

На правах рукописи

Чернышов Виктор Александрович

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ ПОЧВОБИТАЮЩИХ
РАКОВИННЫХ АМЕБ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

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
Бурковский Игорь Васильевич

доктор биологических наук, профессор
Попов Николай Владимирович

Ведущая организация: Тобольская биологическая станция РАН

Защита состоится «12» ноября 2010 г. в 10.00 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.

Раковинные амебы представляют собой облигатный компонент почвенной нанофауны, активно заселяющий верхние органогенные и органоминеральные горизонты почв, и достигая во многих из них высоких значений численности, биомассы и видового разнообразия (Bonnet, Thomas, 1960; Couteaux, 1976; Гельцер, 1993; Корганова, 1997; Бобров, 1999; Рахлеева, 2000; Мазей, 2008). В многочисленных работах, проведенных на территории Восточно-Европейской равнины (Корганова, 1979; Алексеев, 1984; Рахлеева, 1998; Бобров, 1999; Мазей, Ембулаева, 2008), отмечается, что раковинные корненожки тяготеют к хорошо увлажненным местообитаниям, предпочитая биотопы с низкими темпами разложения органического вещества. Сведения, касающиеся населения раковинных амеб территории Западной Сибири, несмотря на обширность заболоченных ландшафтов, где раковинные амебы формируют наиболее сложноорганизованные сообщества (Gilbert, Mitchell, 2006), крайне малочисленны. В публикации А.А. Рахлеевой (2002) анализируется ризоподное население таежных почв Сургутского полесья, отдельные данные имеются по южно-таежным торфяным почвам (Карташев, Смолина, 2008; Курьина и др., 2010).

Вместе с тем, территория Западно-Сибирской равнины представляет собой уникальную природную модель, на примере которой можно рассматривать пространственное распределение организмов в зональном ряду местообитаний (Стриганова, Порядина, 2005; Стриганова, 2009). Широтная зональность проявляется в смене с севера на юг биогеоценозов тундры, лесотундры, тайги, подтаежных лесов и лесостепи. В связи с этим, важно понимать, каким образом смена зональных типов растительности и почв влияет на формирующиеся сообщества организмов. При этом если существующая информация по населению почвенной мезо- и микрофауны Западной Сибири (Козловская, 1955, 1959; Стебаев, 1962; Стебаева, 1970; Чернов, 1975, 1980; Голосова, 1977; Гришина, Андриевский, 1985; Мордкович, 1994; Бессолицына, 2001; Мордкович и др., 2003; Стриганова, Порядина, 2005; Стриганова, 2009 и др.) позволяет делать определенные заключения, то данные по одноклеточным организмам – представителям нанофауны – остаются явно недостаточными.

Природная зональность в распределении растительности на территории Западно-Сибирской равнины нарушается чрезвычайно широким развитием интразональных заболоченных экосистем (Берг, 1947). Вопросы о том, насколько велики различия между протозойным населением в зональных и интразональных биотопах, изменяются ли сообщества одноклеточных организмов из болотных биогеоценозов при переходе одной природной зоны в другую, до сих пор остаются открытыми. Помимо зональных и интразональных эффектов пространственная структура сообществ педобионтов отражает ландшафтную и внутрибиогеоценотическую гетерогенность. В частности, известно, что сообщества раковинных корненожек различаются в зависимости от положения в пределах катены, а также особенностей мезо- и микрорельефа (Бобров, 1999; Стриганова, Рахлеева, 1999; Мазей, 2008). Следовательно, для

всестороннего анализа форм и причин пространственного структурирования населения раковинных корненожек в пределах Западно-Сибирской равнины необходимо учитывать широтную зональность, наличие интразональных биотопов, ландшафтное положение (в пределах катены), микробиотопическую специфику. Все эти аспекты всесторонне были изучены в пределах Восточно-Европейской равнины (Корганова, 1979; Алексеев, 1984; Бобров, 1999; Рахлеева, 2000; Мазей, 2008). Получение информации по Западной Сибири позволит сопоставить особенности организации сообществ и вариантов их пространственной дифференциации в западно-восточном направлении в градиенте нарастания континентальности климата.

Цель и задачи исследования.

Цель настоящей работы – выявление закономерностей пространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в ряду зональных биогеоценозов, а также в интразональных заболоченных экосистемах Западной Сибири.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав почвообитающих раковинных амёб в зональных и интразональных биогеоценозах Западно-Сибирской равнины.

2. Изучить особенности пространственной дифференцированности сообществ почвообитающих раковинных корненожек в пределах основных вариантов биогеоценозов Западной Сибири – южной тундры, лесотундры, тайги и подтаежных лесов.

3. Определить основные направления изменений сообществ почвообитающих раковинных амёб в зональном ряду местообитаний тундра – лесотундра – тайга – подтаежные леса в Западной Сибири.

4. Выявить основные закономерности изменений сообществ сфагнобионтных раковинных корненожек в интразональных заболоченных биогеоценозах Западной Сибири и сопоставить их с соответствующими сообществами Восточно-Европейской равнины.

Научная новизна.

На территории Западной Сибири в широтно-зональном аспекте выявлены закономерности изменения структуры сообществ почвообитающих раковинных амёб. Показано, что роль широтного градиента в дифференцировании нанофауны проявляется в смене почв и напочвенного покрова, что приводит к изменению в структуре сообществ почвообитающих корненожек. Обнаружены различия в закономерностях структурирования сообществ сфагнобионтных раковинных амёб Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, что может быть связано с континентальным градиентом. Выполненное автором комплексное исследование нанофауны в широтно-зональном аспекте определяет методологический подход для аналогичных исследований. Полученные материалы имеют значение для разработки мер по сохранению биологического разнообразия таежных экосистем.

Научно-практическая значимость.

Материалы диссертации, сформулированные в ней научные положения и выводы, могут найти применение в работе природоохранных и лесохозяйст-

венных организаций при оценке состояния лесных сообществ, организации многолетнего биомониторинга, составления кадастров животного мира России. Выявленные теоретические закономерности позволяют расширить существующие представления о пространственной организации биологических сообществ и использовать новые данные в преподавании общеэкологических, зоологических и лесотехнических курсов в вузах.

Апробация работы.

Материалы работы были представлены на Межд. симп. по раковинным амебам (Монбельяр, Франция, 2009 г.), Всерос. конф. «Биогеография почв» (Москва, 2009 г.), Всерос. конф. «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009 г.), Межвуз. науч. конф. «Реймерсовские чтения» (Пенза, 2010 г.), Межд. науч.-практ. конф. «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 Западной Сибири. Определение видового состава сообществ раковинных амев, 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 154 страницах, состоит из введения, 7 глав и выводов. Список литературы включает 256 источников, в том числе 115 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 14 рисунками и 5 таблицами.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Дифференциация сообществ раковинных амев в пределах зональных и интразональных биогеоценозов Западной Сибири определяется главным образом биотопическими характеристиками – типом субстрата и уровнем увлажнения. Зональные изменения биогеоценозов, приводя к смене типов почвенного покрова, способствуют изменениям в структуре сообществ почвообитающих раковинных корненожек.

2. Структурно и фаунистически сообщества раковинных амев из зональных заболоченных биогеоценозов Западно-Сибирской равнины разделяются на два варианта: в тундре и лесотундре преобладает почвенно-бриофильная группа, а в таежных и подтаежных биогеоценозах доминируют почвенно-подстилочные формы.

