

УДК 593.1(571.53/55)

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВОБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЁБ
ВДОЛЬ ГОРНОГО СКЛОНА
(ПРИБАЙКАЛЬЕ, ХРЕБЕТ ХАМАР-ДАБАН, ПИК ЧЕРСКОГО)**

Ю. А. Мазей, О. В. Марфина, В. А. Чернышов

*Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37*

E-mail: yurimazei@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.10 г.

Распределение почвообитающих раковинных амёб вдоль горного склона (Прибайкалье, хребет Хамар-Дабан, пик Черского). – Мазей Ю. А., Марфина О. В., Чернышов В. А. – Изучены видовой состав и распределение раковинных амёб, обитающих в почвенных биотопах, вдоль склона пика Черского (хребет Хамар-Дабан, Прибайкалье) в диапазоне высот 1000 – 1570 м над уровнем моря в соответствии со сменой биогеоценозов от березово-основых через кедрово-пихтовые леса к кедрово-пихтово-кустарниковой лесотундре. Обнаружено 104 вида и формы корненожек. Наиболее характерный элемент фауны – убиквитные виды с широким географическим распространением: *Trinema lineare*, *Euglypha levis*, *Euglypha rotunda*, *Trinema enchelys*, *Phryganella acropodia*, *Tracheleuglypha dentata*, *Assulina muscorum*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*. Видовое богатство колеблется в пределах 12 – 40 видов в пробе, обилие – 0.5 – 12.0 тыс. экз./г абсолютно сухого субстрата. С высотой возрастает пространственная гетерогенность видового состава и он изменяется. Обсуждается отсутствие единой тенденции в ценотических изменениях сообществ раковинных амёб вдоль высотных градиентов в Западной Европе и Прибайкалье.

Ключевые слова: раковинные амёбы, структура сообщества, почвенная биота, высотный градиент, Прибайкалье, хребет Хамар-Дабан, пик Черского.

Distribution of soil-inhabiting testate amoebae along a mountain slope (Baikal Lake region, Khamar-Daban ridge, Chersky peak). – Mazei Yu. A., Marfina O. V., and Chernyshov V. A. – The specific composition and distribution of soil-inhabiting testate amoebae along the Chersky peak slope (Khamar-Daban mountain ridge, Baikal Lake region) were studied within an altitude range from 1000 to 1570 m above sea-level in accordance with biogeocenosis changes from birch-aspen forests through cedar-fir forests to cedar-fir-bush forest-tundra. 104 taxa were identified. Most common species are ubiquits with a wide geographical distribution: *Trinema lineare*, *Euglypha levis*, *Euglypha rotunda*, *Trinema enchelys*, *Phryganella acropodia*, *Tracheleuglypha dentata*, *Assulina muscorum*, *Trinema complanatum*, and *Centropyxis aerophila*. The specific richness varies from 12 to 40 species per sample, and the abundance does from 500 to 120,000 ind. per 1 g of absolutely dry soil. The spatial heterogeneity of the specific composition grows with altitude and the community composition changes. There being no common patterns of altitudinal community changes of testate amoebae in Western Europe and Baikal Lake region is discussed.

Key words: testate amoebae, community structure, soil animals, altitudinal gradient, Baikal Lake region, Khamar-Daban mountain ridge.

ВВЕДЕНИЕ

Раковинные амёбы – широко распространенная группа организмов, заселяющих широкий диапазон биотопов – пресные воды, почвы и моховые болота (Гельцер и др., 1985; Корганова, 1997, 1999; Бобров, 1999, 2003, 2005; Мазей, Цыганов,

