

На правах рукописи

Белякова Ольга Ивановна

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ  
И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ  
В ЭПИФИТНЫХ И ЭПИЛИТНЫХ  
МХАХ И ЛИШАЙНИКАХ

03.02.08 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Саратов - 2010

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

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Мазей Юрий Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Бобров Анатолий Александрович

кандидат биологических наук  
Ермохин Михаил Валентинович

Ведущая организация: Московский педагогический государственный университет

Защита состоится «12» ноября 2010 г. в 12.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского» по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83, учебный корпус № 5, аудитория № 61, факс (8452) 511635, e-mail: biosovet@sgu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке имени В.А. Артисевич ГОУ ВПО «Саратовский ГУ»

Автореферат разослан « 7 » октября 2010 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,



С. А. Невский

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования.

Современные исследования сообществ беспозвоночных животных, обитающих в кронах деревьев (эпифитные биотопы), а также на скалах и валунах (эпилитные биотопы), направлены на выяснение пространственных закономерностей структурирования биологического разнообразия. В частности, многочисленные специальные исследования кронных пространств обнаружили существование весьма специфичных сообществ микроартропод, ассоциированных с разнотипными биотопами (мхи, лишайники, почвенные наносы и др.) на стволах деревьев (Erwin, 1995; Stork et al., 1997; Basset et al., 2003; Lindo, Winchester, 2007; Root et al., 2007). При этом сходство сообществ, формирующихся в эпифитных и наземных биотопах, обычно не превышает 40 % (Wunderle, 1992; Winchester et al., 1999; Lindo, Winchester, 2006).

Специфические эпилитные биотопы, формируемые мхами и лишайниками на скалах и валунах, также представляют собой благоприятную среду обитания для беспозвоночных. В полярных широтах они рассматриваются как микро оазисы с повышенной влажностью и температурой, способствующей развитию в них животного населения (Карпен, 1985). В таких биотопах формируются относительно простые по составу и структуре сообщества (Smrž, 1992, 2006). Однако информация о них крайне скудна.

Во многих современных работах ставятся задачи выявления закономерностей изменения сообществ беспозвоночных по направлению от комля дерева, до его вершины (Prinzing, 2005; Lindo, Winchester, 2007), определения роли гетерогенности эпифитных биотопов, их размера, уровня влажности в формировании разнообразия сообществ (Menzel et al., 2004; Lindo et al., 2008). Во всех работах отмечается неслучайный характер распределения организмов и возрастание специфических черт сообществ по мере удаления от земли, уменьшения влажности и увеличения дифференцированности эпифитных биотопов.

Кроме того, очевидно, что сообщества беспозвоночных, населяющие эпифитные биотопы, являются важнейшей частью кронных пищевых сетей (Patterson et al., 1995; Chen, Wisse, 1997). В частности, отмечается, что уменьшение количества эпифитных мхов вследствие мозаичных вырубок, способствующее, соответственно, снижению численности микробеспозвоночных-бриобионтов, приводит в итоге к уменьшению обилия макробеспозвоночных, обитающих на стволах (пауки, крупные насекомые), и птиц, которые ими питаются (Miller et al., 2007, 2008).

Систематические исследования сообществ, населяющих разнообразные биотопы на стволах и в кронах деревьев, начавшиеся в 1960-х гг. (см. Nadkarni, 1994), привели к пониманию специфичности и важности эпифитных биотопов в структурно-функциональной организации лесных экосистем. Это позволило сформулировать концепцию «биотической пограничной зоны» («the last biotic frontier»; Erwin, 1982), подчеркивающую высокое разнообразие жизни в подобных биотопах. Однако до сих пор это разнообразие остается слабо изучен-

ным. Особенно это касается населения одноклеточных организмов, которые являются первым пищевым звеном на пути последующей трансформации органического вещества микро- и макробеспозвоночными. Существуют лишь отрывочные сведения о видовом составе и богатстве фауны раковинных амёб в эпифитных мхах некоторых регионов планеты. Так, при исследовании шести видов эпифитных мхов в Венгрии было обнаружено 46 видов корненожек (Török, 1993), при широкомасштабных работах, проведенных в Индии, было найдено 65 видов в эпилитных мхах и 40 – в эпифитных мхах (Chattopadhyai, Das, 2003). Отдельные данные приводятся для полярных широт (Beuens et al., 1986) и тропиков (Bartoš, 1963).

Таким образом, существующая информация об особенностях видового состава и структуре сообществ простейших в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках настолько скудна, что не позволяет понять закономерности организации сообществ этих организмов. В связи с этим были сформулированы цели и задачи настоящей работы.

#### Цель и задачи исследования.

Цель работы – выявление закономерностей организации сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Определить видовой состав раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках в различных регионах и типах экосистем.

2. Установить роль типа местообитания и географического фактора на формирование вариантов локальных сообществ раковинных амёб.

3. Выявить закономерности изменения структуры сообществ раковинных амёб в эпифитных мхах по направлению от комля дерева к его вершине.

4. Выявить закономерности изменения структуры сообществ раковинных амёб в эпилитных мхах и лишайниках в соответствии с ландшафтной дифференцировкой: в разных типах биогеоценозов, по мере удаления от берега моря, по направлению от подножья горы к вершине.

5. Выявить закономерности изменения структуры сообществ гетеротрофных жгутиконосцев и раковинных амёб в зависимости от увлажненности биотопа.

#### Научная новизна.

Впервые в мировой литературе проведены систематические исследования состава и структуры сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках в разнообразных природно-климатических регионах. Впервые сформулированы закономерности пространственной дифференцировки сообществ простейших в эпифитных и эпилитных местообитаниях. Показано, что географический фактор и тип биогеоценоза оказывает меньшее влияние на формирующиеся сообщества, чем биотопические особенности. Отмечено, что сообщества простейших в эпифит-

ных биотопах являются производными вариантами от протозооценозов из почвенных подстилок, а не являются специфическими структурами.

#### Научно-практическая значимость.

Полученная информация позволяет производить более точную оценку структурно-функциональной организации пищевых сетей в лесных экосистемах, включая в качестве обязательного звена кроновые сообщества. В перспективе это будет способствовать более адекватному планированию лесотехнических мероприятий. Выявленные теоретические закономерности позволяют расширить существующие представления о пространственной организации биологических сообществ и использовать новые данные в преподавании общеэкологических, зоологических и лесотехнических курсов в вузах.

#### Апробация работы.

Материалы работы были представлены на: Всероссийской научной конференции «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009 г.); Международном симпозиуме по раковинным амебам (Монбельяр, Франция, 2009 г.); Всероссийской научной конференции молодых ученых «Реймерсовские чтения» (Пенза, 2010 г.); Международной научно-практической конференции «Социально-экологические аспекты устойчивого развития человечества» (Пенза, 2010 г.); на заседаниях кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г. Белинского (2007-2010 гг.).

#### Публикации.

По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе 2 статьи в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК РФ.

#### Декларация личного вклада автора.

Автор лично участвовал в отборе материала на территории Пензенской, Ярославской, Ленинградской областей. Определение видового состава сообществ раковинных амев и гетеротрофных жгутиконосцев, обработка полученных данных, их интерпретация и оформление осуществлены автором самостоятельно. В совместных публикациях вклад автора составил 50–60 %.

#### Структура и объем диссертации.

Работа изложена на 130 страницах, состоит из введения, 6 глав и выводов. Список литературы включает 241 источник, в том числе 155 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 28 рисунками и 4 таблицами.

#### Основные положения, выносимые на защиту.

1. Сообщества раковинных амев, формирующиеся в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках, являются производными вариантами от протозооценозов из почвенных подстилок.

2. Структура сообществ раковинных амев в эпифитных и эпилитных мхах не зависит от географического положения и типа биогеоценоза, а определяется типом местообитания и удаленностью от берега моря.

