структурой) дни развития гетеротрофной сукцессии.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ ВДОЛЬ ЛЕСОСТЕПНОГО ГРАДИЕНТА

Лесостепь представляет собой сочетание лесных и степных массивов, непосредственно примыкающих друг к другу. Здесь можно наблюдать естественные переходы между степными и лесными биогеоценозами и легко рассматривать соответствующие изменения в составе и структуре почвенной фауны. Переход от травянистых фитоценозов к древесным может осуществляться по-разному. Например, через кустарниковые опушки, которые обычно выделяют в особый тип фитоценоза и считают непременным элементом ландшафта лесостепи (Чистякова, 1993). Другой вариант границы – остепненные леса (Новикова, Соколова, 2008).

Задачей настоящего раздела явился анализ закономерностей изменения состава и структуры сообщества почвообитающих раковинных амев и гетеротрофных жгу-

Население гетеротрофных жгутиконосцев включает 53 вида и формы. Наиболее распространены эврибионтные *B. designis* (обнаружен в 100% биотопов), *Paraphysomonas* sp. (100%), *Spumella* sp. (100%), *H. minima* (94%), *Ph. apiculatus* (88%), *P. obliqua* (88%), *Heteromita globosa* (82%), *G. truncata* (82%). По количеству видов преобладают представители амебоидных жгутиконосцев из рода *Cercomonas*. Причем наибольшее их разнообразие отмечено в засушливых местообитаниях (степи, луга, кустарниковые опушки, остепненные леса). Специфичность видового состава сообществ возрастает по мере снижения увлажненности биотопа.

Закономерности изменения сообществ раковинных при залесении степи зависят от особенностей почвенного покрова и растительности на конкретных участках. На черноземах типичных, выщелоченных и оподзоленных, при хорошо сформированных экотонных кустарниковых фитоценозах сообщество дифференцируется на варианты, соответствующие луговым степям, высококорослым увлажненным лесам, а также опушечным кустарниковым ценозам. На почвах, переходных между темно-серыми лесными и черноземами оподзоленными и при отсутствии ярко выраженного экотонного фитоценоза (представленного остепненными дубравами) отсутствует и экотонная группировка раковинных амев. Население разделяется на варианты, формирующиеся в псаммофильных степях, луговых степях и лесах. Сообщества на различных лесостепных участках образованы сходным набором обычных педобионтных видов и жизненных форм, характерных для почв. Обилие невысоко – от 100 экз./г в засушливых до 1150 экз./г в увлажненных местообитаниях. Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев не проявляют столь выраженных смен при залесении степи. Доминирующий комплекс образован эврибионтными видами с широким географическим распространением. В состав населения входит значительное количество амебоидных флагеллят, хорошо адаптированных к обитанию на поверхности почвенных частиц. Различия в локальных ценозах определяются перекомбинацией доминантов и случайным распределением редких видов.

Вдоль катен отмечено закономерное изменение структуры сообществ раковинных амев в соответствии со сменами фитоценозов, типов почв, уровня увлажненности от элювиальных позиций на плакоре через транзитные к аллювиальным частям ландшафта. Как правило, сообщество дифференцировано на варианты, соответствующие элювиальным, транзитным и аккумулятивным зонам склона. Это разделение связано со сменой доминантов и появлением индикаторных видов, в первую очередь гидрофилов на аккумулятивных позициях. Вниз по катене возрастает видовое богатство и обилие (от 100 до 1350 экз./г в лесостепном варианте) раковинных корненожек. Зональная специфика проявляется в меньшем видовом богатстве и обилии раковинных амев в лесостепи по сравнению с таежной зоной. На качественном уровне особенности сообществ проявляются в доминировании эврибионтов в черноземных и серых лесных почвах лесостепи и бриофилов в подзолах и болотных почвах северной тайги.

Почвенная нанофауна реагирует на изменения биогеоценозов во времени неоднозначным образом. В рамках многолетнего сукцессионного развития лесов отмечаются направленные смены в сообществах раковинных корненожек от преобладания плагиостомных жизненных форм в молодых березняках к доминированию организмов с центростомными раковинками в клено-липняках и дубравах. Вместе с тем, в пределах траекторий развития фитоценозов в увлажненных (осинники, заболоченные березо-сосняки) или в засушливых (смешанные леса, сосняки) усло-

раковинками в липняках и дубравах. Вместе с тем, в рамках векторов развития фитоценозов в увлажненных (осинники, заболоченные березо-сосняки) или в засушливых (смешанные леса, сосняки) условиях формируется единый вариант сообществ корненожек, слабо отличимый от первоначального.

Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев проявляют иные тенденции: наиболее отличными от первоначального варианта оказываются видовые комплексы из субклимаксовых дубрав (при среднем уровне увлажнения) и заболоченных лесов (при повышенном увлажнении).

В ходе сезонных модификаций биогеоценозов не отмечено достоверных изменений обилия и видового разнообразия. В разных типах фитоценозов тенденции имеют различную направленность.