3. В отличие от более однородного сфагнобионтного населения Восточно-европейских болот с преобладанием бриофильного комплекса, в Западно-сибирских заболоченных экосистемах значительную долю образуют виды эврибионтной и почвенной группировок: в тундре и лесотундре формируется смешанный комплекс доминантов, включающий как эври-, так брио- и педобионтов, а в южной тайге массовы эврибионтные формы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПОЧВООБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЕБ И ПОЧВЕННАЯ ФАУНА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В разделе приводятся сведения по закономерностям пространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в пределах хорошо изученных районов Западной и Восточной Европы. Описываются результаты почвенно-зоологических исследований, проведенных в Западной Сибири, включая имеющуюся отрывочную информацию по раковинным амёбам.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования сообществ раковинных амёб проводили в период 2007–2009 гг. в пределах разнотипных зональных и интразональных биогеоценозов Западно-Сибирской равнины. Для сопоставления и выявления возможной специфики населения раковинных корненожек Западно-Сибирской равнины использовали оригинальные и имеющиеся литературные данные по структуре сообществ раковинных амёб из разнотипных биогеоценозов Восточно-Европейской равнины.

В разделе рассматриваются природно-климатические особенности бореально-лесной зоны Западно-Сибирской равнины. Зональный ряд исследованных нами районов в Западной Сибири включал южную тундру (окрестн. пос. Тазовский), лесотундру (окрестн. пос. Уренгой), тайгу (окрестн. г. Тобольск), подтаежные леса (окрестн. г. Тюмень). В пределах каждого района выбирали участки, соответствующие зональным биогеоценозам, расположенным на плакорах, а также пойменным и заболоченным экосистемам. Поскольку нанофауна реагирует не только на ландшафтно-зональную, но и на внутривидовую гетерогенность, пробы внутри каждого биогеоценоза отбирали из всех представленных микробиотопов, включая лиственный опад, травяной войлок, участки, покрытые бриевыми мхами (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*), сфагновыми мхами, эпигейными кустистыми лишайниками. Кроме поверхностных, анализировали пробы из верхней части (3 см) горизонта А1. Каждый тип проб (из соответствующего микробиотопа) был представлен в трех повторностях, обработанных в отдельности. Всего проанализировано 452 количественные пробы.

Сбор и обработку проб осуществляли по стандартным протоzoологическим методикам (Гельцер и др., 1985). Подсчет раковинных амёб проводили в водных суспензиях, с использованием микроскопа БИОМЕД–6ПР при увеличении $\times 160$. В каждой пробе 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 проводи-

ли классификацию локальных вариантов при помощи кластерного анализа на основе качественных данных, а также их ординацию методом главных компонент. При ординации на основе данных об относительных обилиях видов выделяли типы сообществ со сходным составом доминирующего комплекса видов. При ординации на основе нормированных на среднее относительных обилий делали вывод о наличии характерных элементов населения в том или ином биотопе. 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 СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ЮЖНОЙ ТУНДРЕ (ТАЗОВСКАЯ НИЗМЕННОСТЬ)

Исследования проводили в пределах Тазовской низменности (67°10'–67°15' с.ш. 79°10'–78°25' в.д.). Растительность представляет собой типичный участок южной тундры. Количественные учеты проведены в зональных биогеоценозах на дренированных повышениях плакора: 1) ернике [Ер], расположенном на повышенной части с относительно сухой почвой и преобладанием в составе фитоценоза карликовой березы (60%) и ив (40%), под пологом которых произрастали кустарнички голубики (10%), разнотравье (20%) и злаки (70%), а в напочвенном слое – мхи *Polytrichum* spp., *Sphagnum* spp. и 2) лугово-подобной ассоциации мохово-лишайниковой тундры [МЛТ] с разреженным покровом из кустарников и кустарничков (андромеда, карликовая береза, голубика, морощка), злаками и плотным мохово-лишайниковым покровом (кладонии, сфагнум). Кроме того, проанализированы более увлажненные пойменные биотопы: 3) осоково-пушицевая группировка с гипновыми мхами в заболоченном понижении травяной тундры [ТТ]; 4) осоковая группировка на берегу озера [Оз] с развитым сфагновым (*Sph. majus*) покровом; 5) низовое болото [НБ] в пойме малой реки – левого притока р. Таз с большими осоковыми кочками, пушицей, сабельником и развитым сфагновым покровом; 6) ольшаник осоково-разнотравно-княженичный [Ол], расположенный в пойме в защищенном от северного ветра участке; высота ольховых зарослей 2.0–2.5 м.

Обнаружено 90 видов и подвидов раковинных корненожек. Среди них преобладают мелкие эврибионтные филозные амебы *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *Euglypha laevis*, *Corythion dubium*. По видовому составу наиболее сильно выделяется локальное сообщество из низового болота (рис. 1). Только здесь было обнаружено 18 видов. Все они – представители гидрофильной группировки из родов *Diffugia*, *Centropyxis*, *Cucurbitella*, *Pontigulasia*, *Lagenodiffugia*, в том числе характерные лимнофильные формы *D. acuminata*, *P. incisa*, *C. ecornis*. В увлажненных биотопах ([ТТ] и [Оз]) – 9 характерных видов, включая гидрофильные формы из родов *Arcella*, *Lesquereusia*, *Euglypha*, в том числе *A. discoides*, *A. conica*, *L. epistomium*, *L. spiralis*, *E. cristata*. Для остальных биотопов специфична бриофильная группировка, включая *Nebela bohemia*, *N. collaris*, *N. wailesi*, *N. tincta*, *Assulina muscorum*, *Trigonopyxis arcuata*.

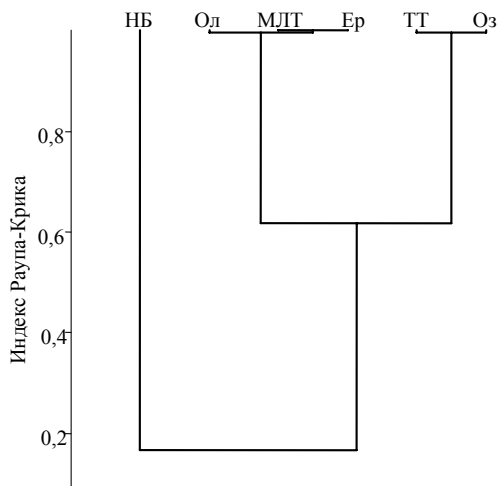


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа сообществ из разнотипных биогеоценозов в южной тундре по видовому составу.