3. С увеличением высоты над поверхностью земли и соответствующим уменьшением увлажненности в эпифитных местообитаниях снижается обилие и видовое богатство и изменяется структура сообщества в сторону преобладания мелких эврибионтных и ксерофильных филозных корненожек.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЭПИФИТНЫХ И ЭПИЛИТНЫХ БИОТОПАХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В разделе рассматривается краткая история изучения эпифитных и эпилитных мхов и лишайников как биотопов для обитания беспозвоночных. Приводится характеристика населения простейших, формирующегося в подобных условиях. Даются общие сведения о раковинных корненожках и гетеротрофных жгутиконосцах.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования сообществ раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках проводили в период 2004–2009 гг. в пределах зон лесостепи и смешанных лесов (Пензенская обл., респ. Мордовия), южнотаежной (Ярославская обл.), среднетаежной (Ленинградская обл.), северотаежной (Лоухский р-н Карелии) зон в Европейской части России, а также в Прибайкалье (хребет Хамар-Дабан), в Западной Европе (предальпийская территория северной Италии, горы Юра в Швейцарии). Решение отдельных задач проводили на модельных объектах в тех или иных регионах. Широкий территориальный охват позволил с большей уверенностью говорить об универсальности полученных выводов. Общий объем проб 431.

Сбор и обработку проб осуществляли по стандартным протозоологическим методикам. Подсчет раковинных амёб проводили в водных суспензиях, с использованием микроскопа БИОМЕД–6ПР при увеличении  $\times 160$ . При проведении количественных учетов просчитывали не менее 150 экземпляров. Полученные величины численности пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата. Изучение гетеротрофных жгутиконосцев проводили с использованием искусственно инициируемых сукцессий в микрокосмах (Тихоненков и др., 2009).

Для оценки достоверности различий в видовом богатстве и численности между объектами использовали критерий Манна-Уитни с поправкой Бонферрони к уровням значимости для множественных сравнений (Гланц, 1998). Значимыми принимали различия при условии  $P < 0.05$ . Для выявления основных закономерностей изменчивости сообществ проводили классификацию локальных вариантов, формирующихся в различных биотопах, при помощи кластерного анализа, а также их ординацию методом главных компонент. Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002) и PAST 1.89 (Hammer et al., 2001).

### ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТИПОВ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

В ходе проведенного нами исследования обнаружено 117 видов и подвигов раковинных амёб. Из них в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках найдено 83 вида и подвида. Облик сообщества образован небольшим числом доминантов (табл.). Все они – широко распространены и относятся к мохово-почвенной группировке.

В эпифитных и эпилитных местообитаниях обнаружено 44 вида гетеротрофных жгутиконосцев. Наибольшей встречаемостью характеризовались *Spumella* sp. (обнаружен в 79 % биотопов), *Heteromita minima* (64 %), *Cercomonas radiatus* (50 %), *Phalansterium solitarium* (50 %). Все они – широко распространенные бактериотрофные формы. Наибольшее количество видов (10) из рода амёбоидных жгутиконосцев *Cercomonas*, что делает население флагаелл в эпифитных биотопах весьма сходным с таковым из почв.

Для выявления специфики эпифитных и эпилитных сообществ корненожек, их сравнивали с формирующимися в почвенной подстилке у комлей деревьев, а также в эпигейных мхах (*Polytrichum* spp., *Hylocomium* spp., *Pleurozium* spp., *Sphagnum* spp.). Кроме того, сопоставляли с населением некоторых других биотопов: дупел деревьев; мхов, произрастающих на камнях и корнях деревьев вдоль ручьев; влажного субстрата в карстовых пещерах (рис. 1).

Сообщества раковинных амёб разделяются на три типа. Первый – наиболее специфичный – формируется в наиболее сухих условиях эпилитных и эпифитных лишайников (*Hypogymnia* spp., *Cladonia* spp. и др.). Около половины численности здесь приходится на ксерофильные виды *Corythion dubium* и *C. orbicularis* (табл.). Второй развивается в дуплах деревьев, а также в эпифитных и эпилитных мхах. Структурно он представляет собой производное от сообществ из почвенной подстилки с преобладанием педобионтных и бриофильных видов *Centropyxis aerophila*, *Phryganella acropodia* и *Ph. hemisphaerica*. Третий характерен для наиболее увлажненных местообитаний – эпигейных и приручьевых мхов, а также влажного субстрата на горизонтальных поверхностях карстовых пещер. Помимо эврибионтных корненожек *Trinema enchelys*, *T. complanatum*, *Euglypha rotunda*, высоких обилий здесь достигают бриобионты *Nebela tincta*, *Tracheleuglypha dentata*, педобионт *Centropyxis aerophila sphagnicola* и лимнофил *Centropyxis aculeata oblonga*. Таким образом, сообщества раковинных амёб, формирующиеся в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках, представляют собой более (в лишайниках) или менее (во мхах) преобразованные варианты протозооценозов из почвенных подстилок.

Максимальные обилия формируются в моховых эпилитных местообитаниях (в среднем  $20.9 \pm 13.7$  тыс. экз./г абсолютно сухого субстрата). В эпифитных и эпилитных лишайниках и эпифитных мхах этот показатель значительно (но недостоверно) ниже (соответственно  $5.0 \pm 2.4$ ,  $6.8 \pm 2.9$  и  $3.1 \pm 0.9$  тыс. экз./г).

Таблица

Относительные обилия (% по численности) доминирующих видов раковинных амеб в эпифитных (эф) и эпилитных (эл) биотопах

Вид	биотоп (М – мхи, Л – лишайники)			
	эф-М	эл-М	эф-Л	эл-Л
<i>Corythion dubium</i>	10.2	9.6	39.9	34.9
<i>Centropyxis aerophila</i>	26.7	11.6	4.1	4.4
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	12.4	10.5	1.8	5.2
<i>Phryganella acropodia</i>	3.0	16.9	1.1	3.3
<i>Corythion orbicularis</i>	1.1	0.7	8.9	13.0
<i>Assulina seminulum</i>	6.2	3.3	2.6	7.5
<i>Trinema enchelys</i>	4.6	5.1	3.0	5.2
<i>Trinema lineare</i>	0.8	2.8	2.2	4.7
<i>Centropyxis aerophila sphagnicola</i>	3.2	3.5	1.6	2.2
<i>Arcella arenaria compressa</i>	6.4	2.6	0.8	0.0

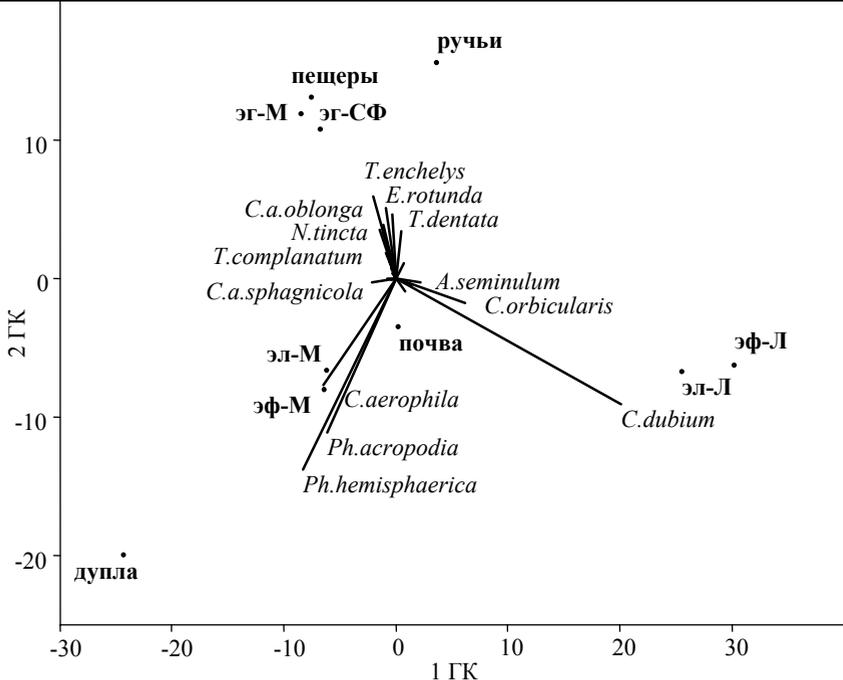


Рис. 1. Результаты ординации сообществ раковинных амеб из разных типов биотопов методом анализа главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 43.2 % общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – 22.7 %. Обозначения биотопов: эл – эпилитные, эф – эпифитные, эг – эпигейные, Л – лишайники, М – бриевые мхи, СФ – сфагновые мхи.