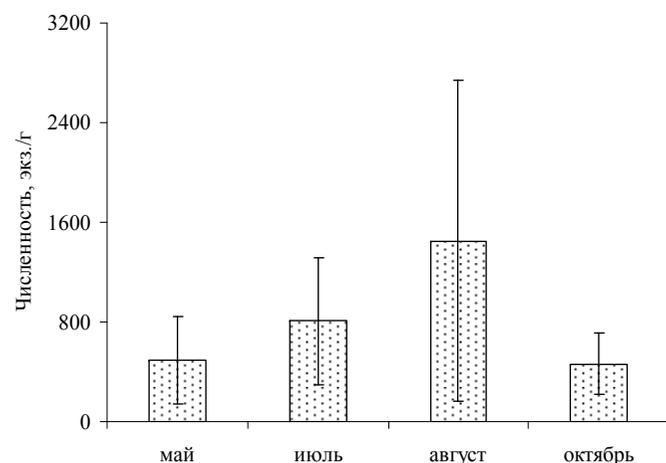


Рис. 5. Изменение обилия раковинных корненожек из разных типах фитоценозов в течение вегетационного периода. Планки погрешностей – ошибка средней.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ СООБЩЕСТВ ПОЧВОБИТАЮЩИХ ПРОСТЕЙШИХ В ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Во всех исследованных биотопах обнаружено 69 видов и форм раковинных амёб. По структуре население разделяется на две группы. Для заболоченных (ольшаники, ивняки, березо-сосняки), широколиственных (дубравы, клено-липняки) и хвойных (сосняки) лесов характерно большее разнообразие доминирующего комплекса видов. Оно включает как наиболее типичные для всей лесостепи формы лобозных амёб с плагиостомными раковинками (*C. aerophila*), так и лобозных амёб с центростомными раковинками (*C. eurystoma*, *Ph. acropodia*) и филозных корненожек (*T. complanatum*, *E. rotunda*). В остальных, как правило, более засушливых фитоценозах (степи, луга, кустарниковые опушки, остепненные леса, березовые рощи) преобладают плагиостомные *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica* и центростомный *C. kahli*.

тиконосцев вдоль лесостепного градиента на двух небольших эталонных для лесостепной зоны территориях, включающих все стадии перехода от степей к лесам в двух основных вариантах.

4.1. Градиент «степь – кустарниковая опушка – лес»

Исследование проводили на территории Островцовской лесостепи, включающей переход от ксерофитных степей через ксеро-мезофитные луга и опушечные кустарниковые комплексы (раkitники, вишарники) к мезофитным низкорослым (жестеро-терновники, черемушники) и высокорослым (осинники) лесам. Исследования осуществляли на 9 площадках, представляющих собой условную трансекту и включающих: луговую степь (ассоциация разнотравно-перистоковыльная), остепненный разнотравный луг (ассоциация наземнойвейниково-разнотравная), болотистый луг (ассоциация разнотравно-дерновиннощучковая), раkitник разнотравный, вишарник редкотравный, жестеро-терновник редкотравный, черемушник редкотравный и осинник крапивно-разнотравный. В каждом биотопе отбирали по 3 пробы из горизонта A_0 и по 3 из верхнего 2 см слоя горизонта A_1 .

Видовой состав и изменение структуры сообществ раковинных амёб

Обнаружено 32 вида и формы раковинных амёб. Структура сообщества при залесении степи меняется направленно. При этом формируются три варианта сообщества (рис. 1), соответствующие крайним фитоценозам в лесостепном градиенте (луговым степям и высокорослым лесам), а также экотонным (опушечным). В степных условиях доминируют *Cyclopyxis kahli*, *C. sylvatica*, *Euglypha strigosa*, в кустарниковых – *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*, *Euglypha strigosa glabra*, в осинниках – *Centropyxis aerophila*, *Phryganella hemisphaerica*, *Trinema lineare*. В остальных биотопах специфические доминанты отсутствуют.

Вдоль лесостепного градиента изменяется соотношение жизненных форм. Во всех сообществах доминируют (50–65%) амёбы с плагиостомной (*Centropoxyidae*) и проплагиостомной (*Trinema*) раковинками. Для сообществ из лесных фитоценозов характерны центростомные (*Cyclopyxidae*, *Phryganellidae*) раковинки, образующие 35–40% обилия. В сообществах из травяных и кустарниковых фитоценозов субдоминантный комплекс формируется простейшими с акростомными (*Euglyphidae*) и криптостомными (*Plagiopyxidae*) раковинками (10–15%). Таким образом, в более увлажненных биотопах – лесах – возрастает доля раковинки с крупным устьем (*Phryganella* spp., *Cyclopyxis* spp.), а в засушливых местообитаниях – с маленьким (*Euglypha* spp.) и щелевидным (*Plagiopyxis* spp.) псевдостомом.

Обилие организмов крайне низкое. Максимальные значения (300–400 экз./г) отмечены для сообществ из более увлажненных биотопов (болотистый луг, вишарник, терновник, черемушник); наименьшие (100–130 экз./г) формируются в наиболее сухих условиях луговых степей. Во всех биотопах видовое богатство и обилие выше в верхнем почвенном горизонте (A_0 – степной войлок или листвова опад) по сравнению с более глубоким гумусовым слоем. Доля живых особей от общего числа раковинки невелика. В сообществах из травяных и кустарниковых фитоценозов она составляет 7.6–15.4%, из лесов – 2.1–3.4%.