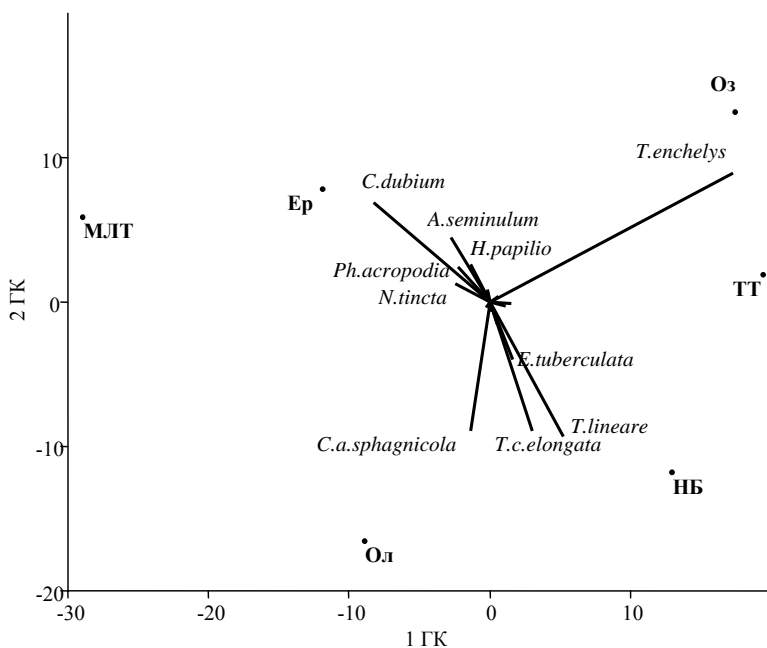


Рис. 2. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных биогеоценозов в южной тундре (данные по относительным обилиям доминантов). 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 56.1% общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – 20.3%. Обозначения биотопов см. в тексте.

По видовой структуре (рис. 2) разделяются сообщества из сухих и увлажненных биотопов. Наиболее характерные доминанты во влажных местообитаниях – эврибионты *Trinema enchelys*, и *T. lineare*, в засушливых – комплекс видов-ксерофилов, среди которых преобладают *Corythion dubium* и *Assulina seminulum*.

В мохово-лишайниковой тундре формируется характерный набор видов – представителей бриофильной группировки – *Nebela tinctoria*, *N. bohemica*, *Assulina muscorum*, *Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Assulina seminulum*, *Trigonopyxis arcuata* (рис. 3). В ольшанике обитают корненожки, типичные для почвенных подстилок – *Centropyxis aerophila*, *C. aerophila sphagnicola*, *Euglypha rotunda*, *E. scutigera*, *Tracheleuglypha dentata*. В наиболее увлажненных местообитаниях – гигрофильные амёбы *Centropyxis aculeata*, *Arcella rotundata*, *Trinema grandis*.

Обилие организмов существенно и достоверно выше в увлажненных биотопах по сравнению с сухими: в среднем 232 тыс. и 21 тыс. экз./г соответственно. Максимальные величины отмечены в низовом болоте – до 600 тыс. экз./г, а минимальные – 2 тыс. экз./г – в войлоке относительно сухих ерников. Локальное видовое богатство (в среднем на пробу) одинаково в увлажненных и сухих биотопах (17.1 и 16.9 видов соответственно). При этом в засушливых местообитаниях пространственная гетерогенность ниже, чем в увлажненных, что приводит к росту общего количества видов во влажных условиях.

Таким образом, основные причины различий в видовом составе, структуре доминирующего комплекса видов и обилия организмов в сообществе раковинных корненожек в южной тундре обусловлены увлажненностью биотопа. Вместе с тем, специфические характеристики субстрата (мохово-лишайниковый покров, листовая подстилка) способствуют развитию характерных комплексов видов из субдоминантной группировки – брио- и педобионтов.

ГЛАВА 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ЛЕСОТУНДРЕ (ПУРОВСКАЯ НИЗМЕННОСТЬ)

Исследования проводили в пределах Пуровской низменности. В самых северных вариантах лесотундры (66°25'–66°35' с.ш. 79°15'–79°20' в.д.) пробы отбирали в зональных биогеоценозах: 1) березового криволеся [Б] с развитым травяно-кустарничковым (брусника, андромеда, осоки) и мохово-лишайниковым (кладонии, *Pleurozium* spp.) покровом и 2) разреженного лиственничника [Л] с карликовой березой и черникой, а также мохово-лишайниковым покровом. Кроме того исследовали выпукло-бугристое сфагновое болото [Сф1] с пушицей и клюквой у основания бугра, морошкой на склоне и карликовой березой, андромедой, кладониями и плеуроциумом на вершине (высота 2 м). В типичных вариантах лесотундры (65°30'–65°35' с.ш. 77°35'–78°20' в.д.) работы проводили в следующих зональных экосистемах, включая плакорные: 1) лиственничник [ЛБ] с березой и кедром (6Л2Б2К), карликовой березой, вереском, брусникой, плеуроциумом, кладониями; 2) лиственничник [ЛК] с кедром (7ЛЗК) и брусникой; 3) кедрач [КБ] разреженный с

березой (8К2Б), кладониями и брусникой; 4) сосняк [С] кладониевый разреженный (10С); а также формирующиеся в условиях более увлажненных пойменных террас: 5) лиственничник [ЛКБ] с кедром и березой (4ЛЗКЗБ) с можжевельником, брусникой, черникой, голубикой, разнообразным мохово-лишайниковым покровом (*Cladonia* spp., *Pleurozium* spp. в более сухих местообитаниях, *Sphagnum* spp., *Polytrichum* spp. в западинах); 6) ерник [Ер] из карликовой березы, ив, андромеды, голубики, осок. Кроме того, рассматривали заболоченные участки: 7) сфагновый ерник [Ерф] с карликовой березой, ивами и развитым сфагново-политриховым напочвенным покровом; 8) грядово-мочажинно-озерковый комплекс [Сф2] полностью покрытый сфагнумами, с пушицей в западинах, осоками по берегам озер, кладониями на гривах.

Обнаружено 97 видов и подвидов раковинных корненожек. Среди них по обилию преобладают помимо мелких эврибионтных филозных амёб *Trinema lineare*, *Corythion dubium*, *Assulina muscorum*, *Euglypha laevis* также и лобозные амёбы, строящие раковинку из ксеносом *Phryganella hemisphaerica* и *Centropyxis aerophila*. По видовому составу наиболее сильно отличаются локальные сообщества из наиболее увлажненных сфагновых биоценозов (рис. 4). Только здесь было обнаружено 25 видов – представителей гидрофильно-бриофильной группировки из родов *Diffflugia*, *Centropyxis*, *Arcella*, *Sphenoderia*, *Hyalosphenia*. Во всех остальных – плакорных и пойменно-террасных – биогеоценозах формируются единые по составу сообщества корненожек с преобладанием эврибионтных и педобионтных форм.

По видовой структуре (рис. 5) разделяются сообщества из сухих и увлажненных биотопов. Наиболее характерный доминант во влажных сфагновых местообитаниях – эврибионт *Trinema lineare*, в более засушливых – комплекс видов-ксерофилов, среди которых преобладают *Corythion dubium* и *Assulina muscorum*. При этом в некоторых биогеоценозах – березовом криволесье, разреженных лиственничнике и кедраче при значительном развитии мохово-лишайникового покрова помимо ксерофила *Assulina seminulum* преобладают представители бриофильно-почвенной группировки – *Phryganella hemisphaerica*, *Trigonopyxis arcuata*, *Centropyxis aerophila*.

Интересно, что формирование характерных для тех или иных биогеоценозов комплексов видов, обычно – субдоминантов (рис. 6), не связано с уровнем увлажнения и соответствующим разделением болот и лесов. Для почв под березовым криволесьем, большинством лиственничников и на выпуклобугристом болоте специфичны бриофильные организмы *Nebela* spp., *Trigonopyxis* spp., *Arcella catinus*, *Tracheleuglypha dentata*, *Diffflugia penardi*, *Assulina seminulum*. Для остальных, включая сфагновые болота, водораздельные кедрачи, сосняки, ерники, более характерны представители почвенно-моховой группы *Phryganella* spp., *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Assulina muscorum*.

