Федеральное бюджетное государственное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«Пензенский государственный университет»

На правах рукописи

КОМАРОВ АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПОЧВООБИТАЮЩИХ РАКОВИННЫХ АМЕБ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

03.02.08 – экология (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

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

Пенза – 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....3
Глава 1. Обзор литературы.....8
1.1. Особенности экологии и распространения раковинных амеб.....8
1.2. Региональные особенности территории и животного населения почв Урала.....24
1.3. Животное население Печоро-Илычского заповедника.....31
Глава 2. Районы, материалы и методы исследования.....35
2.1. Общая характеристика района исследования.....35
2.2. Характеристика биогеоценозов и биотопов в районе исследования.....42
2.3. Выделение и количественный учет раковинных амеб.....44
2.4. Статистический анализ.....45
Глава 3. Разнообразие и пространственная структура сообщества раковинных амеб в темнохвойной тайге Печоро-Илычского заповедника.....46
Глава 4. Сообщества раковинных амеб в темнохвойной тайге на разных стадиях восстановления после ветровала.....56
Глава 5. Распределение раковинных амеб вдоль горных склонов Северного Урала.....83
Глава 6. Раковинные амебы в пойменных биотопах.....98
Выводы.....103
Список литературы.....105

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Закономерности формирования разнообразия многих групп организмов до сих пор остаются плохо исследованными, что особенно справедливо для почвенных микроорганизмов (Decaens, 2010). Эмпирические данные, касающиеся почвенной нанофауны (по: Гиляров, 1965), включающие фактические сведения об ее разнообразии и позволяющие оценить относительную роль факторов, потенциально контролирующих формирование сообществ, остаются редкими. Все это зачастую не позволяет проверить существующие теоретические экологические теории (Azovsky, Mazei, 2013) и, соответственно, полноценно использовать микробный блок как важнейший компонент биосферы в практике природоохранной деятельности.

В качестве модельной группы для изучения пространственных закономерностей распределения микроорганизмов часто используются сообщества раковинных амеб (Finlay et al., 2001; Mazei, 2008). Это обширная группа свободноживущих амебоидных протистов, которые характеризуются наличием твердой раковинки. Они распространены по всей планете в воде, почве, на растениях. В почвах раковинные амебы формируют значительную часть биоты по биомассе и биоразнообразию (Schröter et al., 2003), также они считаются надежными индикаторами микроэкологических характеристик, таких как тип почвы, влажность, pH и т. д. (Mitchell et al., 2008; Payne, 2013). Они потребляют в пищу разнообразные организмы, включая бактерий, простейших, микроводоросли, грибы и микро-многоклеточные, а также могут использовать мертвое органическое вещество (Gilbert et al., 2003; Wilkinson, Mitchell, 2010).

Разнообразие раковинных амеб интенсивно изучалось во многих регионах, включая таежную зону (Schönborn, 1986; Бобров и др., 1994; Бобров, 1999; Schröter et al., 2003; Мазей и др., 2009). При этом, большинство исследований было проведено на территориях в той или иной степени испытывающих антропогенное воздействие. В этом случае выявляемые закономерности могли быть потенциально зависимыми от факторов, которые маскируют естественные картины разнообразия, среди которых возможное снижения разнообразия

биотопов, наличие занесенных видов и т.д. В связи с этим мы решили сфокусироваться на территориях, испытывающих минимальное антропогенное влияние, в темнохвойных таежных лесах (Северный Урал).

В настоящей работе в качестве теоретической основы для понимания пространственных структур была использована концепция метасообществ (Leibold et al., 2004), в рамках которой предполагается, что локальные сообщества связаны друг с другом рассеиванием (dispersal) множества взаимодействующих видов и что пространственная неоднородность видового разнообразия сообществ регулируется миграциями видов в условиях влияния конкретного набора факторов окружающей среды. Определение относительного вклада рассеивания видов и влияния факторов окружающей среды при формировании видового разнообразия в конкретной географической области или среде обитания является ключевой задачей, что в конечном итоге имеет практическое значение для разработки стратегии управления биоразнообразием.