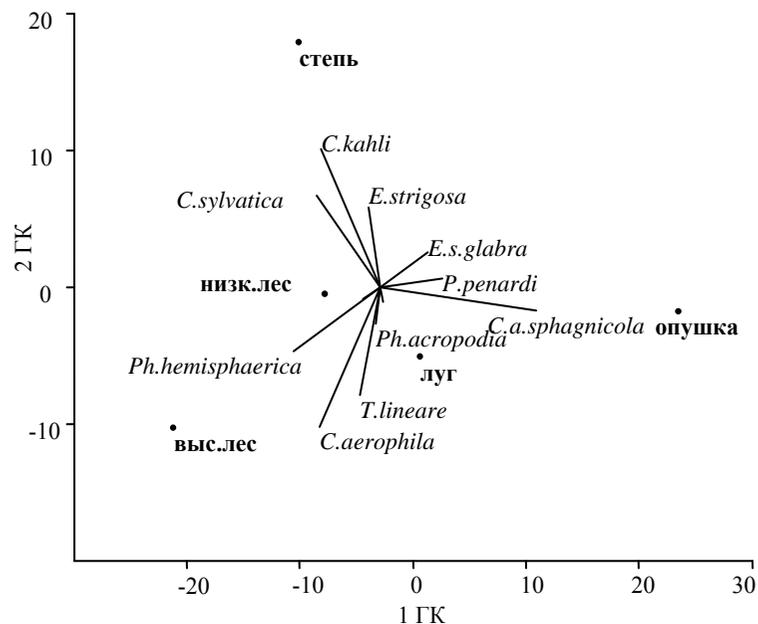


Рис. 1. Результаты ординации локальных сообществ раковинных амёб методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 58.9% общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – вторая главная компонента (23.9%); степь – фитоценозы луговой степи, луг – остепненный и болотистый луга, опушка – кустарниковые фитоценозы (раkitник, вишарник), низк.лес – низкорослые леса (жестеро-терновник, черемушник), выс.лес – высокорослые леса (осинники).

Видовой состав и изменение структуры сообществ жгутиконосцев

Обнаружено 40 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев. Состав доминирующего комплекса образован семью видами: *Bodo designis*, *Goniomonas truncata*, *Paraphysomonas* sp., *Phyllomitus apiculatus*, *Ploeotia obliqua*, *Spumella* sp., *Dimastigella trypaniformis*. Только последний из них не является эврибионтным широко распространенным, а тяготеет к торфяным почвам моховых болот (в пределах Островцовской лесостепи обнаружен только в низкорослых лесах). Наибольшее видовое богатство (22–23 вида в микробиотопе) формируется в низкорослых лесах.

Таким образом, облик сообществ гетеротрофных жгутиконосцев на рассматриваемом градиенте представляется весьма однородным. Доминирующий комплекс видов образован преимущественно эврибионтными организмами, встречающимися на всей изучаемой территории. Различия локальных вариантов ценозов обусловлены перекомбинацией доминантов и случайным попаданием редких видов.

(4–7%). 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.

Вместе с тем, в отдельных типах биогеоценозов картина сезонных модификаций различается. Полностью отражает общую тенденцию характер сезонной изменчивости в травяных фитоценозах и сосняках с гетерогенным весенне-летним доминирующим комплексом и весьма однородным осенним. В кустарниковых фитоценозах весной преобладают формы с плагиостомными (*C. aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*) раковинками (более 70%). Летом и осенью основу сообщества образуют корненожки с центростомными раковинками: в июле и августе – *C. kahli*, в октябре – *C. arcelloides*, *C. eurystoma*, *Ph. hemisphaerica*. Таким образом, несмотря на то, что состав доминантов представлен эврибионтами в течение всего вегетационного периода, сезонная траектория от большего разнообразия весной к меньшему летом и осенью проявляется на уровне жизненных форм. Сообщества раковинных корненожек из мелколиственных лесов также разделяются на два сезонных варианта. Весной и летом доминирует *C. kahli*. Осенью повышается доля центропиксид с плагиостомными раковинками (*C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*). В сообществах раковинных амёб из дубрав отмечается следующая картина: в мае преобладают плагиостомные формы *C. a. sphagnicola*, *C. sylvatica*, в июле–августе мелкие филозные амёбы *T. complanatum*, *T. lineare*, *E. rotunda*, а также центростомные формы *C. kahli*, *C. aerophila*, *Ph. acropodia*, *Ph. hemisphaerica*, в октябре формируется смешанный состав доминантов, включающий весенние плагиостомные и летние акростомные и центростомные формы. Таким образом, в терминах разнообразия жизненных форм в сообществах корненожек из дубрав отмечаются противоположные тенденции по сравнению с остальными биогеоценозами: постепенное возрастание сложности от весны к осени.

Усредненная картина динамики интегральных показателей сообщества отражает ненаправленные изменения видового разнообразия и повышение обилия организмов (рис. 5) в конце лета (различия между вариантами недостоверны: обсуждаются лишь тенденции). В отдельных экосистемах направления изменения отличаются. Так в сообществах из степей и лугов осенние варианты более упрощенные по сравнению с весенне-летними. В ценозах из кустарников изменения численности проявляют те же тенденции, а видовое разнообразие к концу осени вновь повышается. В сообществах из мелколиственных лесов сложность сообщества возрастает к осени, а из широколиственных лесов от минимальной сложности в мае возрастает летом и осенью. В сосняках обилие раковинных корненожек максимально в августе, а разнообразие сохраняется на одном уровне в течение всего сезона.