2006). Население почвообитающих раковинных амёб на территории Российской Федерации исследовано неравномерно. Основные работы были проведены в пределах Восточно-Европейской равнины (Корганова, 1975, 1982; Бобров, 1995, 2005; Рахлеева, 1998, 1999; Мазей, Бубнова, 2009; Мазей, Ембулаева, 2008, 2009). Значительно реже приводятся данные по Западно-Сибирской равнине (Рахлеева, 2002; Карташев, Смолина, 2008). Территория Прибайкалья исследована еще более фрагментарно. Существует только одна работа (Balík, 1992), в которой приводится список из 53 видов и описания некоторых форм раковинных корневожек из пяти точек (проб), отобранных в районе устья реки Ангары и в Байкальском заповеднике. Таким образом, актуальна любая информация о населении простейших, полученная с байкальского региона. Кроме того, в задачи настоящей работы входило выявление закономерностей распределения раковинных корневожек по направлению от подножия горы к ее вершине. Известны лишь две работы, в которых анализировался подобный вопрос. Тодоров (Todorov, 1998) установил, что видовое разнообразие почвообитающих раковинных амёб уменьшается в субальпийской зоне (2000 – 2500 м н.у.м.) по сравнению с более низкими высотами (400 – 2000 м н.у.м.) на горе Пирин в Болгарии. В другой работе (Mitchell et al., 2004) было отмечено отсутствие существенных изменений разнообразия и структуры сообщества раковинных амёб, населяющих эпигейные мхи *Hylocomium splendens*, в пределах высот 1000 – 2200 м н.у.м. в юго-восточных Альпах (Италия). В задачи настоящей работы входило выяснение того, как меняются сообщества раковинных корневожек на склоне пика Черского (хребет Хамар-Дабан) на высотах от 1000 до 1570 м н.у.м.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июле 2008 г. в разнотипных биогеоценозах, сменяющих друг друга вдоль склона пика Черского (хребет Хамар-Дабан, Прибайкалье) в диапазоне высот 1000 – 1570 м н.у.м.: 1) осинник разнотравный с примесью березы (70ЗБ) на высоте 990 м н.у.м.; 2) участок темнохвойной тайги – кедрово-пихтовый лес зеленомошник (6П4К) на высоте 1340 м н.у.м.; 3) участок разреженного лесотундрового биогеоценоза с преобладанием невысоких деревьев пихты, кедра, а также кустарников жимолости на высоте 1570 м н.у.м. В каждом биогеоценозе пробы отбирали в наиболее типичных парцеллах: в первом биотопе – в осиновой (О) и березовой (Б), во втором – кедровой (К) и пихтовой (П), в третьем – кедровой (К), пихтовой (П) и в зарослях жимолости (Ж). Для того чтобы учесть возможную внутривидовую гетерогенность (Стриганова, Рахлеева, 1999), в пределах каждой парцеллы пробы были взяты в прикомлевой (К), подкороновой (Кр) и межкороновой (О) зон. Каждый вариант проб был отобран в трехкратной повторности. Таким образом, из осинника и темнохвойной тайги было проанализировано по 18, а из лесотундры – 21 образец. Пробы отбирались и просматривались по стандартной методике (Мазей, Ембулаева, 2008). Для выявления связи между различиями локальных ценозов и видовой структурой проводили ординацию сообществ методом анализа главных компонент на основе величин относительных обилий доминирующих (более 5% от общей численности) видов. Для

классификации локальных сообществ по видовому составу осуществляли кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Раупа – Крика. Достоверность различий в величинах видового богатства и численности между биотопами оценивали при помощи критерия Манна – Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Расчеты вели при помощи пакета программ PAST 1.89.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных биотопах обнаружено 104 вида и формы раковинных амёб, из которых только 3 вида (*Trinema lineare*, *Euglypha levis*, *Euglypha rotunda*) являются структурообразующими, т.е. доминируют (относительное обилие превышает 10% от общей численности) в сообществах. При этом все субдоминирующие (относительное обилие в среднем 2 – 10%) формы являются эврибионтами, относящимися к водно-мохово-почвенной (*Trinema enchelys*, *Corythion dubium*) или мохово-почвенной (*Tracheleuglypha dentata*, *Trinema complanatum*, *Assulina muscorum*, *Centropyxis aerophila*) группе корненожек (Корганова, Рахлеева, 1997; Chardez, 1967).