Одним из способов количественного оценивания вклада рассеивания и факторов окружающей среды в формирование *общего видового разнообразия* (γ) на какой-либо территории является сравнение относительной роли компонентов разнообразия, а именно *инвентаризационного, т.е. внутри сообщества или местообитания* (α) и *дифференцирующего, т.е. между местообитаниями* (β) в иерархической системе отбора проб, соответствующих иерархии местообитаний (Whittaker, 1960, 1977; Wagner et al., 2000; Crist et al., 2003). Если α-компонента вносит наибольший вклад в формирование общего видового разнообразия, то предполагается, что это свидетельствует о большей роли крупномасштабных процессов по сравнению с локальными факторами и что количество видов в отдельном локусе пространства является предсказуемой частью общего разнообразия. Напротив, в тех случаях, когда β-компонента вносит больший вклад в формирование общего разнообразия, то это свидетельствует (в рамках модели) о том, что локальные факторы вносят определяющий вклад в формирование разнообразия на низших уровнях иерархии масштабов и что набор

этих факторов существенно варьирует при переходе от одного локуса пространства к другому.

Цель работы: охарактеризовать разнообразие раковинных амеб в модельных ненарушенных экосистемах темнохвойной тайги Печеро-Илычского биосферного заповедника в соответствии с их разномасштабной гетерогенностью и определить относительную роль факторов среды, действующих в разных пространственных масштабах.

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

1. Выявить видовой состав и закономерности изменения структуры сообществ и видового разнообразия раковинных амеб в темнохвойной тайге на разных пространственных уровнях: в микро-, мезо- и макромасштабе.

2. Определить влияние гетерогенности таежных экосистем, связанной с ветровалом, на структурные параметры сообществ раковинных амеб в разных типах темнохвойной тайги.

3. Охарактеризовать закономерности изменения структуры сообществ раковинных амеб на разной высоте над уровнем моря вдоль западных склонов Уральского хребта.

4. Проанализировать структуру сообществ и разнообразие раковинных амеб вдоль топоэкологического профиля в пойме р. Печора.

Научная новизна. Впервые выявлен видовой состав и проанализированы закономерности распределения раковинных амеб в темнохвойной тайге правобережья верхнего течения р. Печора. Показано, что закономерности распределения почвенных раковинных амеб, как и макроорганизмов, связаны, главным образом, с факторами, определяющими формирование типов растительности, и в меньшей степени, типов биотопов, а также внутрибиотопической неоднородности. Отмечено, что в темнохвойной тайге формируются три структурных варианта сообществ раковинных амеб: в сфагновых типах тайги, высокотравной и разных типах зеленомошной и папоротниковой тайги. Выявлено, что вдоль топоэкографического градиента в пойме р. Печора сообщества корненожек отражают изменения влажности

биотопов, а в подкроновых участках ели вдоль западных склонов Уральского хребта закономерное изменение числа видов раковинных амеб с высотой отсутствует, а численность организмов снижается к подножию склона.

Научно-практическая значимость. Материалы диссертации могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего экологического мониторинга, составлении 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: IV международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011); VI Международном симпозиуме по раковинным амебам (Сямынь, Китай, 2012); XXIX Национальном конгрессе итальянского общества протистологов (Рим, Италия, 2012); 32-м совещании немецкого протозоологического общества (Цюрих, Швейцария, 2013); XIV Международном протистологическом конгрессе (Ванкувер, Канада, 2013), Всероссийской конференции «Проблемы изучения и охраны животного мира на севере» (Сыктывкар, 2013); VII Международном симпозиуме по раковинным амебам (Познань, Польша, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, 3 из которых в изданиях Перечня ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автор лично участвовал в сборе, обработке и анализе материала. В совместных публикациях вклад автора составил 50–70%.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Уровень пространственной гетерогенности сообществ раковинных амеб, и, соответственно, сила действия факторов формирования видового разнообразия,

возрастает от микромасштаба (внутрибиотопическая неоднородность) через мезомасштаб (типы биотопов) к макромасштабу (типы экосистем).

2. Во всех типах экосистем и типах биотопов доля α-компоненты в структуре видового разнообразия ниже, а β-компоненты выше, чем это было бы при случайном распределении видов, что свидетельствует о том, что внешние по отношению к сообществам факторы (условия среды) превалируют над внутренними (способность к расселению, межвидовые взаимоотношения, приводящие к разделению нишевого пространства) при формировании сообществ раковинных амеб.