6.3. Заключение

Таким образом, почвенная нанофауна реагирует на изменения биогеоценозов во времени неоднозначным образом. В рамках многолетнего сукцессионного развития лесных фитоценозов отмечаются направленные смены в сообществах раковинных корненожек от преобладания плагиостомных жизненных форм в молодых березняках к доминированию организмов с центростомными

тростомных видов: в липняках – *C. eurystoma*, *C. e. parvula*, *Ph. acropodia*, в дубравах – *C. kahli*, *C. eurystoma*, *Ph. hemisphaerica*. Сообщества раковинных амёб из ксеро- и гидросерий представляют собой единый вариант, слабо отличимый от начального с доминированием *C. a. sphagnicola*, *C. aerophila*, *T. complanatum*, *Ph. acropodia*.

В соответствии с сукцессионным развитием фитоценозов в сообществах почвообитающих раковинных амёб незначительно возрастает обилие: от 600 экз./г в березняках до 1100–1800 экз./г в остальных лиственных и смешанных лесах и существенно выше (4500 экз./г) в сосняках сложных. Уровень видового богатства изменяется ненаправленным образом и максимальных значений (в среднем 15.3 видов в пробе) достигает липняках и дубравах.

Видовой состав и изменение структуры сообществ жгутиконосцев

Обнаружено 37 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев. Во всех биотопах встречаются 3 вида: *B. designis*, *Paraphysomonas* sp., *Spumella* sp. Максимальное количество видов (20) было отмечено в клено-липняке (биотоп «2-мезо»), и в смешанном лесу – березо-сосняке (биотоп «2-ксеро» – 18 видов). Минимальное видовое богатство (10 видов) – в заболоченном березо-сосняке (биотоп «3-гидро»).

Таким образом, по видовому составу наиболее сильно отличаются сообщества из субклимаксовых фитоценозов гидро- и мезосерии. В заболоченном березо-сосняке преобладают бодониды *Bodo saltans*, *B. designis*, а в ясеновой дубраве – *G. truncata*. Сообщества из остальных биотопов представляют, по сути, один и тот же вариант с характерными видами *Ph. apiculatus*, *Paraphysomonas* sp., *H. minima*, *P. obliqua*, *Spumella* sp.

6.2. Сезонные изменения структуры сообществ простейших

Исследования сезонных изменений сообществ раковинных амёб проводили на примере 5 основных типов фитоценозов, характерных для лесостепи Среднего Поволжья: травяных (луговые степи, остепненные луга, мезофитные луга), кустарниковых (миндальники, вишарники, молодые терновники) и лесных биоценозов [мелколиственных (старовозрастные терновники, черемушники, осинники), широколиственных (дубравы), хвойных (сосняки)]. В каждом типе фитоценозов было выбрано по три биотопа, в пределах каждого из них отбирали по три пробы из горизонта A_0 и верхних 2 см горизонта A_1 в конце мая, начале июля, конце августа, начале октября. Период между взятиями проб, составлял 1,5 месяца.

Усредненная по биотопам картина сезонной дифференциации сообществ выглядит следующим образом. Наиболее своеобразен весенний (майский) вариант, где формируется специфический комплекс доминантов, включающий помимо эврибионтов *C. a. sphagnicola* (20.3%), *C. kahli* (8.4%), *C. aerophila* (8.4%), *T. complanatum* (7.6%), *Ph. acropodia* (6.6%) бривофильную группировку *N. militaris* (15.5%), *Tracheleuglypha dentata* (5.6%), *N. collaris* (5.8%), *E. 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 *N. collaris* (10.4%), *Nebela tubulata* (6.5%), *C. 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%), *Ph. acropodia* (6–11%), *C. sylvatica* (6–12%), *T. complanatum*

4.2. Градиент «степь – остепненный лес – лес»

Исследования проводили в Кунчеровской лесостепи, включающей переход от ксерофитных степей через ксеро-мезофитные луговые степи и остепненные порослевые дубравы, мезофитные липняки и дубравы к гигрофитным осинникам и ивнякам. Исследование осуществлялось на 9 площадках вдоль трансекты, включающей: псаммофильную степь в разнотравно-днепровскоковыльно-типчакковой ассоциации, луговую степь в узколистноковыльно-разнотравной ассоциации, березово-дубовый наземнейниково-разнотравный колок в центре луговой степи, опушку дубраво-кострцово-разнотравную, клено-дубняк разнотравный, дубо-липняк бересклетовый, осинник снытевый и ивняк крапивный. В каждом биотопе отбирали по 3 пробы из горизонта A_0 и по 3 из верхнего 2 см слоя горизонта A_1 .

Видовой состав и изменение структуры сообществ раковинных амёб

Обнаружено 28 видов и форм раковинных амёб. В составе населения преобладают (40–60%) виды с плагистомными и проплагистомными раковинками (из родов *Centropyxis* и *Trinema*). В более засушливых условиях – на степных участках – их доля выше (55–60%) по сравнению с лесными территориями (40–45%), что отражает приспособляемость сообщества как целого к недостатку влаги. Напротив, в более увлажненных условиях лесов возрастает доля видов (45–50%) с центристомными раковинками (из родов *Cyclopyxis* и *Phryganella*).