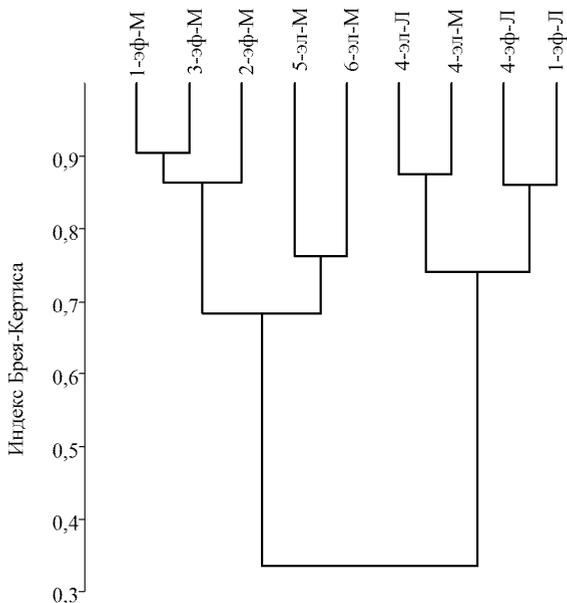


Рис. 2. Результаты классификации сообществ раковинных амёб из эпилитных и эпифитных биотопов из разных регионов. Обозначения биотопов см. в подписи к рис. 1. Обозначения регионов: 1 – Среднее Поволжье (лесостепь; Пензенская обл. и респ. Мордовия), 2 – центрально-европейский район (южная тайга; Ярославская обл.), 3 – северо-западный район (средняя тайга; Ленинградская обл.), 4 – Карело-финский район (северная тайга, Карелия), 5 – западная Европа (горы Юра в восточной Швейцарии и Доломиты в северной Италии), 6 – Прибайкалье (разнотипные экосистемы вдоль склона хребта Хамар-Дабан).

Отсутствие достоверной разницы связано с весьма высокой вариабельностью показателей в конкретных пробах. Так, например, в эпилитных мхах численность раковинки варьирует от 2.5 до 85.0 тыс. экз./г. Около 20 % проб эпифитных лишайников не содержали ни одной раковинки, тогда как максимальные обилия достигали 35.0 тыс. экз./г. Таким образом, численность корневожек определяется не столько типом биотопа, сколько конкретными особенностями местообитаний в конкретных экосистемах.

Видовое богатство в сообществах достоверно ниже в эпифитных лишайниках (в среднем  $3.8 \pm 1.8$  видов в пробе) по сравнению с остальными биотопами ( $7.1 \pm 0.8$  в эпилитных лишайниках,  $8.3 \pm 3.1$  в эпифитных мхах и  $11.3 \pm 2.0$  в эпилитных мхах).

Структура сообществ зависит не от географического положения, а от типа местообитания (рис. 2). Единственное исключение – эпилитные мхи в Карелии, в которых, как и во всех лишайниковых биотопах доминирует (более 30 % от общей численности) *Corythion dubium*. Субдоминанты же различны: в лишайниках это *Corythion orbicularis* и *Assulina muscorum*, а в карельских эпилитных мхах – *Trinema enchelys*, *Trinema lineare* и *Euglypha cristata*. Во всех

трех регионах, где изучалось население эпифитных мхов, преобладает (более 20 %) *Centropyxis aerophila*, а субдоминантами являются *Phryganella hemisphaerica*, *Corythion dubium*, *Assulina seminulum*, *Arcella arenaria compressa*. В эпилитных мхах в Прибайкалье и в Западной Европе массово развиваются *Phryganella acropodia*, *Phryganella hemisphaerica*, *Centropyxis aerophila*.

#### ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ВЫСОТЫ НАД ПОВЕРХНОСТЬЮ ЗЕМЛИ НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

##### 4.1. Сообщества в эпифитных биотопах

В разнотипных экосистемах Среднего Поволжья (дубравах, осинниках, ольшаниках, дубо-сосняках Пензенской обл.) исследовали влияние высоты над поверхностью земли на характеристики формирующихся сообществ раковинных амёб в эпифитных мхах. С увеличением высоты над землей снижаются показатели обилия и видового богатства (рис. 3). При этом достоверно различаются между собой сообщества простейших из прикомлевых мхов (0 м) и сообщества, развивающиеся на высотах выше 1.5 м над поверхностью земли.

Отмечаются также направленные изменения видового состава корненожек с высотой. Наиболее массовые виды (*Centropyxis aerophila* и *Phryganella hemisphaerica*, формирующие в совокупности 30–50 % общей численности) доминируют на всех уровнях. С возрастанием высоты над поверхностью земли увеличивается представленность ксерофильных видов *Corythion dubium*, *Assulina muscorum*, *Trinema penardi* (рис. 4). Это мелкие эврибионтные формы из группы филозных амёб, строящие раковинки из эндогенных кремнеземных пластинок. В прикомлевой части (на высоте до 0.5 м) помимо филозных обильны разнообразные лобозные корненожки (*Centropyxis* spp., *Diffugia* spp., *Phryganella* spp.), использующие экзогенные минеральные частицы для формирования раковинки, что и определяет специфику видового состава этой зоны (рис. 5а). В целом, наиболее существенные структурные перестройки происходят на высоте 1.0–1.5 м (рис. 5б), где исчезают многие почвенные виды (*Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Phryganella acropodia*, *Trinema lineare* и др.) и большую роль начинают играть ксерофильные филозные протисты.

Влияние высоты над поверхностью земли на характеристики формирующихся сообществ раковинных амёб в эпифитных лишайниках (*Hypogymnia physodes*) рассматривали в северотаежной подзоне тайги (ельники Лоухского р-на Карелии). Тенденции к снижению обилия и видового богатства с высотой отчетливо и достоверно прослеживаются и в этом случае (рис. 6). При этом на высоте 2 м сообщество раковинных амёб представляет собой единичные экземпляры нескольких видов.

С высотой изменяется и состав доминирующих видов (рис. 7). В прикомлевой зоне (подстилка, эпигейные мхи) массово развивается значительное количество видов мохово-почвенной группировки из родов *Nebela*, *Hyalosphenia*, *Trinema*, *Euglypha*, *Centropyxis*, что определяет специфику видового состава в этой зоне (рис. 8а).