3. Для полного описания видового разнообразия раковинных амеб на какой-либо территории необходимо учитывать иерархическую организацию экосистем, что позволит выявить максимально возможное количество видов с учетом гетерогенности в разных пространственных масштабах.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Особенности экологии и распространения раковинных амеб

Среди простейших раковинные амёбы легко отзываются на условия почвы и могут быть задействованы в почвенно-зоологических исследованиях (Гиляров, 1955, 1965; Гельцер, 1972; Корганова, 1979). Согласно списку Шарде из 1600 видов и внутривидовых таксонов (Chardez, 1965) в пресных водах живёт 65.9% (из них 48.5% – облигатные гидробионты); 22.1% – в сфагнумах (из них облигатные сфагнофилы – 9.8%); 10.7% – в почвах (7% – облигатные геобионты); 1.4% – населяют соленоводные водоемы и моря.

Во влажной почве простейшие питаются, перемещаются, размножаются, выделяют в окружающую среду продукты жизнедеятельности, что было зафиксировано экспериментальными исследованиями Лозина-Лозинского, Мартынова (1930), Николюка (1956), Гельцера (1960). Тем не менее, все условия жизни Protozoa в почве, как биокосной системе, не выяснены в полном объёме.

В течение второй половины XX столетия почвообитающие простейшие стали объектом внимания многих ученых из разных стран мира. Первые исследователи пришли к выводу, что почва – есть естественное местообитание этих, физиологически водных организмов (Bonnet, 1953; Tomas, 1954; Bonnet, Tomas, 1955, 1960). С этого времени накапливается информация по фауне, экологии, значении раковинных амеб в почвенной эволюции и их индикаторной роли (Coûteaux, 1975; Decloitre, 1964; Schönborn, 1973). По материалам Деклуатра (Decloitre, 1986) на планете (включая и водные местообитания) насчитывается порядка 2000 видов и подвидов. На 1995 г. в почвах России и стран ближнего зарубежья насчитывают около 220 видов и вариететов почвообитающих амёб включающих 16 семейств и 39 родов, относящихся к различным экологическим группам: гидробионтам, бриобионтам, геобионтам и эврибионтам (Гельцер и др., 1995).

В целях изучения изменчивости почвенных процессов, тестацеи являются наиболее подходящим объектом. Твердая раковинка, формируемая организмом в защитных целях, в процессе эволюции фиксирует воздействия среды, являясь

своего рода «органом-регистратором» их изменений (Schönborn, 1966). Реакция группировок на варьирование экологических факторов, четкие морфо-экологические характеристики видов, позволяют исследовать как фаунистический, так и синэкологический аспекты их распространения. Помимо всего, раковинка тестацей может долго сохраняться в почве и после гибели организма (в развитых почвах до года (Meisterfeld, Heisterbaum, 1983), а в торфяных толщах олиготрофных болот сотни и тысячи лет), что даёт большие преимущества при отборе материала.

Вопросам изучения морфологии, систематики, биологии, экологии тестацей посвящен целый ряд исследований как отечественных, так и зарубежных авторов (Аверинцев, 1906; Курова, 1925; Chardez, 1960; Кордэ, Чибисова, 1973; Корганова, 1979, 1997; Ogden, Fairman 1979; Гельцер и др., 1980; Laminger, 1980; Алексеев, 1984; Суханова, Иудина, 1990; Wanner, 1990; Бобров и др., 1994; Иудина, 1996; Бобров, 1999; Мазей, Цыганов, 2006; Мазей и др., 2007, 2009; Мазей, Бубнова, 2008).

В первую очередь тестацеи физиологически водные организмы, приспособившиеся к проживанию в почве, но их главные местообитания связаны с водными средами. Это литораль и профундаль озер и рек (Догель, 1951; Schönborn, 1968; Шонборн, 1971). В ходе эволюционного развития тестацеи заселили моховые болотные, мохово-подстилочные лесные, а затем и почвенные местообитания. По своим размерам (около 50–80 мкм с учетом уменьшения размера в почвенной среде) тестацеи самые мелкие почвенные животные – представители нанофауны (Гиляров, 1965).

В связи с тем, что количество влаги в почве является основным лимитирующим фактором, почвы характеризуются качественно иным набором морфо-типов в сравнении с водными, донными и моховыми местообитаниями. Криптостомия – наиболее эффективное приспособление раковинных амеб к недостатку влаги и наиболее выражено в гумусовом горизонте (Bonnet, 1964). Другими словами состав морфологических типов зависим от особенностей среды и неповторим для определенных местообитаний. Обзор адаптивных особенностей

почвенных видов на основе анализа литературных данных приведен Корганової (Корганова, 1977). Среди приспособлений были выделены следующие: форма, размер раковинок, расположение, строение и размер псевдостома, внешние выступы (иглы, шипы), наличие плоской вентральной подошвы, образование временной оболочки (предцисты).