При ординации локальных сообществ из разных типов биотопов (рис. 2) выделяются три варианта: из псаммофильной степи (с характерными доминантами *Phryganella acropodia*, *Euglypha tuberculata*, *T. lineare*), луговой степи (*Centropyxis sylvatica globulosa*, *C. a. sphagnicola*, *Trinema complanatum*) и лесных фитоценозов (*C. kahli*, *C. sylvatica*, *C. a. sphagnicola*). Иными словами, в краевых биогеоценозах (остепненных лесах и колках в центре степи) не формируются специфические сообщества; они, напротив, оказываются весьма похожими на развивающиеся в настоящих лесных биогеоценозах (даже весьма увлажненных ивняках и осинниках!).

С увеличением увлажненности растут видовое богатство (от 14–15 видов в травяных фитоценозах до 18 в лесных) и обилие организмов (от 50–100 экз./г в степях до 400–500 экз./г на опушках и 750–1150 экз./г в лесах). При этом горизонтальная гетерогенность сообщества высока в травяных фитоценозах, а вертикальная – в лесных (в слое A_0 доминирует *C. kahli*, в A_1 – *C. sylvatica*).

Видовой состав и изменение структуры сообществ жгутиконосцев

Обнаружено 35 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев. Высоко разнообразие амебоидных жгутиконосцев из рода *Cercomonas* (10 видов), передвигающихся по поверхности субстрата и хорошо адаптированных к обитанию в тонких капиллярных пространствах почвы.

По видовой структуре сообщество весьма однородно. Более 65% всех различий обусловлены тем, что в биотопах клено-дубняка и дубо-липняка преобладают виды *Paraphysomonas* sp. и *B. designis*, входящие в состав доминирующего комплекса и других сообществ простейших. Еще 20% общей дисперсии видовой структуры определяются отличиями ценозов из луговой степи (с преобладанием *P. obliqua*, *Heteromita minima*) и осинника с ивняком (с доминированием *Spumella* sp., *Ph. apiculatus*, *G. truncata*).

В целом, в Кунчеровской, как и в Островцовской лесостепи, сообщество гетеротрофных жгутиконосцев не проявляет направленных тенденций изменений вдоль лесостепного градиента.

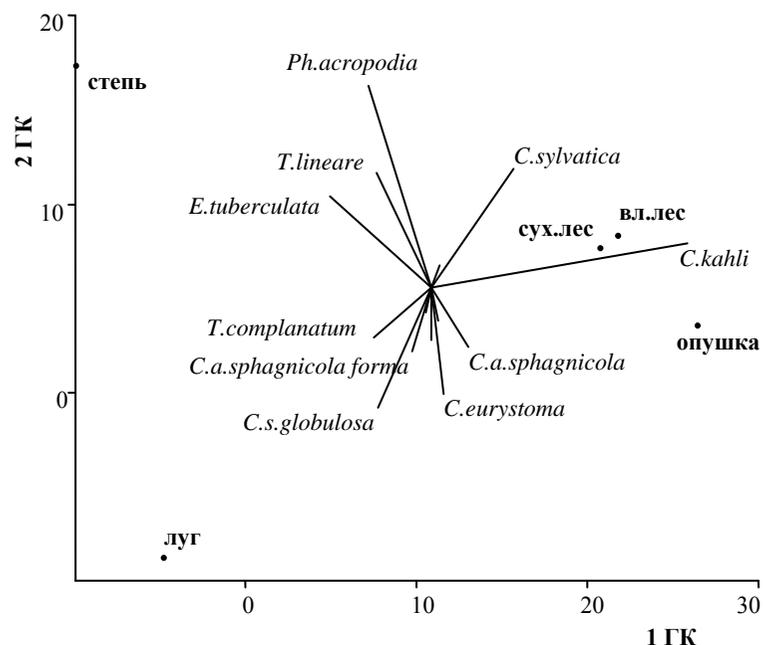


Рис. 2. Результаты ординации локальных сообществ раковинных амёб по видовой структуре. 1 ГК – 69.8%, 2 ГК – 22.1%; степь – псаммофильная степь, луг – луговая степь, опушка – дубовый колос и остепненная дубрава, сух.лес – клено-дубняк и дубо-липняк, вл.лес – осинник и ивняк.

4.3. Заключение

Картина дифференциации сообщества почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента имеет свою специфику в соответствии с характером почвенного покрова и растительности. Так, в Островцовской лесостепи на черноземах типичных, выщелоченных и оподзоленных, при хорошо сформированных экотонных кустарниковых фитоценозах сообщество раковинных амёб дифференцируется на варианты, соответствующие луговым степям, высокорослым увлажненным лесам, а также опушечным кустарниковым ценозам. В Кунчеровской лесостепи, на специфических почвах, переходных между темно-серыми лесными и черноземами оподзоленными и при отсутствии ярко выраженного экотонного фитоценоза (представленного остепненными дубравами) отсутствует и экотонная группировка раковинных амёб. Население разделяется на варианты, формирующиеся в псаммофильных степях, луговых степях и лесах.

В обоих случаях сообщества почвенной нанофауны представлены сходным набором обычных педобионтных видов (хотя доминирующий комплекс неоднороден) и жизненных форм, характерных для почв. Обилие невысоко, что типично для засушливых местообитаний.