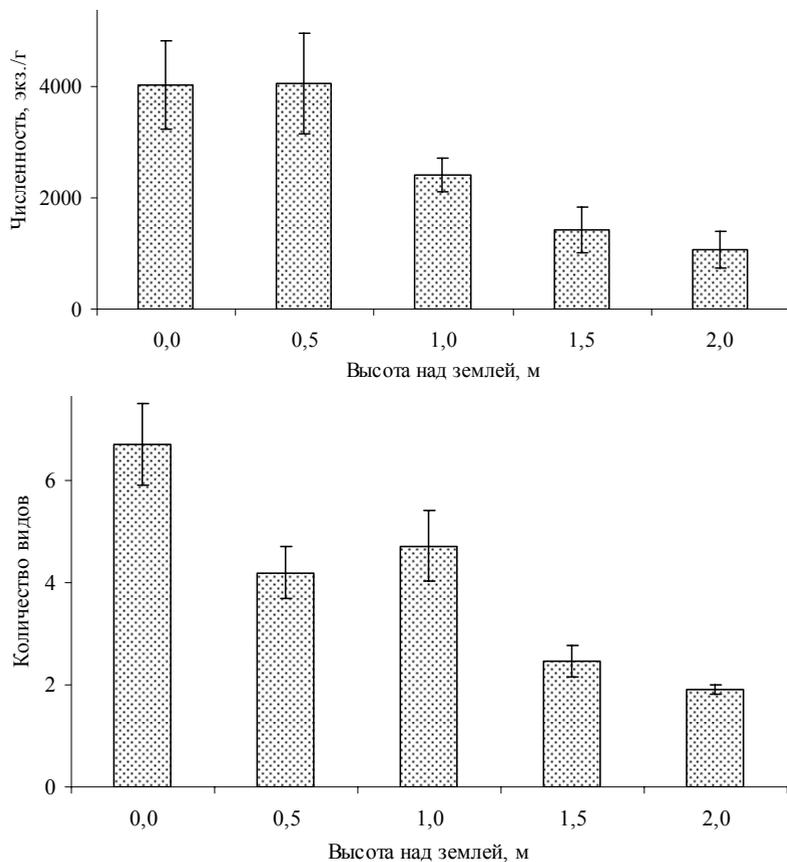


Рис. 3. Изменения обилия и видового богатства (среднее количество видов в пробе) в сообществах раковинных амёб из эпифитных мхов с увеличением высоты над поверхностью земли в лиственных и смешанных лесах Среднего Поволжья. Планки погрешностей – ошибка средней.

На высоте 0.5–1.0 м доминирует ксерофил *Corythion dubium*, а еще выше к нему добавляется *Corythion orbicularis*. Таким образом, смена в видовом составе происходит на высоте 0.5–1.0 м, а в структуре сообщества – при переходе комля в ствол (рис. 8б).

Следует отметить в целом большую гетерогенность, как видового состава, так и видовой структуры в сообществах раковинных амёб из эпифитных лишайников по сравнению с эпифитными мхами (рис. 5, 8).

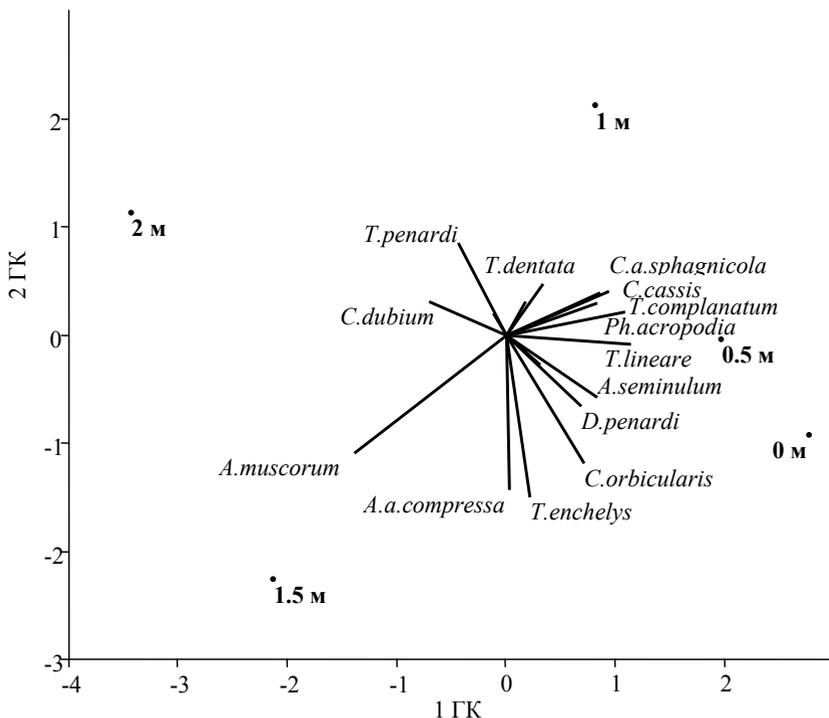


Рис. 4. Результаты ординации сообществ раковинных амёб из эпифитных мхов на разной высоте над поверхностью земли в лесах Среднего Поволжья. 1 ГК – 54.1 %, 2 ГК – 22.3 %.

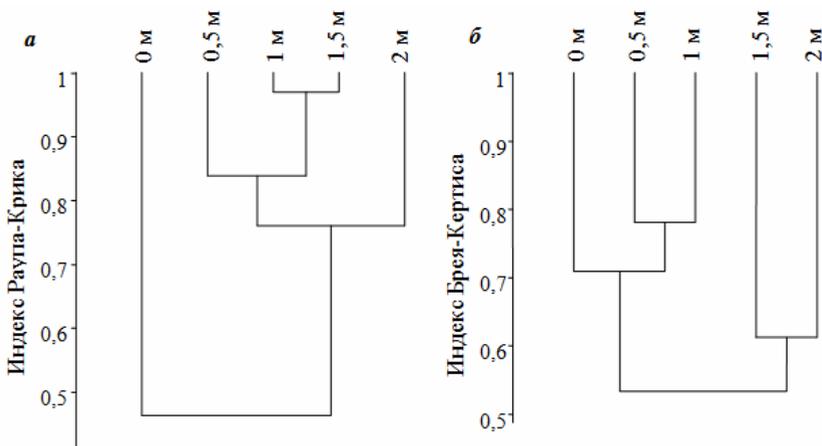


Рис. 5. Дендрограмма последовательного кластерного анализа сообществ раковинных амёб из эпифитных мхов на разной высоте над поверхностью земли в лесах Среднего Поволжья. а – по видовому составу, б – по видовой структуре.

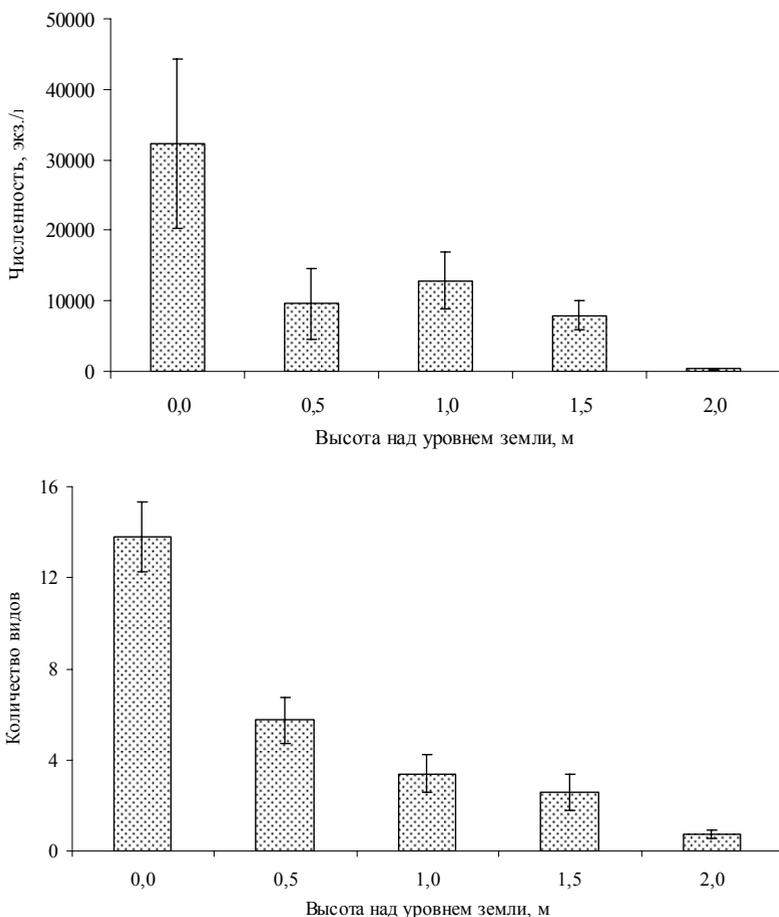


Рис. 6. Изменения обилия и видового богатства (среднее количество видов в пробе) в сообществах ракообразных амёб из эпифитных лишайников с увеличением высоты над поверхностью земли в северотаежных ельниках. Планки погрешностей – ошибка средних.