Тестацеи могут достигать значительной численности и биомассы. К примеру, в некоторых почвах регионов тайги численность составляет более 130 тыс. экз./г., а единовременно учтенная биомасса тестацей в лесных почвах может быть около 10 кг/га (Корганова, 1979).

Согласно некоторым данным (Корганова, 1979) число видов в почвах изменяется от 24 в дерново-подзолистой почве березняка, до 53 в подзолистом ельнике и 68 в дерново-глеевом мезотрофном болоте. В не дифференцированных подстилках обнаружено 34 вида, дерновом горизонте 35 видов, в листовом слое подстилки может достигать 27 видов и в гумусовом слое 34 вида (Корганова, Рахлеева, 1997). В почвах гор Закатальского заповедника и в буферной зоне отмечено 49 видов в бурых лесных и 33 вида в горнолесных коричневых почвах (Захидов, 1995). В болотах видовой состав зависит от субстрата, на котором обитают раковинные амебы. В сосняке кассандрово-сфагновом обнаружено 16 видов, а в ельнике эленомошно-осоково-сфагновом 71 вид (Алексеев, 1984).

Протозоологи западной Европы (Bonnet, 1964; Heal, 1964; Schönborn, 1973) выяснили, что для грубого гумуса хвойных лесов характерны виды таких родов, как *Assulina*, *Corythion*, *Nebela* и некоторые *Plagiopyxis*. Мягкий муллевый гумус лиственных лесов является средой обитания *Centropyxis elongata* и *C. platystoma* (Schönborn, 1973; Корганова, 1979). Данные закономерности способствовали выделению так называемых эдафических комплексов тестацей, состоящих из шести массовых родов – *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Plagiopyxis*, *Euglypha*, *Trinema*, *Corythion* (Корганова, 1979). Интересный факт, что в нём не оказалось такого широко распространенного в почвах Западной Европы (Bonnet, 1961) вида, как *Phryganella acropodia*. Возможно это следствие региональных особенностей формирования фауны тестацей в разных частях Голарктики. Род (*Phryganella*) не

упоминается также и Яковлевым (Яковлев, 1981), который приводит убывающий по обилию в сообществах лесных заболоченных почв ряд – *Trinema*, *Centropyxis*, *Euglypha*, *Plagiopyxis*, *Cyclopyxis*, *Tracheleuglypha*, *Corythion*.

Морфология раковинки дает основную информацию о видовой принадлежности раковинных амёб (Bonnet, 1975). Система морфологических типов даёт основные направления освоения раковинными амебами экологических ниш, в процессе перехода от жизни в воде к обитанию в почве (Schönborn, 1962, 1966; Chardez, Leclerg, 1963).

Раковинка – образование двойственной природы, с одной стороны является производным организма, с другой продуктом неорганического окружения. В составе раковинок *Centropyxis, Cyclopyxis, Trigonopyxsis, Euglypha* преобладают такие элементы, как Al и Si, обширно распространенные в почвах различных типов в виде силикоаллюминатов, в меньших количествах присутствуют Fe, Ca, Ti, S, Ni, Pb, Cu (Stout, Walker, 1976; Алексеев, 1984).

В зависимости от строительного материала различают четыре типа раковинок: протеиновые, агглютинированные, кремниевые и кальциевые описаны только у двух типов раковинных амеб – *Paraquadrula irregularis*, *Cryptodifflugia oviformis* (Hedley et al., 1977). Несмотря на всё многообразие форм раковинок, она имеет несколько основных вариантов: дисковидную (*Arcella*); овальную, часто латерально сжатую (*Euglypha*, *Corythion*); почти сферическую (*Geopyxella*, *Bullinularia*); полусферическую (*Centropyxis*, *Plagiopyxis*), вытянутую по продольной оси (*Difflugia*). В почвах редко встречается более сложная форма. Связь тестацеа с окружающим миром обеспечивает (псевдостом) – отверстие для выхода псевдоподий.