В сообществах гетеротрофных жгутиконосцев не проявляются столь выраженные смены при залесении степи. Доминирующий комплекс образован эврибионтными видами с широким географическим распространением. В состав населения

березы (биотоп «2-гидро»), третья – березово-осиново-сосновыми заболоченными лесами («3-гидро»). В среднеувлажненных условиях на серых лесных среднемокрых почвах развивается мезосерия. Вторая стадия представлена березо-клено-дубо-липняками («2-мезо»), третья – дубравами («3-мезо»). В наиболее засушливых условиях на светло-серых лесных супесчаных маломощных почвах развивается ксеросерия. Вторая стадия представлена березовыми лесами с примесью сосны («2-ксеро»), третья – сосняками сложными («3-ксеро»).

В каждом типе биотопа было исследовано по 2 площадки с отличающимися фитоценозами; в пределах каждой из них отбирали по 3 пробы из горизонта A_0 и по 3 из верхнего 2 см слоя горизонта A_1 .

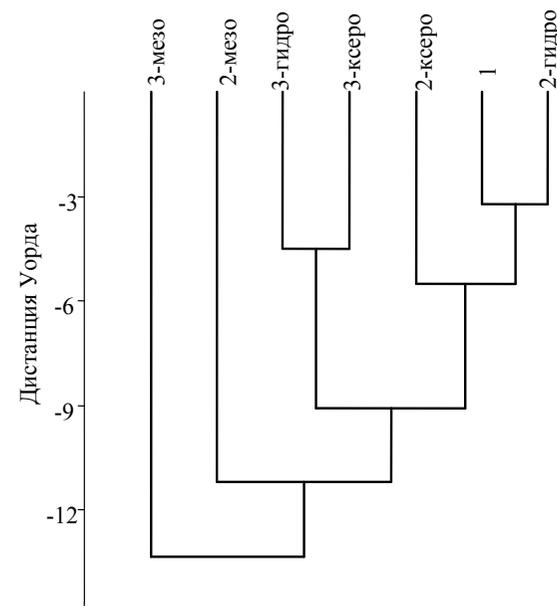


Рис. 4. Результаты классификации сообществ раковинных амёб из разных сукцессионных стадий фитоценозов. Обозначения биотопов см. в тексте.

Видовой состав и изменение структуры сообществ раковинных амёб

В составе населения во всех биоценозах за исключением заболоченного березо-сосняка («3-гидро») доминируют (45–78%) виды с плагиостомными и проплагиостомными раковинками (из родов *Centropyxis* и *Trinema*). Однако в более увлажненных условиях массово развиваются организмы с центристомными раковинками (из родов *Cyclopyxis* и *Phryganella*): в заболоченном лесу они доминируют (52%), в мезо- и гидросериях их численность достигает 25–45%.

Результаты классификации сообществ по видовой структуре (рис. 4) свидетельствуют о том, что наиболее специфичные сообщества формируются в мезосерии. Причем траектория развития ценозов, начинаясь в березняках с преобладания (78%) плагиостомных форм (*C. a. sphagnicola*, *C. aerophila*, *C. sylvatica*, *C. s. globulosa*, *T. complanatum*), приводит к структурным вариантам с большей долей цен-

сти от элювиальных позиций на плакоре через транзитные к аллювиальным частям ландшафта. В целом смена видов-доминантов и индикаторных видов в почвах разных катен отражает переход от автоморфных местообитаний к гидро- или гидроморфным. Как правило, сообщество раковинных корненожек в катене дифференцировано на варианты, соответствующие элювиальным, транзитным и аккумулятивным зонам склона. Это разделение связано со сменой доминантов и появлением индикаторных видов, в первую очередь гидрофилов на аккумулятивных позициях. Вместе с тем, часть видов эвритопов (в том числе и ряд доминантов, например, *C. kahli*, *C. sylvatica*, *C. a. sphagnicola*, *T. complanatum*) входят в состав локальных сообществ всех участков катен. Гетерогенность сообществ раковинных корненожек, формирующаяся вдоль катенного градиента, ниже в лесостепной катене и второй таежной (средний индекс попарного сходства Чекановского составляет 0.6–0.7) по сравнению с остальными (0.3–0.4) и характеризуется более равномерным распределением доминантов.

Общая закономерность проявляется в возрастании видового богатства и обилия раковинных корненожек вниз по катене. Однако это правило может в некоторых случаях и не выполняться, что связано со спецификой конкретных биотопов (например, осолонение заливного луга приводит к снижению сложности сообществ почвенных простейших). Как и в предыдущих работах (Бобров, 1999; Рахлеева, 2000) не было отмечено возрастания видового богатства в транзитных зонах, что чаще характерно для почвенной мезофауны (Мордкович и др., 1985).

Зональная специфика проявляется в меньшем видовом богатстве и обилии раковинных амёб в лесостепи по сравнению с таежной зоной. На качественном уровне особенности сообществ проявляются в доминировании эврибионтов в черноземных и серых лесных почвах лесостепи и бриофилов в подзолах и болотных почвах северной тайги.

ГЛАВА 6. ДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

6.1. Сукцессии фитоценозов и структура сообществ простейших

Исследования проводили в Засурском лесу, расположенном на склонах водораздельного плато восточнее города Пензы на правом берегу Пензенского водохранилища. Имеющееся разнообразие лесных сообществ Засурья (березняки, осинники, березо-, осино-, или клено-липняки, дубравы, смешанные леса, сосняки сложные) представляет разные этапы развития лесных сообществ, возобновляющихся после рубок.