#### 4.2. Сообщества в эпифитных биотопах

В северотаежной подзоне тайги (Лоухский р-н Карелии) рассматривали влияние высоты над поверхностью земли на характеристики формирующихся сообществ ракообразных амёб в эпифитных мхах (*Pleurozium* spp., *Polytrichum* spp., *Hylocomium* spp., *Dicranum* spp., маленькие подушки других бриевых мхов) и лишайниках (*Hypogymnia* spp., *Cladonia* spp., другие кустистые лишайники), развивающихся на крупных (высотой около 2 м) отдельно стоящих валунах.

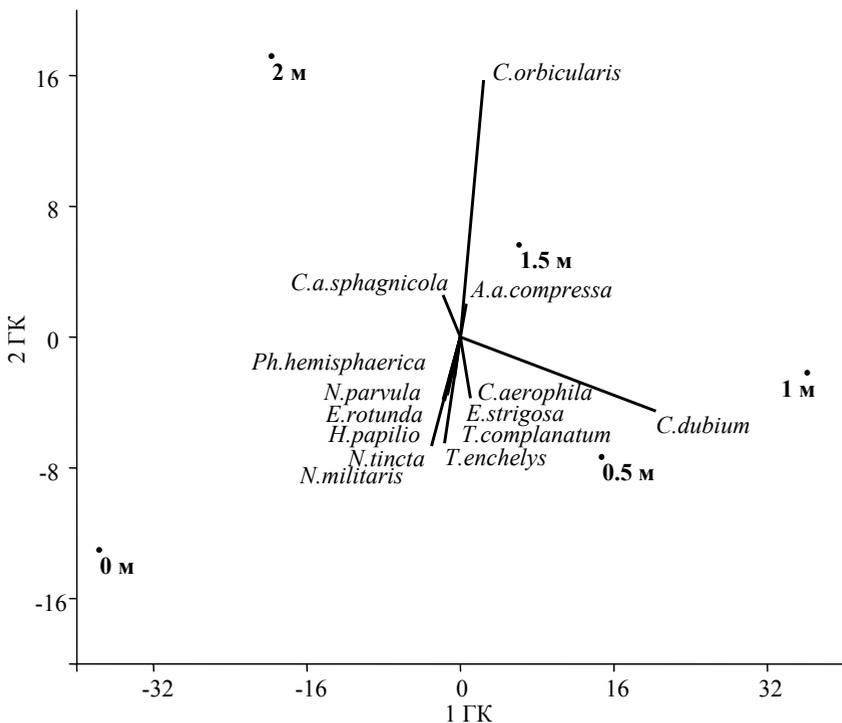


Рис. 7. Результаты ординации сообществ раковинных амёб из эпифитных лишайников на разной высоте над поверхностью земли в северотаежных ельниках. 1 ГК – 84.4 %, 2 ГК – 13.5 %.

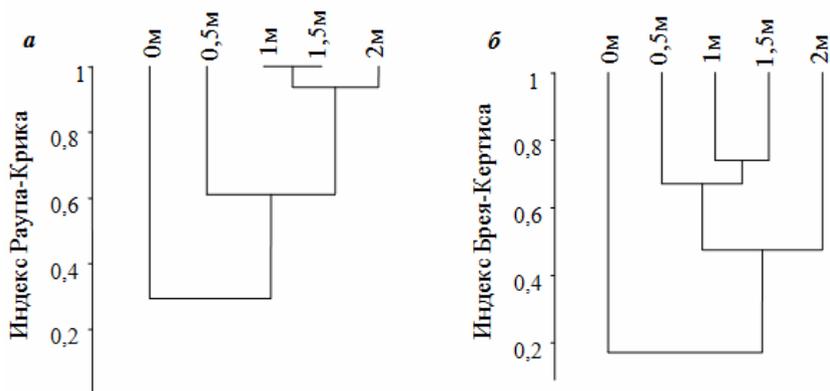


Рис. 8. Дендрограмма последовательного кластерного анализа сообществ раковинных амёб из эпифитных лишайников на разной высоте над поверхностью земли в северотаежных ельниках. а – по видовому составу, б – по видовой структуре.

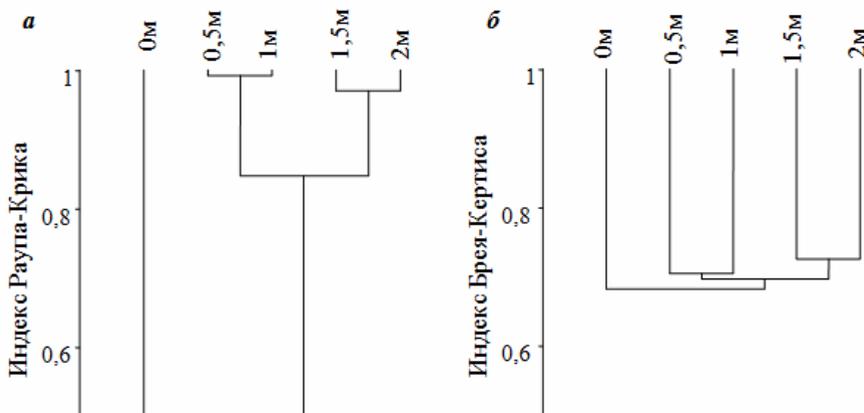


Рис. 9. Дендрограмма последовательного кластерного анализа сообществ раковинных амёб из эпилитных лишайников на разной высоте над поверхностью земли в северотаежной зоне. *a* – по видовому составу, *б* – по видовой структуре.

В отличие от эпифитных местообитаний, в эпилитных с высотой не изменяется направленно ни обилие раковинок (колеблется от 15 до 25 тыс. экз./г), ни видовое богатство (8–13 видов в среднем на пробу). По видовому составу отчетливо выделяются сообщества, формирующиеся в эпигейных мхах и лишайниках у основания валунов (рис. 9*a*) и включающие разнообразное население из почвенно-моховой группировки (*Trigonopyxis* spp., *Hyalosphenia* spp., *Nebela* spp., *Euglypha* spp.). По структуре сообщества более однородны (рис. 9*б*) и характеризуются единым набором доминантов – широко распространенных видов *Corythion dubium*, *Trinema enchelys*, *Assulina seminulum*, *Trinema lineare*, *Euglypha cristata*.

Аналогичные исследования были проведены в эпилитных мхах и лишайниках на крупных валунах в разнотипных экосистемах вдоль склона хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье). В этом случае, также с высотой не изменялось видовое богатство (в среднем 9–11 видов в пробе). Численность раковинок недостоверно снижалась от основания валунов (в среднем 40 тыс. экз./г) до их вершин на высоте 2 м (25 тыс. экз./г). Доминирующий комплекс видов также был достаточно однороден с преобладанием на всех высотах *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*, *Phryganella hemisphaerica*, *Corythion dubium*, *Trinema enchelys*, *Assulina seminulum*, *Nebela tincta*. Среди массовых видов в Прибайкалье общие с Карелией мелкие эврибионтные филозные корнеожки, а также специфичны более крупные лобозные амёбы, строящие раковинку из ксеносом, и входящие в почвенно-моховую группировку.

## ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ЛАНДШАФТНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

### 5.1. Изменение сообществ по мере удаления от берега моря

Исследования проводили в северотаежной зоне в Лоухском р-не Карелии. Пробы отобраны со скал и валунов на трех участках: небольшом острове в губе Грязной (эстуарий реки Черной, Кандалакшский залив, Белое море), морском берегу (мысы Песчаный и Перейма), в материковой части на плакоре. На каждом участке исследованы следующие эпилитные биотопы: лишайники *Hypogymnia physodes*, *Cladonia* sp., крупные моховые подушки, образованные *Dicranum* sp. и мелкие моховые подушки бриевых мхов. Для сопоставления изучены сообщества корненожек из эпигейных моховых ассоциаций, образованных *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*.

Из обнаруженных 45 видов и подвидов раковинных амёб, 42 – обитает в эпигейных местообитаниях, 43 – в эпилитных. Наиболее обильны эврибионтные виды из водно-мохово-почвенной группы: *Corythion dubium* (в среднем 31.4 % от общей численности организмов в пробах), *Trinema enchelys* (12.4 %), *Trinema lineare* (5.5 %), *Nebela tincta* (5.2 %), *Corythion orbicularis* (4.9 %).

По мере удаления от моря увеличивается видовое богатство и обилие простейших. Так, численность раковинок в эпилитных биотопах возрастает от 1.9 тыс. экз./г на острове, до 8.4 тыс. экз./г на берегу и 30.7 тыс. экз./г в материковой части. Та же закономерность прослеживается и для эпигейных моховых биотопов: 14.5 тыс. – 16.5 тыс. – 29.8 тыс. экз./г, соответственно. При этом на острове и берегу численность раковинных амёб на скалах значительно (в 2–7 раз) и достоверно ниже, чем в почвах, тогда как в материковой области разница исчезает. Сходные закономерности проявляются и при анализе видового богатства: на острове в среднем в локальном ценозе обитает 7 видов, на берегу – 10, в материковой части – 14.

Специфика структуры сообществ определяется главным образом положением участка относительно моря, а не особенностями биотопов. Так, на острове формируется сообщество с доминированием *Corythion dubium* – *Corythion orbicularis* – *Euglypha ciliata glabra* – *Trinema enchelys*, на берегу – *Corythion dubium* – *Trinema enchelys* – *Nebela parvula*, в материковой части – *Trinema enchelys* – *Nebela tincta* – *Trinema lineare* – *Corythion dubium* – *Nebela militaris*. Таким образом, по мере удаления от моря помимо эврибионтных видов в составе структурообразующего комплекса появляются бриофильные формы из рода *Nebela*, характерные для заболоченных лесов и верховых болот.

### 5.2. Изменение сообществ от подножья горы к вершине

Исследования проводили на примере эпилитных сообществ, формирующихся на валунах в разнотипных экосистемах, сменяющих друг друга вдоль склона Хамар-Дабана (Прибайкалье). У подножия горы произрастают лиственные леса – березо-осинники; далее, вверх по склону – темнохвойная тайга, еще выше – лесотундра и у вершины – горная тундра. Обилие и видовое богат-

ство достоверно выше в горнотундровых условиях (рис. 10). Причем обилие возрастает больше, чем на порядок (!). Это может быть связано с тем, что в наиболее суровых горнотундровых условиях крайне замедлены процессы круговорота веществ, что создает благоприятные условия для медленно развивающихся раковинных корненожек.

Доминирующий комплекс видов достаточно стабилен и включает *Phryganella acropodia* (в среднем 22.2 % от общей численности), *Centropyxis aerophila* (10.7 %), *Phryganella hemisphaerica* (9.3 %), *Corythion dubium* (8.8 %). С высотой отмечается замещение одних бриофильных форм (*Arcella arenaria*, *Euglypha ciliata*) другими (*Nebela tinctoria*, *Tracheleuglypha dentata*), а также массовое развитие мелких эврибионтов из рода *Trinema* (*T. enchelys*, *T. lineare*, *T. complanatum*) при сохранении состава доминирующей группировки.

### 5.3. Структура сообществ в разных типах экосистем

В северотаежной подзоне тайги исследовали сообщества раковинных амёб в эпифитных лишайниках (*Hypogymnia physodes*) в двух типах ельников – водораздельных ельниках-брусничниках и ельниках сфагновых в заболоченных западинах. Несмотря на значительную разницу в сообществах раковинных амёб в напочвенном ярусе различных ельников (в сфагнумах доминируют бриофилы *Nebela tinctoria*, *Nebela militaris*, *Hyalosphenia papilio*, а в подстилке и эпигейных бриевых мхах педобионты *Phryganella hemisphaerica*, *Trinema* spp., *Centropyxis* spp.), сообщества из эпифитных лишайников однородны (рис. 11). В обоих типах биогеоценозов доминируют мелкие ксерофильные филозные амёбы из рода *Corythion*. Таким образом, в данном случае тип экосистемы не оказывает влияние на структуру сообществ эпифитных раковинных амёб. Такой же вывод был получен ранее при сопоставлении сообществ корненожек из разнотипных экосистем вдоль склона хребта Хамар-Дабан (раздел 5.2).

Аналогичные исследования были проведены в разнотипных лесных биогеоценозах Среднего Поволжья. Анализировали сообщества раковинных амёб, формирующиеся в моховых подушках на стволах деревьев в шести разнотипных дубравах (включая пойменные, водораздельные, остепненные), трех осинниках и ольшанике (рис. 12). Несмотря на значительное число разнотипных экосистем, количество доминантов невелико. Причем во всех дубравах массовые виды одни и те же. Гетерогенность видовой структуры обусловлена различиями между протозойным населением в эпифитах из более увлажненных экосистем – осинниках и ольшаниках.

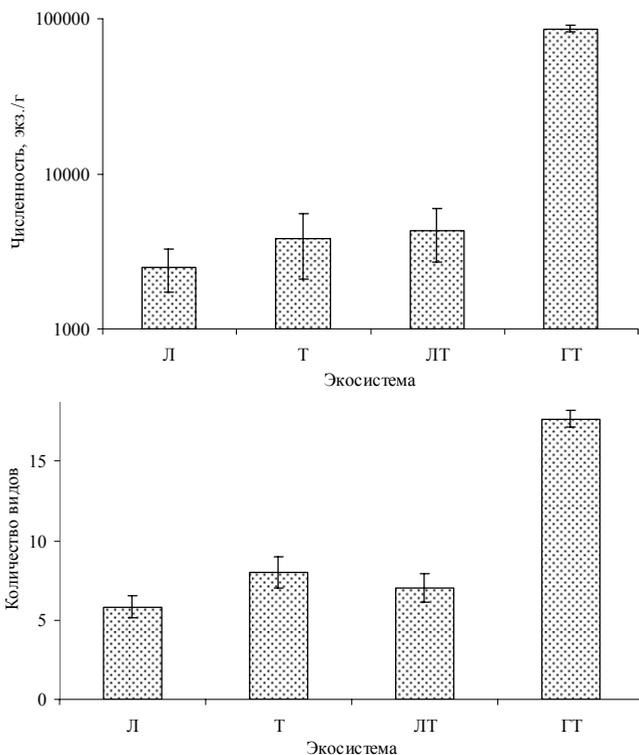


Рис. 10. Изменение обилия и видового богатства (среднее количество видов в пробе) в сообществах раковинных амёб из эпилитных биотопов с увеличением высоты над уровнем моря вдоль склона хребта Хамар-Дабан. Планки погрешностей – ошибка средней. Л – лиственные леса, Т – темнохвойная тайга, ЛТ – лесотундра, ГТ – горная тундра.

## ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ И РАКОВИННЫХ АМЕБ

Исследование роли увлажненности на структуру сообществ простейших проводили в лесах южнотаежной зоны (окрестности пос. Борок, Ярославской обл.). На модельном участке по направлению от заболоченного озера со сфагнуовой сплавиной вглубь смешанного леса постепенно уменьшается влажность субстрата (мхов) при неизменном типе самого мохового покрова, что позволило нивелировать возможные различия сообществ, обусловленных типом местообитания. При изучении сообществ раковинных корненожек анализировали закономерности изменения структуры сообществ при переходе от погруженного в воду сфагнума (влажность 98 %) до сфагнумов, произрастающих на комлях деревьев (до высоты 0.5 м над уровнем земли; влажность 12 %).

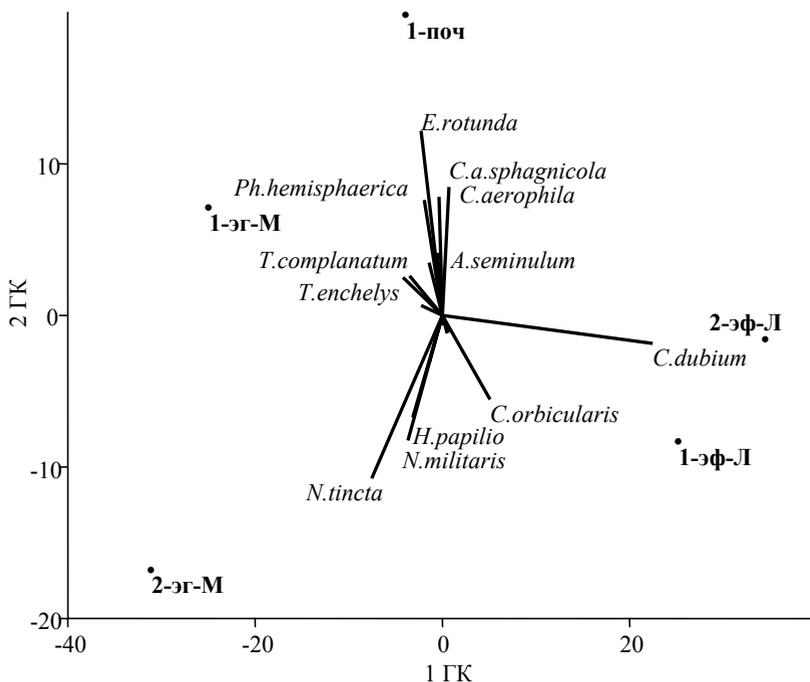


Рис. 11. Результаты ординации сообществ раковинных амёб из разнотипных местообитаний в северотаежных ельниках. 1 ГК – 67.2 %, 2 ГК – 15.6 %. Обозначения биотопов: 1 – ельники-брусничники, 2 – ельники сфагновые, эф – эпифитные, эг – эпигейные, Л – лишайники, М – мхи.

С уменьшением влажности достоверно снижается видовое богатство и обилие раковинных корненожек. Кроме того, закономерно меняется видовой состав и структура сообщества (рис. 13). При этом, по видовому составу наиболее гетерогенны сообщества из самых влажных биотопов (1–4; влажность субстрата более 90 %), тогда как более сухие (5–15; влажность от 70 до 12 %) весьма однородны. Во влажной сфагнувой сплаvine в разных точках видовой состав отличается за счет малочисленных видов из бриофильной группировки (представители родов *Hyalosphenia*, *Heleopera*, *Diffugia*, *Cryptodiffugia*, *Arcella*).

По видовой структуре картина прямо противоположная. Сообщества из влажных местообитаний (сфагнувая сплаvина) более однородны. Здесь преобладают гидрофильные виды из группы *Arcella catinus*. Сообщества из более засушливых эпигейных и эпифитных сфагнумов гетерогенны. В качестве доминантов в разных локусах могут выступать *Nebela tincta*, *Assulina seminulum*, *Centropyxis aerophila*, *Corythion dubium*, *Phryganella hemisphaerica*, *Nebela parvula*, *Trinema enchelys*.

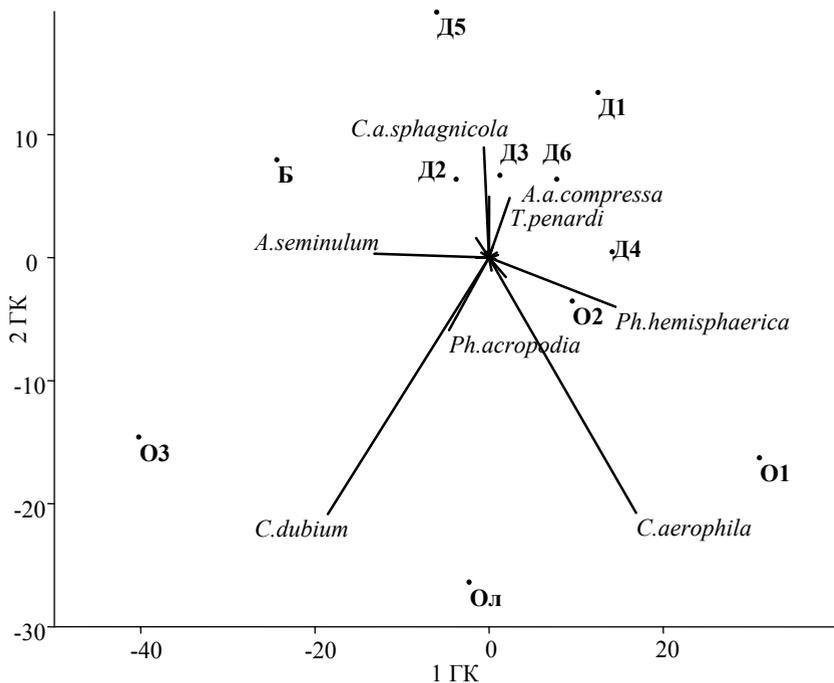


Рис. 12. Результаты ординации сообществ раковинных амёб из разнотипных местообитаний в лесах Среднего Поволжья. 1 ГК – 41.4 %, 2 ГК – 21.6 %. Д1–Д6 – дубравы, О1–О3 – осинники, Ол – ольшаник, Б – березняк.

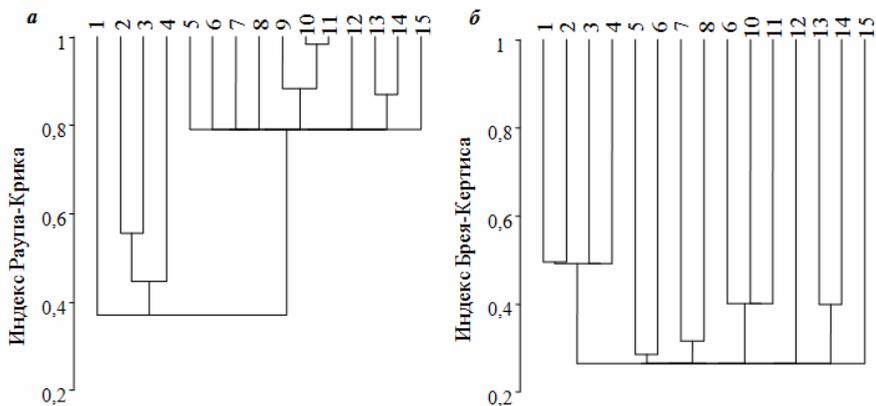


Рис. 13. Дендрограмма последовательного кластерного анализа сообществ раковинных амёб из эпигейных и эпилитных мхов вдоль градиента увлажнения в южнотаежной зоне. а – по видовому составу, б – по видовой структуре. 1–15 – биотопы, расположенные по мере уменьшения влажности.