Форма раковинки и местоположения устья образуют два варианта симметрии – монаксонно-гетерополярную (аксиальную) и билатеральную. При монаксонно-гетерополярной симметрии выделяются формы с уплощенной вентральной поверхностью, вытянутые и дисковидные. Во втором случае устье располагается эксцентрично на брюшной стороне (*Centropyxis, Plagiopyxis, Trinema*), а сама раковинка чаще полусферическая (Корганова, 1997).

Планы строения дают основания выделять ряд морфологических типов раковинок, многие из которых обнаруживают привязанность к той или иной среде, в других условиях являются редкими и нехарактерными. В почвах гидроморфных позиций обитают водные представители тестацей, относящиеся к двум группам морфологических типов:

1. Обитатели водных и прибрежных зарослей растительности.

а) уплощенно-дисковидный морфотип. Типичная водная форма тестацей. Раковинка однослойная и состоит из вещества белковой природы (представители рода *Arcella*);

б) плагиостомный простой морфотип. Однослойные раковинки с покрытием из органического цементирующего вещества (*Centropyxis aculeata, C. ecornis*);

в) акростомный простой и акростомный сжатый морфотипы. В водной среде представлены формами, имеющими внешние выступы (шипы и иглы), способствующими парению в воде или фиксации на растительности (*Euglypha acantophora, E. cristata, E. filifera*).

2. Обитатели донных отложений. Кроющие частицы раковинки плотно сцементированы, имеют большую толщину, раковинки массивные, для того чтобы противостоять донным течениям. Выделяются следующие морфотипы:

а) трахелостомный с искривлением и образованием внутренней камеры (*Pontigulasia bigibossa*, *Lesquereusia epistomium*);

б) с наличием массивной раковинки (покрытие раковинки из ксеносом – частиц экзогенного происхождения) с шипами и выступами (*Difflugia lucida*, *D. oblonga*).

в) плагиостомный с козырьком – в довольно контрастных условиях влажности, возникающих в моховых субстратах в разные периоды вегетации (например, во время летнего иссушения). Устье раковинки скрывается под так называемым «козырьком», способствуя организму наименьшей потере влаги (*Centropyxis sylvatica, C. aerophila*).

Под воздействием среды в почвенных горизонтах образуется своя группа морфотипов. Приобретение округлой формы и уплощенной вентральной

поверхности сыграло наибольшую роль в заселении раковинными амебами минеральных слоев почвы. Наиболее это выражено у видов с размерами раковинки 45 и более микрометров. Корненожки с плоской подошвой (*Plagiopyxis declivis*) «обтекают» субстрат подобно моллюску. Скользящее движение обеспечивает эктоплазматическая пластина (вентральный валик), выделяемая между частицей почвы и подошвой. Если амеба находится в состоянии покоя, выделяемая слизь плотно удерживает ее на частице, что исключает обезвоживание даже при недостатке влажности среды. Растворенные или взмученные в воде вещества также способствуют фиксации раковинки. Характерными для почв являются следующие морфотипы: центростомный (*Cyclopyxis kahli*), центростомный с углублением – псевдостом находится на конце значительного углубления (*Cyclopyxis puteus*), что приводит к наименьшей потере влаги, криптостомный с козырьком – благодаря которому достигается наибольшая изоляция ротового отверстия. Расположенное на углубленной брюшной поверхности щелевидное ротовое отверстие, перекрывается нависающим козырьком. В минеральных почвенных горизонтах могут находиться также различные плагиостомные формы, мелкие акростомные, чьи размеры не нуждаются в специальных адаптациях к условиям среды.

В различных моховых субстратах, с промежуточными по влажности условиями, и относящихся как к автоморфным, так и к гидроморфным биотопам, очень часто попадаются раковинки уплощенной формы с более легким, в сравнении с представителями семейства Difflugiidae покрытием (раковинка покрыта идиосомами – пластинками эндогенного происхождения), а также разнообразные плагиостомные формы. Это позволяет им обитать между пластинками моховых подушек (*Nebela, Heleopera, Euglypha*). При заселении листостебельных мхов лимитирующей для жизнедеятельности тестацей становится пространственная организация среды (водная пленка на плоскости мелких листьев). Возможности заселения и спектр форм сужаются, ее обитатели – уплощенные, клиновидные или очень мелкие формы. В сфагновых мхах формируются более благоприятные условия для существования тестацей. В

пазухах их листьев скапливается большой объем воды, здесь возможно обитание форм с высокими сферическими раковинками.