Обилие организмов существенно и достоверно выше в биотопах грядово-мочажинно-озеркового комплекса (в среднем 251 тыс. экз./г) и сфагнового ерника (135 тыс. экз./г). В остальных местообитаниях, включая выпуклобугристое сфагновое болото, численность в среднем колеблется в пределах 9–

33 тыс. экз./г. Максимальные абсолютные величины отмечены в сфагново-пушицевой мочажине грядово-мочажинно-озеркового болотного комплекса – 700 тыс. экз./г, а минимальные – 3 тыс. экз./г – в кустистых лишайниках разреженных лиственничников и сосняков. Локальное видовое богатство (в среднем на пробу) достоверно выше в сфагновых биотопах, а также в эпигейных мхах березовых криволесий и надпойменных увлажненных лиственничников (16–19 видов). Минимальные показатели – в сухих плакорных лесах с развитым лишайниковым покровом – лиственничниках, сосняках, кедрачах (9–13 видов).

Таким образом, основные причины различий в видовом составе, структуре доминирующего комплекса видов в сообществе раковинных корненожек в лесотундре обусловлены увлажненностью биотопа. Вместе с тем, обилие организмов, а также формирование специфических группировок субдоминантов связано и с другими факторами, определяющими специфику конкретных биоценозов.

ГЛАВА 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ (ТОБОЛЬСКОЕ ПРИИРТЫШЬЕ)

Основные исследования таежных экосистем проводили в районе Тобольского Прииртышья в подзоне южной тайги (58°10'–58°59' с.ш. 68°20'–68°50' в.д.). Пробы отбирали в коренных зональных таежных биогеоценозах, расположенных на водоразделах: 1) пихтарник злаково-разнотравный [П1] с сосной и елью (5ПЗС2Е), в подросте липа и рябина; 2) пихтарник злаково-разнотравно-зеленомошный [П2] с кедром и елью (7П2К1Е) в подросте жимолость и рябина, развит моховой покров (*Hylocomium*); 3) кедрач хвоцево-зеленомошный [К1], в подросте ель и рябина, развит моховой покров (*Pleurozium*, *Hylocomium*, *Polytrichum*, *Sphagnum*); 4) кедрач [К2] со слабо развитым подлеском из жимолости и ели и редкими участками черники и эпигейных мхов (*Pleurozium schreberi*).

Кроме того, были изучены интразональные биогеоценозы хвойных лесов, а также экосистемы лиственных лесов, располагающихся на надпойменных террасах: 5) сосняк-зеленомошник [С1] с эпигейными мхами *Pleurozium schreberi* и слабо развитым подлеском; 6) сосняк злаково-брусничный [С2] с кедром, березой и осинкой (5С2К2Б1О) и эпигейными мхами (*Pleurozium*, *Hylocomium*); 7) березово-еловый (6Б4Е) злаково-костяничково-хвоцевый лес [БЕ] с подлеском из липы и осины; 8) липняк снытевый [Лп] без подлеска; 9) осинник снытевый [О], в подлеске шиповник; 10) осиново-березовый [ОБ] разнотравный пойменный лес (6Б4О); 11) березняк редкотравный [Б1]; 12) березняк папоротниковый [Б2]; 13) сосново-березовый разнотравный лес [Б3] с примесью осины, в западинах – ивы. Анализировали также травянистые экосистемы: 14) сабельниково-осоковые заливные луга в пойме р. Иртыш [Луг1] и р. Бартак [Луг2]; 15) пятилетнюю залежь [Зал].

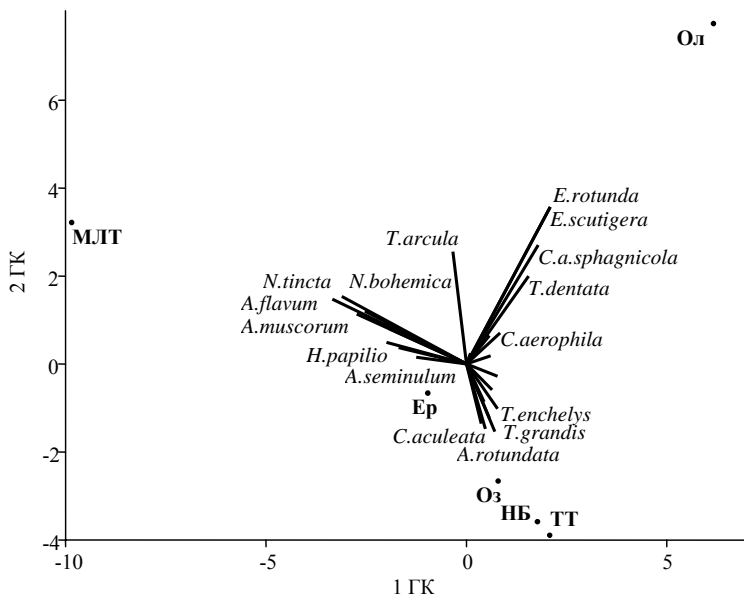


Рис. 3. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных микробиотопов в южной тундре (данные по нормированным на среднее относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 41.8%, 2 ГК – 30.7%.

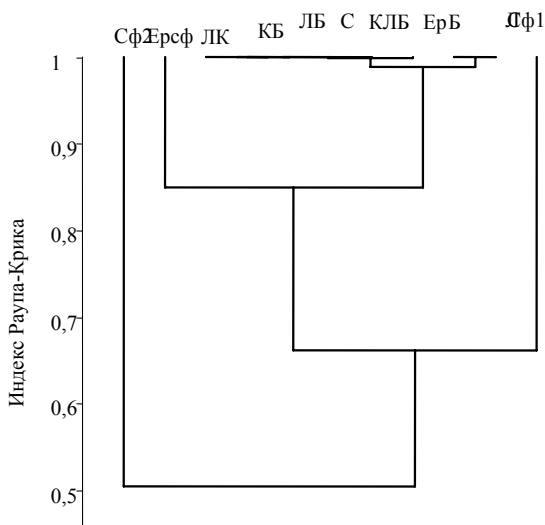


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа сообществ из разнотипных биогеоценозов в лесотундре по видовому составу.

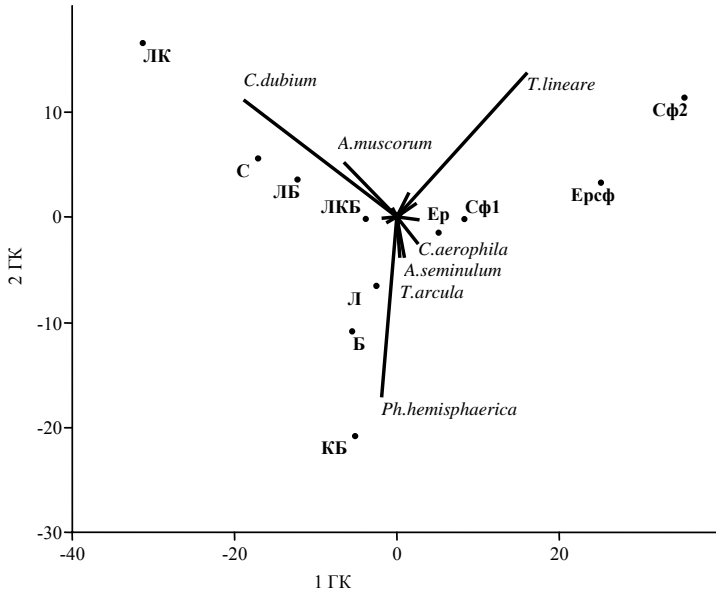


Рис. 5. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных биогеоценозов в лесотундре (данные по относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 57.3%, 2 ГК – 17.6%. Обозначения биотопов см. в тексте.