Для исследования были выбраны биотопы в соответствии с основными направлениями протекания восстановительной сукцессии. Начальные стадии представлены молодыми березовыми рощами (биотоп «1»). Далее сукцессия развивается в нескольких направлениях в зависимости от типа почв и уровня увлажнения биотопа. В наиболее влажных западинах на болотных торфяно-глеевых почвах формируется гидросерия. Вторая стадия представлена осинниками с примесью

входит значительное количество амебодных флагаеллят, хорошо адаптированных к обитанию на поверхности почвенных частиц. Различия локальных ценозов определяются перекombинацией доминантов и случайным распределением редких видов.

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ ВДОЛЬ КАТЕН

Катена представляет собой совокупность местообитаний с закономерным изменением экологических условий, обусловленное рельефом местности (Мордкович и др., 1985). В верхней части катены отсутствует привнос вещества (кроме осадков), в нижней – вынос. Начальный элемент катены – элювиальный ландшафт, конечный – аккумулятивный (Полынов, 1956). Между ними располагаются транзитные ландшафты (Глазовская, 1964). Лесостепные катены характеризуются тем, что на одном склоне единой катены происходит смена травяных фитоценозов на лесные. В настоящем разделе приведены результаты изучения особенностей структуры сообществ раковинных амёб в пределах лесостепной катены, в биоценозах, сменяющих друг друга вдоль ландшафтного склона, а также сопоставление их с сообществами из лесных катен в лесостепной и таежной зонах.

5.1. Лесостепная катена в лесостепной зоне

Исследования проводили в Островцовской лесостепи на катене, расположенной на понижающемся со 198 до 179 м над уровнем моря участке юго-западной экспозиции и включающей 5 растительных ассоциаций. Остепненный луг разнотравно-безостокострецовый – на плакоре (элювиальный ландшафт), терновник разнотравно-злаковый – на пологом, а осинник бересклето-черемуховый, разнотравно-снытевый – более крутом участке склона (транзитные ландшафты), в балке (аккумулятивный ландшафт) – ольшаник осоко-разнотравный и ветляник (ивняк) осоко-крапивно-разнотравный. На плакоре под мезоксерофитными лугами – типичные черноземы. Ниже, в зарослях терна – слабовыщелоченный чернозем. В верхней части крутого склона, где внутрпочвенный сток усилен из-за дренирующего воздействия оврага – чернозем оподзоленный, а ближе к основанию на более ровных площадках – чернозем луговой. В самом низу катены почвы дерново-глеевые и местами иловато-болотные. В каждом биотопе отбирали по 3 пробы, включающие горизонт A_0 и верхние 2 см горизонта A_1 .

На всех позициях катены наиболее характерные структурообразующие виды *C. kahli* и *C. a. sphagnicola*. В Островцовской лесостепи они входили в состав доминантов в почвах луговых степей и опушечных кустарниковых комплексов. В пределах катены они также значительно преобладали на элювиальной и транзитных позициях (28.9 и 27.9%, соответственно). В аккумулятивных позициях катены формируются гидро- (в ольшанике, с характерными гидрофилами *Diffugia pyriformis* и *Quadrullella symmetrica*) и гидрофильный (в ивняке – *C. sylvatica*, *Cyclopyxis eurystoma*) варианты сообществ (рис. 3).

Вдоль катены возрастает видовое богатство от 5–7 видов в ксерофитных остепленном лугу и терновнике до 13–14 видов в лесных фитоценозах. Обилие также возрастает от 80–320 экз./г на плакоре до 900–1550 экз./г ниже по склону.

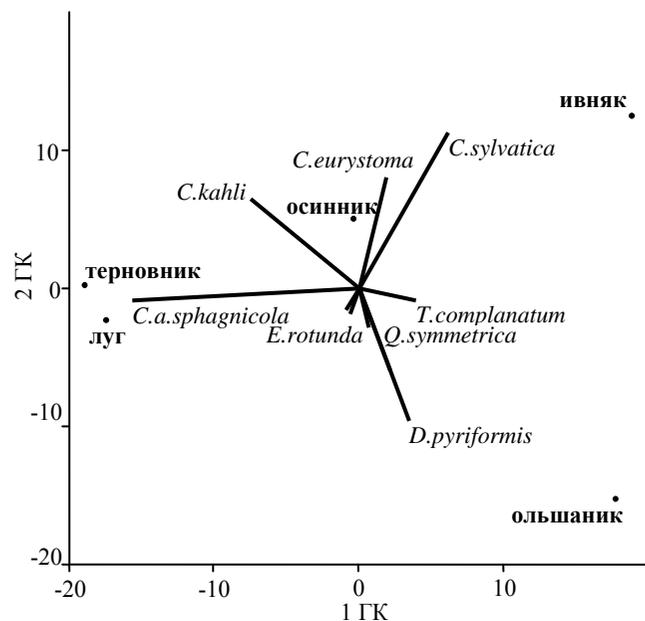


Рис. 3. Результаты ординации локальных сообществ раковинных амёб по видовой структуре методом главных компонент. 1 ГК – 68,9%, 2 ГК – 21,7%.