Как правило, тестацеи – простейшие с широкой нормой реакции. Среди абиотических факторов, влияющих на распределение тестацей, в качестве главного выделяют влажность (Lousier, 1975; Coûteaux, 1976), отмечая, что активность простейших, разнообразие и обилие группировок выше в местах с высоким и стабильным ее содержанием. Уровень увлажнения стимулирует процессы эксцистирования, регулируя, таким образом, изменение численности трофически активных и покоящихся клеток и степень влияния популяций тестацей на почвенную биодинамику. Степень влажности определяет не только видовой состав, но и соотношении численности видов и характер доминирования (Bamphort, 1971). Для подобных организмов обитание в почве подобно существованию в микроводоёмах вокруг минеральных и органических коллоидов, и всецело определяется их свойствами: осмотическим давлением, pH, химическим и газовым составом (Kubiena, 1938). От формы существования влаги, как среды обитания раковинных амеб, зависит структура и размер жизненного пространства (Schönborn, 1964, 1967).

Изменения параметров водного режима ведёт к перестройке в структуре населения раковинных амеб: меняется видовой состав, численность, биомасса, доминирующий комплекс (Bonnet, 1964; Bamforth, 1971).

По мнению де Граафа (Graaf de, 1956), едва ли вообще существуют истинно эвритопные в отношении степени обводненности субстрата виды. В интервалах каждой из групп гидро-, гигро- и ксерофилов имеются различимые зоны оптимумов. Так оптимум гигрофильного вида *Hyalosphenia elegans* лежит ближе к границе с гидрофилами, а у *Nebela collaris* и *N. militaris*, напротив, ближе к ксерофилам (Graaf de, 1956). Соотношение различных экологических групп зависит от продолжительности периодов уменьшения и увеличения степени обводненности биотопов (Graaf de, 1957). Прямые экспериментальные данные о влиянии влажности на тестацей впервые получены в опытах Лузье (Lousier, 1974, 1974a). При искусственном поливе лесных участков он выявил высокую

положительную корреляцию степени увлажнения с численностью и темпом размножения корненожек. Повышение степени влажности почв ведёт к увеличению активных форм тетацей и уменьшению количества цист.

Виды с мелкими (< 60 мкм) раковинками и относительно быстрыми темпами размножения (*Trinema lineare, Euglypha rotunda*), более отчётливо реагируют на кратковременное обводнение, чем крупные (> 60 мкм), так как последние имеют более длительный период развития. Поэтому, тенденция к увеличению численности с ростом влажности почвы более характерна для мелких видов, а не для всего населения (Lousier, 1974a). Модельные опыты по изменению степени увлажнения от воздушно-сухого до полного обводнения почвы также показывают зависимость доли живых организмов от роста гидроморфности субстрата (Яковлев, 1981).

Эксцистирование раковинных амёб и переход в трофическое состояние происходит при более высокой (около 75%) степени влажности, чем у мелких представителей животного населения почв, таких, как нематоды и коловратки. Притом время пробуждения зависит от продолжительности предшествовавшего периода сухости. Для бриофильных видов раковинных амеб наиболее оптимальными для физиологической активности являются условия капиллярного увлажнения (Volz, 1971). Согласно некоторым исследования (Fantham, Porter, 1945) раковинные амебы способны переносить чрезвычайно длительные (в течение 6 лет) периоды засухи в состоянии цисты. Влияние влажности проявляется не только на популяционно-видовом, но и на клеточном уровне. Изучение видового комплекса *Nebela tincta-collaris-bohemica* в лесоболотных биотопах по берегам водоема показало, что линейный размер раковинки и диаметр устьевого отверстия увеличивается с повышением уровня почвенно-грунтовых вод. Опыты по содержанию бриофильных видов в водной среде выявили достоверное ($P = 0.001$) увеличение размеров раковинки и диаметра устья независимо от вида сфагнового мха (Heal, 1963).

Другим важным фактором состава группировок является pH среды. Влияние pH среды на состав и структуру болотного населения раковинных амеб

изучали многие авторы. Ван Ойе (Van Oye, 1933, 1949, 1951) и Гарниш (Harnisch, 1929, 1937, 1938) впервые приводят распределение тестацей в соответствии с градиентом кислотности.