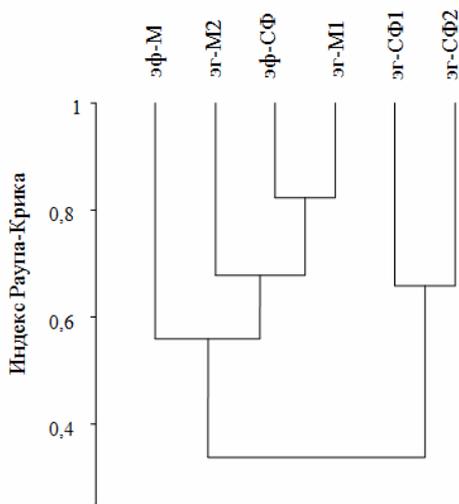


Рис. 14. Дендрограмма сходства локальных сообществ гетеротрофных жгутиконосцев из местообитаний с разной увлажненностью в смешанных лесах южнотаежной зоны. Обозначения биотопов: эф – эпифитные, эг – эпигейные, СФ – сфагнумы, М – политрихумы, 1 – эпигейные мхи под кроной деревьев, 2 – эпигейные мхи в прикомлевой зоне деревьев.

Кроме того, изучали сообщества гетеротрофных жгутиконосцев, ассоциированных с эпигейными и эпифитными мхами *Sphagnum* sp. и *Polytrichum* sp. В изученных биотопах обнаружено 32 вида и подвида гетеротрофных жгутиконосцев. По количеству видов доминируют представители отрядов Cercomonadida (12 видов), Kinetoplastida (5), Euglenida (4). Наиболее обычные виды, встреченные более чем в 25 % проб – *Cercomonas agilis*, *C. crassicauda*, *C. radiatus*, *Spumella* sp., *Heteromita minima*. Локальное видовое богатство сообщества составляло в среднем  $3.6 \pm 0.4$  вида в пробе. Общее количество видов в отдельном местообитании изменяется от 7 до 17. Максимальное видовое богатство (16–17 видов на местообитание, 4.3–5.8 видов на пробу) формируется в сфагнумах, произрастающих у комля деревьев при средней степени увлажнения. В сфагнумах на стволах деревьев, а также в политрихуме при различной степени увлажнения количество видов достоверно ниже (7–13 видов на местообитание, 2.2–3.8 видов на пробу).

Классификация локальных вариантов сообщества при помощи кластерного анализа позволила выделить две группы (рис. 14). В первую входят жгутиконосцы эпигейных сфагнумов, вторая образована флагеллатами зеленых мхов и эпифитных сфагнумов (различия внутри этой группы нечеткие). Данные группы отличаются главным образом по видовому богатству. Так, в сообществах увлажненных эпигейных сфагнумов обнаружено 24 вида гетеротрофных жгутиконосцев (т.е. 82.8 % от общего видового списка).

## ВЫВОДЫ

1. В эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках обнаружено 83 вида и подвида раковинных амёб и 44 – гетеротрофных жгутиконосцев. В составе населения преобладают убиквисты из почвенно-моховой группировки.
2. Сообщества раковинных амёб, формирующиеся в эпифитных и эпилитных мхах и лишайниках, являются производными вариантами от протозооценозов из почвенных подстилок. В наиболее сухих лишайниках доминируют ксерофильные виды *Corythion dubium* и *C. orbicularis*. Во мхах, а также в дуплах деревьев преобладают педобионтные и бриофильные виды *Centropyxis aerophila*, *Phryganella acropodia* и *Ph. hemisphaerica*. По сравнению с ними в более увлажнённых эпигейных мхах и в моховых подушках вдоль ручьев помимо эврибионтных корненожек высоких обилий достигают бриобионты и лимнофилы. Структура сообществ раковинных амёб в эпифитных и эпилитных мхах не зависит от географического положения.
3. С увеличением высоты над землей снижается обилие и видовое богатство в сообществах раковинных амёб из эпифитных мхов и лишайников, увеличивается представленность мелких ксерофильных филозных корненожек *Corythion dubium*, *Assulina muscorum*, *Trinema penardi*. В прикомлевой части помимо филозных обильны разнообразные лобозные корненожки (*Centropyxis* spp., *Diffflugia* spp., *Phryganella* spp., *Nebela* spp., *Hyalosphenia* spp.). В эпилитных местообитаниях с высотой не изменяется направленно ни обилие раковин, ни видовое богатство, ни состав доминирующего комплекса видов, включающего широко распространенные виды филозных протистов *Corythion dubium*, *Trinema enchelys*, *Assulina seminulum*, *Trinema lineare*, *Euglypha cristata*, *Phryganella acropodia*, *Centropyxis aerophila*.
4. По мере удаления от берега моря возрастают видовое богатство и обилие раковинных амёб. На побережье численность раковинных амёб на скалах достоверно ниже, чем в почвах, тогда как в материковой области разница исчезает. По мере удаления от моря помимо эврибионтных видов в составе структурообразующего комплекса появляются бриофильные формы из рода *Nebela*, характерные для заболоченных лесов и верховых болот. Вдоль склона горы при переходе экосистем лиственных лесов через темнохвойную тайгу к лесотундре и тундре возрастают обилие и видовое богатство при сохранении состава доминирующей группировки. Тип экосистемы не оказывает существенного влияния на структуру сообществ эпифитных раковинных амёб.
5. С уменьшением влажности достоверно снижается видовое богатство и обилие раковинных корненожек и гетеротрофных жгутиконосцев и закономерно меняется видовой состав и структура сообщества. Более разнообразное по составу население во влажных местообитаниях замещается более однородным по составу и более гетерогенным по структуре сообществом из сухих биотопов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* – публикация в печатном издании перечня ВАК РФ

1. \*Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Белякова О.И. Биоразнообразие гетеротрофных жгутиконосцев эпигейных и эпифитных мхов // Биология внутренних вод. 2006. №2. С. 30–34.
2. Белякова О.И., Мазей Ю.А. Раковинные амёбы в эпилитных мхах и лишайниках северотаежной зоны (Карелия) // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Матер. Всеросс. науч. конф. Сыктывкар: ИБ КНЦ УрО РАН, 2009. С.156–157.
3. Belyakova O.I., Mazei Yu.A. Biodiversity of testate amoebae from mosses and lichens on rocks (Karelia, Russia) // Abstr. V Intern. Symp. on Testate Amoebae. Montbeliard, France: Univ. Franche-Compte, 2009. P. 62.
4. \*Мазей Ю.А., Белякова О.И. Структура сообщества раковинных амёб в моховых биотопах малых водотоков // Поволжский экологический журнал. 2010. №1. С. 62–70.
5. Белякова О.И. Сообщества простейших на градиенте увлажненности в южнотаежной зоне // Реймерсовские чтения 2010. Матер. межвуз. науч. конф. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 36.
6. Белякова О.И., Мазей Ю.А. Влажность как фактор структурирования сообществ бриофильных простейших // Социально-экологические аспекты устойчивого развития человечества. Матер. I межд. науч.-практ. конф. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 13–16.
7. Коппеллотти Крупа О., Гуидолин Л., Белякова О.И., Мазей Ю.А. Раковинные амёбы из карстовых пещер Северной Италии // Социально-экологические аспекты устойчивого развития человечества. Матер. I межд. науч.-практ. конф. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 35–36.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Юрию Александровичу Мазею за неоценимую помощь и поддержку, Д.В. Тихоненкову за помощь при работе с гетеротрофными жгутиконосцами, В.А. Чернышову за отбор проб в Прибайкалье, Т.Г. Стойко за отбор проб в респ. Мордовия.

Подписано в печать 5.10. 2010 Формат 60x84/16.  
Бумага писчая белая. Печать трафаретная. Объем 1,5 п.л.  
Тираж 120 экз. Заказ № 12/11

Отпечатано в типографии ИП Тугушева С.Ю.  
440600, г. Пенза, ул. Московская, 74, ком. № 220.  
Тел.: (8412) 56-37-16