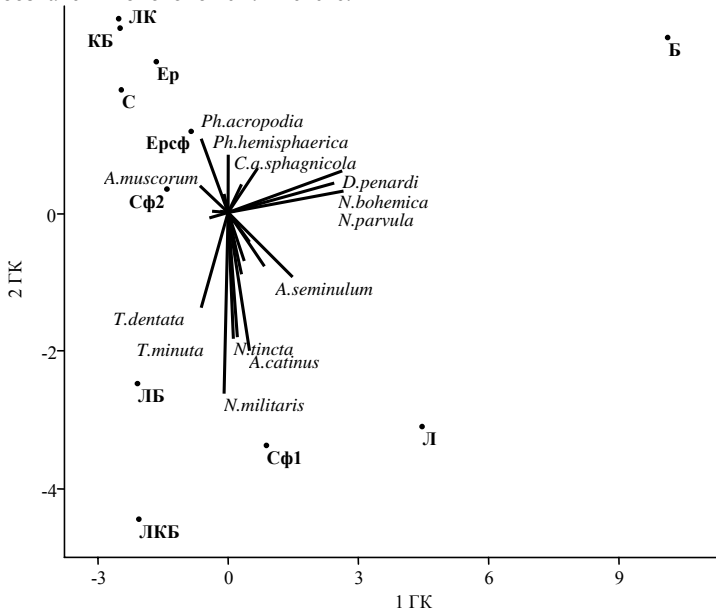


Рис. 6. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных микробиотопов в лесотундре (данные по нормированным на среднее относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 39.2%, 2 ГК – 19.6%.

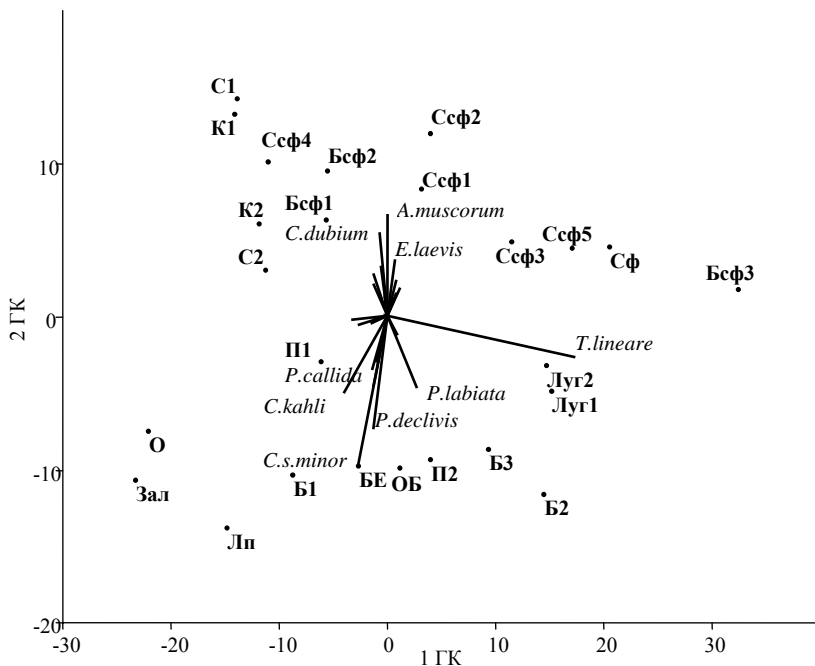


Рис. 7. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных биогеоценозов в южной тайге (данные по относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 37.4%, 2 ГК – 14.1%. Обозначения биотопов см. в тексте.

Широкомасштабные исследования были проведены в заболоченных сфагновых ландшафтах: сфагновые сосняки [Ссф1–Ссф5], сфагновые березняки [Бсф1–Бсф3], травяно-сфагновые болота [Сф]. В каждой из подобных экосистем пробы отбирали из всех возможных биотопов – кочек, мочажин, ровных участков, краевых зон канав и озер, участков, покрытых бриевыми мхами (чаще *Pleurozium* spp.), кустистыми лишайниками (*Cladonia* spp.) и листовым опадом.

Обнаружено 107 видов и подвидов раковинных корненожек. Среди них по обилию преобладают помимо мелких эврибионтных филозных амёб *Trinema lineare*, *Euglypha rotunda* также и лобозные амёбы, строящие раковинку из ксеносом *Phryganella hemisphaerica* и *Centropyxis sylvatica*. По видовому составу различаются две группы локальных сообществ – более гетерогенная – из заболоченных сфагновых биогеоценозов и весьма однородная – из всех остальных. Специфика сфагновых местообитаний приводит к формированию населения, включающего гигрофильно-бриофильную группировку *Arcella* spp., *Hyalosphenia* spp., *Nebela* spp., *Placocista* spp., *Sphenoderia* spp. *Diffugia* spp., *Lesquereusia* spp., *Archerella flavum*, *Euglypha acanthophora*, *E. cristata*.

По видовой структуре (рис. 7) выделяются три варианта локальных сообществ с континуальными переходами друг в друга. В более увлажненных био-

топах – большинстве сфагновых местообитаний, заливных лугах, пойменных березняках наиболее характерный доминант – эврибионт *Trinema lineare*. В более засушливых сфагновых сосняках и березняках, а также в водораздельных кедровых и сосновых лесах преобладает комплекс видов-ксерофилов, среди которых наиболее обильны *Corythion dubium*, *Assulina muscorum* и *Euglypha laevis*. Наконец, в лиственных, а также в пихтовых лесах с хорошо развитой подстилкой массово развивается комплекс типично почвенных видов с *Plagiopyxis callida*, *P. declivis*, *P. labiata*, *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica minor*.

По набору характерных для тех или иных биогеоценозов комплексов видов, обычно – субдоминантов (рис. 8), локальные сообщества также разделяются на три группы. Наиболее специфично население в средне увлажненных сфагновых сосняках с низкорослыми деревьями и дифференцированным микрорельефом. Среди характерных видов здесь как мезофильные бриобионты *Hyalosphenia papilio* и *Archerella flavum*, так и гигрофильные *Arcella rotundata* и *Cyclopyxis arcelloides*. В остальных сфагновых местообитаниях, а также в сосновых и кедровых лесах специфические группы видов представлены как бриофилами *Nebela tinctoria*, *N. militaris*, так и подстилочными формами *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. orbicularis*. Для лиственных и пихтовых лесов характерны исключительно почвенные виды *Plagiopyxis callida*, *P. declivis*, *P. labiata*, *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica minor*.