5.2. Лесная катена в лесостепной зоне

Исследования проводили на территории лесного массива «Светлая поляна», представляющего собой комплекс участков коренных сосняков и дубрав на плакоре, перемежающихся осинниками, березняками и ольшаниками на склоне и в пойме, а также ивняками в западинах. Изучали распределение раковинных амёб вдоль двух катен. Первая – дубрава (на плакоре) – осинник (на склоне) – ольшаник и заливной луг (в пойме реки). Вторая – сосняк (на плакоре) – посадки ели и березняк (на склоне) – ивняку и торфяное болото (в западине). В каждом биотопе отбирали по 3 пробы, включающие горизонт A_0 и верхние 2 см горизонта A_1 .

Наиболее характерные доминанты раковинных амёб в биотопах первой катены – *T. complanatum* (в среднем 25.9%) и *C. kahli* (17.2%). Как и в лесостепной катене в сообществах из аккумулятивных позиций возрастают видовое богатство (9–13 видов против 7 на плакоре) и обилие организмов (700–2700 экз./г против 100–400 экз./г). По структуре доминирующего комплекса сообщество разделяется на два варианта. В дубраве и осиннике преобладают циклостомные *C. kahli* и *Ph. acropodia*, в ольшанике и заливном лугу – мелкие филозные амёбы *T. complanatum*, *T. lineare* и *E. rotunda*.

В биотопах второй катены доминируют *C. kahli* (28.7%), *C. a. sphagnicola* (13.1%), *Ph. acropodia* (12.5%). В отличие от предыдущих катен, здесь не отмечено направленных изменений видового богатства (6–8 видов в сосняке, ельнике и торфянике; 10–11 видов – в березняке и ивняке) и обилия организмов (500–700 экз./г в

ельнике, березняке и ивняке, 1400–1700 экз./г – в сосняке и переходном болоте). По видовой структуре сообщества разделяется на три варианта: в верхних позициях (сосняк, ельник) доминирует *C. kahli*, в березняке и торфянике – *C. sylvatica* и *Euglypha rotunda*, в ивняке – *Ph. acropodia*.

5.3. Лесная катена в таежной зоне

Исследования проводили в окрестностях базы каф. гидробиологии МГУ им. М.В. Ломоносова в дер. Черная река Лоухского р-на Карелии. Регион принадлежит к Кольско-Карельской провинции подзолов альфегумусовых и болотных почв (Добровольский, Урусевская, 2006). Типичная катена представлена сосняками на плакоре, ельниками на транзитной позиции, березняками и заливными лугами в аккумулятивных частях. Изучали распределение раковинных амёб вдоль двух таких катен: первая заканчивалась заливным лугом в пойме реки Черной, вторая – заливным лугом (переходящим в соленый марш) в кустовой части губы Грязной. В каждом из биотопов отбирали по 3 пробы, включающие почву из горизонта A_0 и верхних 2 см горизонта A_1 .

В первой катене наиболее характерный доминант – *Nebela collaris* (22.7%), в субдоминантный комплекс входят *Trigonopyxis arcula* (9.8%), *T. complanatum* (7.8%), *C. sylvatica* (7.5%). В отличие от лесостепных катен, таежные характеризуются значительно более высокой гетерогенностью структуры: в каждом последующем биотопе состав доминирующего комплекса меняется. Наиболее специфичное сообщество формируется в ельнике, где преобладают виды бриофильной группировки *Arcella catinus*, *T. arcula*, *Arcella arenaria*. Для сосняков характерны почвенный *C. sylvatica* и эвритоппные *Euglypha laevis*, *Ph. acropodia*, *T. complanatum*. На лугу и в березняке – *N. collaris*, *C. eurystoma*, *E. rotunda*. Вниз по катене незначительно возрастают видовое богатство (14 видов в сосняке и ельнике и 17–18 видов в березняке и на лугу) и обилие (1000–1300 экз./г в первых трех позициях, 1700 экз./г – в последней).

Во второй катене в числе доминантов те же виды, что и в первой, однако обилия более выравнены: *N. collaris* (17.6%), *E. rotunda* (14.0%), *Nebela militaris* (12.9%), *A. catinus* (11.5%). В увлажненном заболоченном березняке с хорошо развитым сфагновым покровом обнаружено максимальное видовое богатство (31 таксон). В сообщество корненожек как гидрофильные виды (*Centropyxis aculeata*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Arcella vulgaris*), так и бриофильная (*Nebela* spp., *Heleopera* spp.) и педофильная (*Centropyxis* spp., *Trinema* spp., *Euglypha* spp.) группировки. Минимальное видовое богатство отмечено в заливном лугу, что, вероятно, связано с периодическим осолонением его во время сизигийных приливов. Обилие раковинок максимально в наиболее увлажненных ельнике и березняке (2650–2950 экз./г против 950–1000 экз./г в сосняке и на лугу). По видовой структуре сообщество разделяется на 3 варианта: в сосняке характерный доминант *A. catinus*, в ельнике – *E. rotunda*, *Arcella intermedia*, *T. arcula*, на лугу и в березняке – *C. a. sphagnicola*, *T. complanatum*, *Ph. acropodia*.

5.4. Заключение

Вдоль катен закономерно изменяется структура сообществ раковинных амёб в соответствии со сменами фитоценозов, типов почв, уровня увлажненно-