Наиболее часто встречались виды *T. lineare* (обнаружен в 97% образцов), *C. aerophila* (95%), *E. levis* (95%), *E. rotunda* (95%), *T. complanatum* (89%), *A. muscorum* (86%), *Centropyxis sylvatica* (85%), *Centropyxis aerophila sphagnicola* (81%), *Phryganella hemisphaerica* (81%), *Euglypha ciliata glabra* (73%), *Phryganella acropodia* (71%), *Euglypha tuberculata* (71%), *Cyclopyxis kahli* (68%), *C. dubium* (68%), *T. enchelys* (68%), *Trinema lineare truncatum* (68%), *T. dentata* (65%), *Corythion dubium minima* (52%), *Euglypha tuberculata minor* (50%), *Nebela tinctoria* (47%), *Trinema penardi* (47%), *Euglypha ciliata* (42%), *Heleopera sylvatica* (41%).

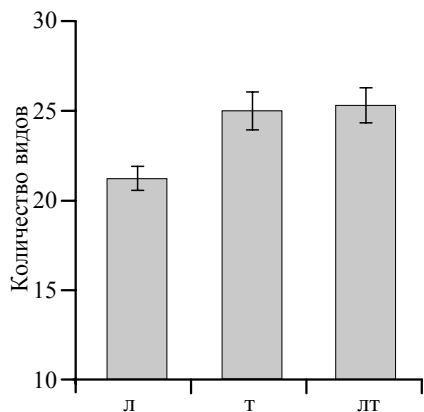


Рис. 1. Изменение видового богатства (среднее количество видов в пробе) в локальных сообществах раковинных амёб с высотой: л – березово-осиновый лес, т – темнохвойная тайга, лт – лесотундра. Планки погрешностей – ошибка средней

предыдущей работе, проведенной в Прибайкалье (Balik, 1992), 4 вида были встречены более чем в половине проанализированных проб: *T. lineare* (100%), *T. complanatum* (60%), *Ph. acropodia* (60%), *A. muscorum* (60%). Все они широко распространенные эврибионты. В эпигейных мхах в Альпах (Mitchell et al., 2004) наиболее обычными формами были *A. muscorum* (100%), *C. dubium* (100%), *E. ciliata* (100%), *Ph. acropodia* (95%), *E. levis* (95%), *C. aerophila* (86%), *N. tinctoria* (81%). Подобная же ситуация складывается и в горах Пирин в Болгарии (Todorov, 1998). Следовательно, преобладание убиквистов, вероятно, является характерной чертой горных территорий.

Видовое богатство в локальных сообществах варьирует в широком диапазоне (от 12 до 40 видов в пробе) (рис. 1). Причем в зоне тайги и лесотундры оно незначительно

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВООБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЁБ

(и недостоверно) выше по сравнению с зоной лиственного леса. Полученные данные не согласуются с ранее известной информацией. Так, в горах Пирин (Todorov, 1998) отмечена противоположная тенденция уменьшения разнообразия с высотой, а в Альпах (Mitchell et al., 2004) достоверных направленных изменений выявлено не было. Все это указывает на то, что закономерности связаны не столько с высотой над уровнем моря как таковой, сколько с конкретными биогеоценотическими факторами, определяющими специфику изменений структуры протозойных сообществ с высотой в каждом из этих вариантов.

Видовое богатство не различается достоверно в разных парцеллах исследованных биогеоценозов, а также не связано с внутрипарцеллярной гетерогенностью биотопа. Численность раковинок, напротив, определяется спецификой конкретных парцелл (рис. 2). Сам

ые низкие показатели характерны для локальных ризоподных сообществ из осиновых парцелл, максимальные – из пихтовых в лесотундре. Обилие не связано с внутрипарцеллярной гетерогенностью биогеоценозов и находится на одном уровне в прикомлевой, подкрановой и межкрановой зонах.