Обилие организмов существенно и достоверно выше в средне увлажненных заболоченных (сфагновых) лесах (в зависимости от биогеоценоза в среднем от 128 до 411 тыс. экз./г). В достаточно сухих сфагновых местообитаниях, а также в увлажненных осиново-березовых, темнохвойных лесах и заливных лугах средняя численность колеблется в пределах 42–82 тыс. экз./г. В наиболее сухих сосновых, кедровых, липовых лесах, а также на залежных полях среднее обилие в биотопе не превышает 27 тыс. экз./г, обычно находясь в пределах 3–18 тыс. экз./г. Максимальные абсолютные величины отмечены в гипновой мочажине березово-гипново-сфагново-осокового переходного болота – 980 тыс. экз./г, а минимальные – 1–2 тыс. экз./г – в очень сухих сфагновых кочках, а также подстилке и напочвенных мхах водораздельных сосновых, кедровых и березовых лесов. Локальное видовое богатство (в среднем на пробу) достоверно ниже в липовых и березовых лесах, располагающихся на водоразделах (7–8 видов). Следующий уровень (11–12 видов) характерен для водораздельных сосняков, кедрячей, осинников и залежей. Максимальные показатели (16–22 вида) – в более увлажненных сфагновых местообитаниях, а также пихтарниках и пойменных березово-осиновых лесах и заливных лугах.

Таким образом, помимо различий в структуре населения раковинных амеб, обусловленных спецификой интразональных сфагновых местообитаний, дифференциация локальных сообществ обусловлена также факторами, действующими в пределах зональных биогеоценозов. Так, в светлохвойных лесах с одной стороны, и темнохвойных, а также лиственных с другой развиваются различные варианты локальных сообществ корненожек.

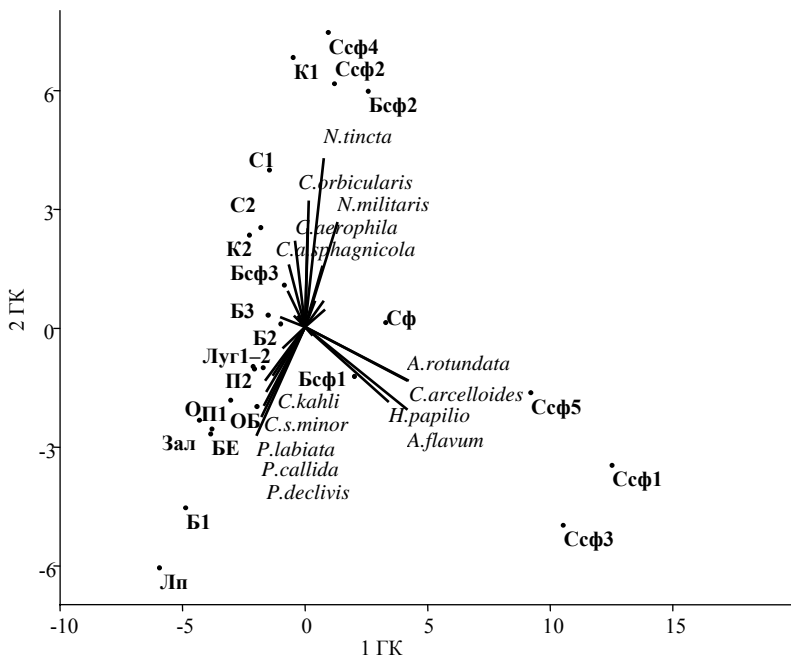


Рис. 8. Результаты ординации локальных сообществ из разнотипных микробиотопов в южной тайге (данные по нормированным на среднее относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 29.8%, 2 ГК – 18.0%. Обозначения биотопов см. в тексте.

ГЛАВА 6. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В ЗОНЕ ПОДТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ (ТЮМЕНСКОЕ ПОЛЕСЬЕ)

В пределах зоны подтаежных лесов (Тюменское полесье; 56°45'–57°15' с.ш. 65°25'–65°70' в.д.) исследовали водораздельные биогеоценозы: 1) осиново-березовый разнотравный лес [ОБ] с подлеском из липы (504Б1Л), в кустарниковом ярусе – косяника; 2) сосняк лишайниково-моховой [С] без подроста; а также пойменные экосистемы: 3) березняк злаковый [Б], в кустарниковом ярусе смородина; 4) низовое ивово-хвощево-тростниковое болото [НБ] с гипновыми мхами.

Обнаружено 65 видов и подвидов раковинных амёб. По видовому составу наиболее сильно отличаются сообщества из низового болота (рис. 9), где обитает 10 характерных только для этих увлажненных биотопов гидрофильных видов из родов *Arcella*, *Netzelia*, *Cyphoderia*. По структуре доминирующего комплекса видов разделяются сообщества (рис. 10) из пойменных биогеоценозов с преобладанием эврибионтных филовых корневожек *Trinema lineare*, *T. enchelys*, *Euglypha rotunda*, а также из сосновых и осиново-березовых лесов с массовым развитием как мелких филовых амёб *Euglypha laevis*, *Assulina muscorum*, так и более крупных почвообитающих лобозных ризопод *Centroxyxis sylvatica*, *C. aerophila*, *Cycloxyxis kahli*.

По набору характерных форм наиболее специфичны локальные сообщества из ксерофитных сосняков, где помимо вышеупомянутых доминантов развивается типичная почвенная группировка раковинных корненожек, включая представителей с криптостомными (*Plagiopyxis callida*, *P. penardi*, *P. declivis*) и центростомными (*Trigonopyxis minuta*) раковинками.

Численность максимальна в низовом болоте, где в отдельных пробах (хвощевые парцеллы) достигает 1 млн. экз./г за счет массового развития мелких эврибионтов *Trinema lineare* и *T. enchelys*. Минимальные обилия отмечены в сосняках (1–2 тыс. экз./г). В березовых и осиново-березовых лесах численность колеблется в пределах 10–50 тыс. экз./г. Локальное видовое богатство (в среднем на пробу) минимально в сосняках (7 видов), и не отличается достоверно в других биогеоценозах (17–19 видов). При этом за счет большей пространственной гетерогенности в низовом болоте обнаружено значительно большее видовое богатство (48 видов) по сравнению с лесами (19–36 видов).

ГЛАВА 7. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ

Всего в проведенном нами исследовании было обнаружено 158 видов и подвидов раковинных корненожек. При этом в почвах зональных биогеоценозов обитает 102 вида, а в интразональных местообитаниях – 139. Основу населения образуют широко распространенные виды крупных родов *Diffflugia*, *Euglypha*, *Centropyxis*, *Arcella*, *Nebela*. Вместе с тем найдены некоторые редкие формы, такие как *Awerintzevia cyclostoma* в сфагновом ернике в Пуровской низменности, *Cyphoderia compressa* в низовом болоте в Тазовской низменности.

Фаунистически население незаболоченных зональных биогеоценозов четко разделяется на два варианта, соответствующие северным (лесотундровым и тундровым) и южным (южнотаежным и подтаежным) местообитаниям (рис. 11). В биотопах, расположенных южнее, разнообразны представители родов *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Heleopera*, *Plagiopyxis* – характерные формы для лесных подстилок и эпигейных мхов. В северных широтах велико богатство бриофильной группировки, предпочитающей увлажненные мохово-лишайниковые местообитания – *Cryptodiffflugia* spp., *Hyalosphenia* spp., *Placocista* spp.