В целом обилие организмов в лесотундре достоверно выше

по сравнению с лиственным лесом (рис. 3), хотя здесь и отмечен минимальный показатель численности в одном из образцов (около 500 экз./г). Максимальный показатель численности раковинных амёб (120 тыс. экз./г.) был зарегистрирован в поясе темнохвойной тайги, где обилие так же, как и в лесотундре, варьирует в широких пределах – от 3 тыс. до 120 тыс. экз./г. В разнотипных почвенных и моховых биотопах Прибайкалья (Balik, 1992) численность раковинок находилась в пределах 9 – 30 тыс. экз./г и не столь сильно различалась от пробы к пробе как в нашем случае. Средние величины обилий корненожек в Альпах (Mitchell et al., 2004) варьировали еще меньше и находились в пределах 24 – 31 тыс. экз./г.

По видовому составу локальные сообщества разделяются на три варианта (рис. 4), что связано, главным образом, с высотной поясностью. Вместе с тем в отдельных случаях специфика видового состава связана как с парцеллярной, так и с внутрипарцеллярной гетерогенностью биогеоценозов. Резко отличается от всех сообщество почвообитающих раковинных амёб из пихтовой парцеллы в темнохвойной тайге с доминирующими видами *Ph. hemisphaerica* и *N. tincta* и разнооб-

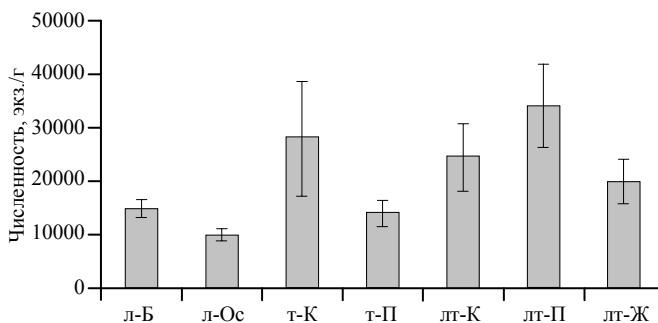


Рис. 2. Изменение обилия почвообитающих раковинных амёб с высотой: л-Б – березовая парцелла в березово-осиновом лесу, л-Ос – осиновая парцелла в березово-осиновом лесу, т-К – кедровая парцелла в темнохвойной тайге, т-П – пихтовая парцелла в темнохвойной тайге, лт-К – кедровая парцелла в лесотундре, лт-П – пихтовая парцелла в лесотундре, лт-Ж – заросли жимолости в лесотундре. Планки погрешностей – ошибка средней

разными элементами бриофильной группы *Assulina scandinavica*, *Heleopera petricola*, *Jungia* sp., *Placocista spinosa*. Второй вариант формируется в темнохвойной тайге или лесотундре (см. рис. 4). Для этих зон специфичны разнообразные пред-

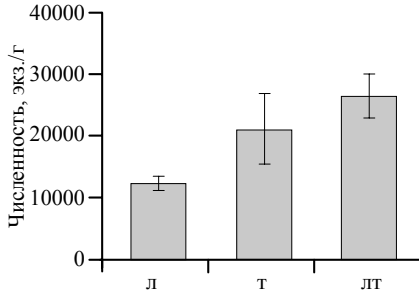


Рис. 3. Изменение обилия почвообитающих раковинных амёб с высотой (в среднем в одной пробе). Условные обозначения на рис. 1. Планки погрешностей – ошибка средней

ставители филозных корненожек из рода *Euglypha* – *E. filifera*, *E. acanthophora*, *E. cristata*, *E. hyalina*, *E. scutigera* – а также бриобионты *Heleopera rosea*, *Corythion asperulum*. Третий вариант сообществ раковинных амёб формируется в зоне лиственного леса, где практически отсутствуют бриофильные виды *Nebela militaris*, *N. tincta*, *N. parvula*, *N. walesi*, *Trigonopyxis arcula* и *T. a. major*, которые появляются только в тайге и лесотундре. Таким образом, население корненожек в лиственных лесах характеризуется преобладанием эврибионтных и педобионтных организмов. С увеличением высоты над уровнем моря возрастает гетерогенность состава локальных сообществ

раковинных амёб за счет добавления бриофильного элемента и возрастания пространственной неоднородности в распределении организмов.