Структурно локальные сообщества также разделяются на два варианта (рис. 12): в тундре и лесотундре преобладает почвенно-бриофильная группа (*Nebela tinctoria*, *N. collaris*, *N. bohémica*, *Assulina seminulum*), а в таежных и подтаежных биогеоценозах – подстилочные формы *Plagiopyxis penardi*, *P. declivis*, *P. callida*, *P. labiata*, *Centropyxis sylvatica*, *C. s. minor*, *Cyclopyxis kahli*, *Heleopera sphagni*, *Tracheleuglypha dentata*, *Arcella rotundata*. Население таежных кедровых лесов представляет собой промежуточный вариант. Таким образом, различия в структуре сообществ раковинных амёб, формирующихся в зональных незаболоченных биогеоценозах Западной Сибири, отражает микробиотопическую специфику напочвенного покрова – большую распространенность эпигейных лишайников и мхов в высоких широтах и меньшую – в низких.

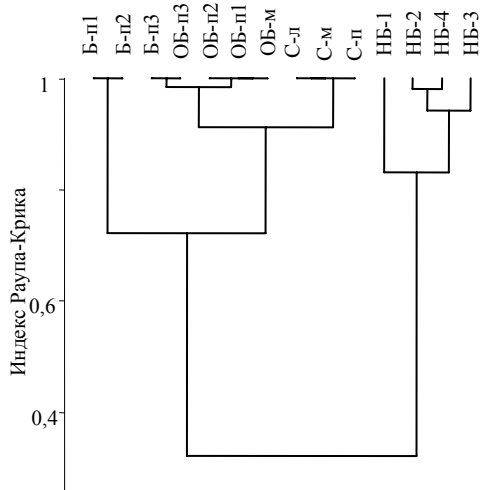


Рис. 9. Дендрограмма кластерного анализа сообществ из разнотипных биogeоценозов в зоне подтаежных лесов по видовому составу. Обозначения биотопов см. в тексте. 1–4 разные микробиотопы.

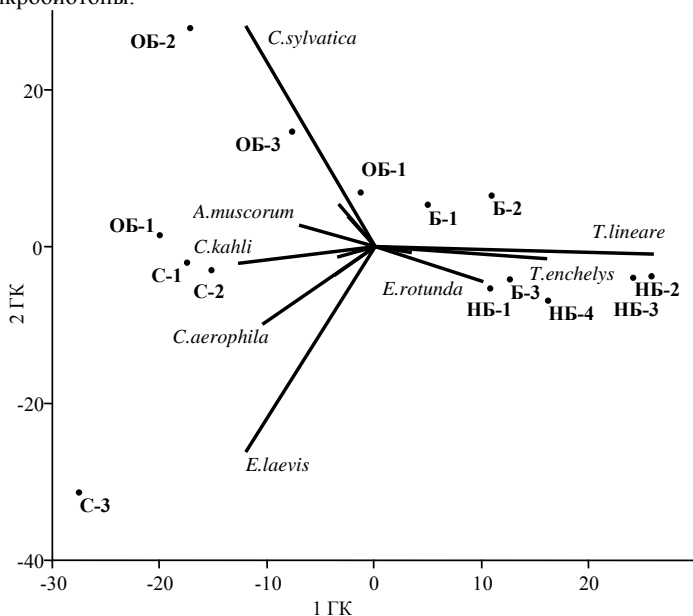


Рис. 10. Результаты ординации сообществ из разнотипных биogeоценозов в зоне подтаежных лесов (данные по относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 43.4 %, 2 ГК – 24.3 %. Обозначения биотопов см. в тексте. 1–4 разные микробиотопы.

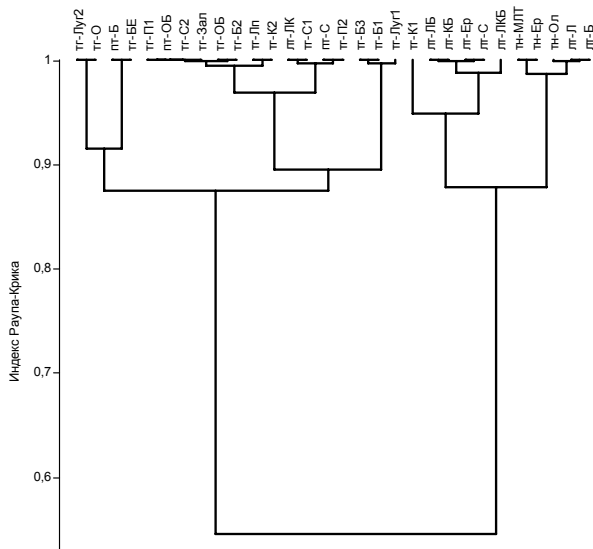


Рис. 11. Дендрограмма кластерного анализа сообществ из разнотипных незаболоченных зональных биогеоценозов Западной Сибири. Обозначения биотопов см. в тексте. тн – тундра, лт – лесотундра, тг – тайга, пт – подтаежные леса.

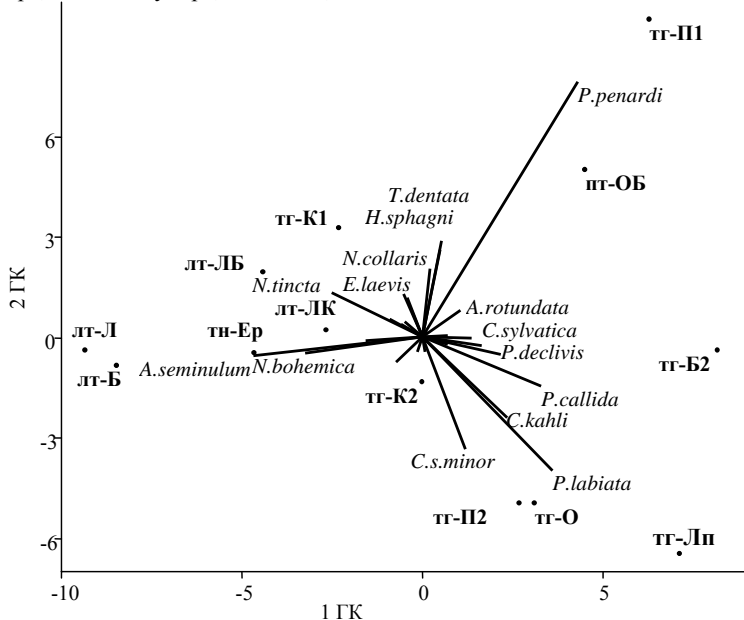


Рис. 12. Результаты ординации сообществ из незаболоченных зональных биогеоценозов Западной Сибири (данные по нормированным на среднее относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 30.9 %, 2 ГК – 17.1 %.

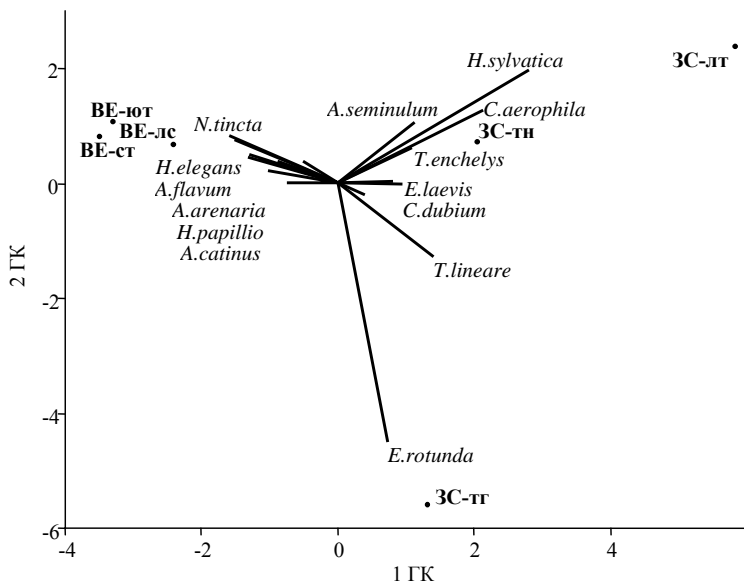


Рис. 13. Результаты ординации сообществ из заболоченных биогеоценозов Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин (данные по нормированным на среднее относительным обилиям доминантов). 1 ГК – 41.7%, 2 ГК – 24.1%. ВЕ – Восточно-Европейская равнина: ст – северная тайга, ют – южная тайга, лс – лесостепь, ЗС – Западно-Сибирская равнина: тн – южная тундра, лт – лесотундра, тг – южная тайга.