Важно отметить, что во всех парцеллах преобладает мелкий эврибионтный и убиквитный вид *T. lineare*. Вместе с тем следующие за ним по обилию виды проявляют определенные закономерности

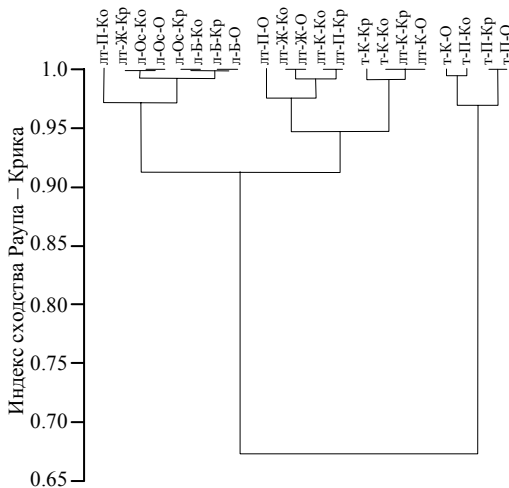


Рис. 4. Результаты классификации локальных сообществ раковинных амёб по видовому составу. Условные обозначения парцелл см. рис. 2. Ко – комель, Кр – крона, О – межкороновое пространство (окно)

в пространственном распределении вдоль склона. Так, в кедровой парцелле темнохвойной тайги вторым по численности видом является *E. rotunda*, а в кедровой парцелле лесотундры – *E. levis*. Этот факт подтверждает предположение (Корганова, 1997) о возможном сходстве экологических ниш данных видов, в связи с чем они вытесняют друг друга в сходных парцеллах на разных зонах высотной поясности. Аналогично *Centropyxis laevigata*, населяющий лиственные леса, в тайге и лесотундре вытесняется *Centropyxis platystoma*.

Полученные данные дополняют имеющуюся информацию по составу, структуре и закономерностям изменений сообществ поч-

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВООБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЁБ

венной нанофауны вдоль горного склона. Несмотря на ярко выраженную высотную поясность, выражающуюся в смене типов биогеоценозов от лиственных лесов через темнохвойную тайгу к лесотундре, изменения сообществ раковинных корненожек не столь направлены и проявляются главным образом в возрастании снизу вверх пространственной гетерогенности сообществ и усложнении видового состава за счет бриофильных групп ризопод. В целом видовой состав и структура доминирующего комплекса видов сходны с таковыми в Западной Европе (Todorov, 1998; Mitchell et al., 2004). Отсутствие единой тенденции в ценоотических изменениях вдоль высотных градиентов характерно не только для населения одноклеточных организмов, но и широко известно для артропод (Andrew et al., 2003). По всей видимости, на структуру формирующихся сообществ влияет не сам по себе фактор высоты над уровнем моря, а причины, действующие либо в меньшем (увлажненность локального биотопа, наличие пищи, хищников, особенности субстрата), либо в большем (особенности климата, исторические причины) масштабах (Fleishman et al., 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить 104 вида и формы раковинных корненожек, что существенно дополняет известные данные (Balik, 1992) о ризоподном населении Прибайкалья. Наиболее характерный элемент фауны – убиквитные виды с широким географическим распространением (*Trinema lineare*, *Euglypha levis*, *Euglypha rotunda*, *Trinema enchelys*, *Phryganella acropodia*, *Tracheleuglypha dentata*, *Assulina muscorum*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*), что соответствует известной информации о специфике почвенно-мохового населения раковинных амёб горных территорий (Balik, 1992; Todorov, 1998; Mitchell et al., 2004). Видовое богатство и численность раковинок достоверно возрастают в наиболее высоко расположенном (1570 м н.у.м.) поясе лесотундры по сравнению с лиственным лесом. Это противоречит данным о убывании (Todorov, 1998) или сохранении на одном уровне (Mitchell et al., 2004) видового разнообразия с высотой и позволяет предположить, что высота над уровнем моря как фактор непосредственно не оказывает влияния на раковинных корненожек, а действует опосредованно через изменения характеристик биогеоценозов как в локальном, так и в биогеографическом масштабах. С высотой возрастает гетерогенность пространственной структуры локальных сообществ и усложняется видовой состав.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров А. А. Видовое разнообразие раковинных амёб (Protozoa, Testacea) почв сосновых лесов // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М. : Наука, 1995. С. 134 – 136.
- Бобров А. А. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб (Protozoa: Testacea) : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 341 с.
- Бобров А. А. Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. С. 215 – 223.
- Бобров А. А. Раковинные амёбы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1130 – 1137.

Гельцер Ю. Г., Корганова Г. А., Алексеев Д. А. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения. М. : Изд-во МГУ, 1985. 79 с.

Карташев А. Г., Смолина Т. В. Влияние нефти на почвенных раковинных амёб (Arcellinida, Euglyphida) в условиях полевого эксперимента // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 9. С. 1027 – 1033.

Корганова Г. А. Раковинные амёбы (Testacida) некоторых почв Европейской части СССР // Pedobiologia. 1975. Bd. 15. S. 125 – 131.

Корганова Г. А. Раковинные амёбы (Testacida) лесных почв Московской обл. // Почвенные беспозвоночные Московской обл. М. : Наука, 1982. С. 25 – 41.

Корганова Г. А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea) : фауна, экология, принципы организации сообщества : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 326 с.

Корганова Г. А. Организация почвенных сообществ раковинных амёб // Зоол. журн. 1999. Т. 78, вып. 12. С. 1396 – 1406.

Корганова Г. А., Рахлеева А. А. Раковинные амёбы (Testacea) почв Мещерской низменности // Зоол. журн. 1997. Т. 76. С. 261 – 268.

Мазей Ю. А., Бубнова О. А. Раковинные амёбы в сфагновых биотопах заболоченных лесов // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 4. С. 387 – 397.

Мазей Ю. А., Ембулаева Е. А. Структура сообщества почвенных раковинных амёб в Островцовской лесостепи (Среднее Поволжье) : эффект лесостепного градиента // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, №5. С. 532 – 540.

Мазей Ю. А., Ембулаева Е. А. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 1(37). С. 13 – 23.

Мазей Ю. А., Цыганов А. Н. Пресноводные раковинные амёбы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 300 с.

Рахлеева А. А. Изменение структуры и разнообразия комплексов почвенных тестаций (Testacea, Protozoa) по элементам мезорельефа Южной Мещеры // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 6. С. 749 – 754.

Рахлеева А. А. Изменение комплексов тестаций (Testacea, Protozoa) в ряду пойменных почв Окского заповедника (Южная Мещера) // Изв. РАН. Сер. биол. 1999. № 4. С. 478 – 487.

Рахлеева А. А. Раковинные амёбы (Testacea, Protozoa) таежных почв Западной Сибири (Сургутское Полесье) // Изв. РАН. Сер. биол. 2002. № 6. С. 752 – 762.

Стриганова Б. Р., Рахлеева А. А. Особенности внутрипарцеллярного распределения почвенных тестаций (Protozoa, Testacea) // Изв. РАН. Сер. биол. 1999. № 6. С. 756 – 765.

Andrew N. R., Rodgeron L., Dunlop M. Variation in invertebrate-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30. P. 731 – 746.

Balik V. Testacean amoebae fauna (Protozoa, Rhizopoda, Testacea) from the Asian part of the USSR (Regions of the Baikal Lake and Khabarovsk) // Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 1992. Vol. 56. P. 93 – 107.

Chardez D. Histoire naturelle des protozoaires thécamoebiens // Natur. Belges. 1967. Vol. 48. P. 484 – 576.

Fleishman E., Fay J. P., Murphy D. D. Upsides and downsides: contrasting topographic gradients in species richness and associated scenarios for climate change // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27. P. 1209 – 1219.

Mitchell E. A. D., Bragazza L., Gerdol R. Testate amoebae (Protista) communities in *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. (Bryophyta) : relationships with altitude, and moss elemental chemistry // Protist. 2004. Vol. 155. P. 423 – 436.

Todorov M. Observation on the soil and moss testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Pirin mountain (Bulgaria) // Acta Zool. Bulg. 1998. Vol. 50. P. 19 – 29.