При сопоставлении сообществ раковинных корненожек из разнотипных заболоченных ландшафтов, обнаруживается специфика, не связанная с географическим положением, а определяемая спецификой конкретных экосистем (уровнем увлажненности, развитием микрорельефа, структурой растительного покрова). Так, в отдельных случаях помимо эврибионтных *Trinema lineare* и *T. enchelys*, обильно развиваются мезофильные бриобионты *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tenella*, *Heleopera sylvatica*.

Сопоставление локальных сообществ ризопод, формирующихся в сфагновых местообитаниях Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (рис. 13) позволяет заключить, что, во-первых, в отличие от Восточно-европейских болот, в Западно-сибирских значительную долю помимо бриофильного комплекса образуют виды эврибионтной и почвенной группировок. Во-вторых, в отличие от более однородных в географическом масштабе Восточно-европейских сообществ с преобладанием *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Nebela tincta*, *Archerella flavum*, *Arcella arenaria*, *A. catinus*, в Западной Сибири в тундровых и лесотундровых болотах формируется смешанный комплекс доминантов, включающий как эври-, так брио- и педобионтов (в частности, *Trinema enchelys*, *Centropyxis aerophila*, *Assulina seminulum*, *Heleopera sylvatica*, *Euglypha laevis*, *Corythion dubium*), а в южной тайге массовы преимущественно эврибионтные формы (*Euglypha rotunda*, *Trinema lineare*).

ВЫВОДЫ

1. Всего в разнотипных зональных, пойменных и заболоченных биогеоценозах Западно-Сибирской равнины обнаружено 158 видов и внутривидовых таксонов раковинных корненожек. Наиболее характерные доминанты в увлажненных местообитаниях во всех природных зонах Западной Сибири – эврибионты *Trinema enchelys*, и *T. lineare*, а в засушливых – комплекс видов-ксерофилов и эврибионтов, среди которых преобладают *Corythion dubium*, *Assulina seminulum*, *A. muscorum*, *Euglypha laevis*.
2. Для мохово-лишайниковых тундр и разреженных лесотундровых лесов характерны бриофилы – *Nebela tincta*, *N. bohemica*, *Assulina muscorum*, *Archerella flavum*, *Phryganella acropodia*, *Trigonopyxis arcula*, *Arcella catinus*, *Tracheleuglypha dentata*, для низовых осоково-гипновых болот – гигрофилы *Centropyxis aculeata*, *Arcella rotundata*, *Trinema grandis*, для средне увлажненных таежных сфагновых сосняков – мезофильные бриобионты *Hyalosphenia papilio*, *Archerella flavum* и гигрофилы *Arcella rotundata*, *Cyclopyxis arcelloides*, для большинства таежных сфагновых болот и лесов – комплекс бриофилов *Nebela tincta*, *N. militaris* и подстилочных форм *Centropyxis aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. orbicularis*, для южнотаежных и подтаежных лиственных и пихтовых лесов – исключительно почвенные виды *Plagiopyxis callida*, *P. declivis*, *P. labiata*, *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica minor*.
3. Структурно и фаунистически сообщества раковинных амёб из зональных незаболоченных биогеоценозов Западно-Сибирской равнины разделяются на два варианта: в тундре и лесотундре преобладает почвенно-бриофильная группа (*Nebela tincta*, *N. collaris*, *N. bohemica*, *Assulina seminulum*) и разнообразны представители родов *Cryptodiffugia*, *Hyalosphenia*, *Placocista*, а в таежных и подтаежных биогеоценозах доминируют подстилочные формы *Plagiopyxis penardi*, *P. declivis*, *P. callida*, *P. labiata*, *Centropyxis sylvatica*, *C. s. minor*, *Cyclopyxis kahli*, *Heleopera petricola*.
4. В отличие от более однородного сфагнобионтного населения Восточно-европейских болот с преобладанием бриофильного комплекса (*Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Nebela tincta*, *Archerella flavum*, *Arcella arenaria*, *A. catinus*), в Западно-сибирских заболоченных экосистемах значительную долю образуют виды эврибионтной и почвенной группировок. В тундровых и лесотундровых болотах Западной Сибири формируется смешанный комплекс доминантов, включающий как эври-, так брио- и педобионтов (*Trinema enchelys*, *Centropyxis aerophila*, *Assulina seminulum*, *Heleopera sylvatica*), а в южной тайге массовы преимущественно эврибионтные формы (*Euglypha rotunda*, *Trinema lineare*).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

* – публикация в печатном издании перечня ВАК РФ

1. Мазей Ю.А., Чернышов В.А. Распределение почвообитающих раковинных амёб в тундре: локальный и географический аспекты // Биogeография почв. Тез. докл. 2-й Всерос. конф., посв., 70-летию со дня рожд. Д.А. Криволицкого. М.: МГУ, 2009. С. 54.
2. Чернышов В.А., Мазей Ю.А. Фауна и структура сообщества почвообитающих раковинных амёб в биотопах южной тундры (п-ов Тазовский) // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Матер. Всерос. конф. Сыктывкар: ИБ КНЦ УрО РАН, 2009. С. 225.
3. Mazei Yu.A., Chernyshov V.A., Kireev A.V. Biodiversity of testate amoebae from Russian Arctic (Tazovsky peninsula, Matveev and Dolgii Islands) // Abstr. V Intern. Symp. on Testate Amoebae. Montbeliard, France: Univ. Franche-Compte, 2009. P. 31.
4. *Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А. Структура сообщества раковинных амёб в сфагновой славине северотаежного болота (Карелия, Россия) // Поволжский экологический журнал. 2009. №2. С. 115–124.
5. *Чернышов В.А., Мазей Ю.А. Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подтаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. Сер. Естественные науки. 2010. №17(21). С. 66–73.
6. Чернышов В.А. Сообщества раковинных амёб в почвах южной тундры (п-ов Тазовский) // Реймерсовские чтения 2010. Матер. межвуз. науч. конф. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 36–37.
7. Чернышов В.А., Мазей Ю.А. Факторы дифференциации микробных сообществ в тундровых почвах // Социально-экологические аспекты устойчивого развития человечества. Матер. I межд. науч.-практ. конф. Пенза: ПФ МНЭПУ, 2010. С. 102–105.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Юрию Александровичу Мазею за помощь на всех этапах работы, А.Ю. Ялому и М.С. Свистуну за помощь при отборе проб на территории Западной Сибири.

Подписано в печать 5.10. 2010 Формат 60x84/16.
Бумага писчая белая. Печать трафаретная. Объем 1,5 п.л.
Тираж 120 экз. Заказ № 12/10

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