Выделяются ацидофильные виды (*Corythion*), базофильные (*Gopsyxella*) и эвриионные (*Plagiopyxis declivis*), однако большинство видов определяется как безразличные к реакции среды, либо предпочитающие ее нейтральные значения (Bonnet, 1961, 1973). Кислые формы гумуса, тем не менее, заселены более плотно (по разным данным в 2–20 раз), чем нейтральные муллевые (Volz, 1951; Schönborn, 1973).

Имеются сведения, что критическая точка кислотности среды, разделяющая сообщества раковинных амеб верховых и низинных болот соответствует pH около 5.5 (Graaf de, 1956). По другим данным, ее величина составляет 4.5–5.0 (Heal, 1961), то есть показатели сходные.

Единственной попыткой экспериментально оценить роль pH среды для развития раковинных амеб являются лабораторные опыты с видом *Netzelia tuberculata*, типичным обитателем низинных болот (Heal, 1964). В условиях культуры этот вид размножается в диапазоне pH 4.5–7.3, однако при pH < 4.5 деление прекращается. Таким образом, лабораторные опыты подтверждают полевые наблюдения о строгой приуроченности *N. tuberculata* к местообитаниям с pH > 4.5.

Мелкие размеры раковинных амеб способствуют приспособлению их в средах с низким содержанием кислорода (Stout, Heal, 1967). Во-первых, они способны поселяться в локальных микроскопических зонах с лучшей аэрацией, а во-вторых, малые размеры клеток способствуют быстрой диффузии O_2 от периферии к центру, даже при условии низкого содержания кислорода. В литературе отсутствуют сведения о влиянии кислородного режима на раковинных амеб, основанные на непосредственных наблюдениях, за исключением указания Боннэ на высокую устойчивость тестацей к низкому парциальному давлению O_2 у представителей Plagiopyxidae (Bonnet, 1964). Экспериментально показано, что у

Hyalosphenia papilio при длительном кислородном голодании происходит инцистирование (Charret, 1964).

Многие виды раковинных амеб, вероятно, толерантны к температурному фактору. В литературе имеются лишь отдельные факты, свидетельствующие о связи динамики *Nebela tincta* с температурной кривой. Этот вид достигает максимального развития в период с июня по сентябрь. Но понижение температуры поверхности почвы ниже 0°C вызывает массовую гибель раковинных амеб, в том числе цист (Heal, 1964). При относительно низких температурах в большом количестве встречается *Nebela dentistoma*, обнаруженная зимой, ранней весной и осенью в интервале температуры от 1.1 до 21°C (максимум численности при 10 и 18°C). *Difflugia lobostoma*, напротив, является типичной летней формой, численность которой увеличивается с повышением температуры (Wang, 1928).

Согласно данным Хила (Heal, 1964) температура почвы ниже 0ºC ведёт к массовой гибели раковинных амеб и их цист. Однако раковинные амебы имеют широкое распространение в почвах лесотаежных экосистем и тундр, где глубина промерзания превышает 1м, а зимние температуры опускаются ниже –20°C. В большинстве случаев температура влияет опосредовано, через весь комплекс биоклиматических факторов. В её власти запускать процессы эксцистирования и определять размеры раковинок. Смит (Smith, 1988) показал, что в природной популяции *Corythion dubium* при температурах 0–6ºC размеры раковинок были меньше примерно на 14% по сравнению с лабораторной культурой при 20°C. Викол (Викол, 1992) выделяет эвритермные и стенотермные виды водных тестацей. К стенотермным видам он относит виды *Arcella megastoma*, *Centropyxis gibba*, *Difflugia glans*, *D. oblonga*, с температурными границами встречаемости 17.6–28.7ºC.

Освещенность является важным фактором распределения видов тестацей, содержащих симбиотические зеленые водоросли (Bonnet, 1958). Специфичной адаптацией раковинных амеб к обитанию в бедной питательными веществами и микрофлорой дернине сфагновых мхов на верховых болотах является

эндосимбиоз (Schönborn, 1964, 1966). Динамика эндосимбиотических видов тесно связана с освещенностью, в частности с продолжительностью светового дня (Heal, 1964). Виды, имеющие внутриклеточных симбионтов (*Archerella flavum, Hyalosphenia papilio*) попадаются только в верхнем светопроницаемом слое сфагновой дернины, а глубина их проникновения зависит от степени сомкнутости растений (Meisterfeld, 1979). Данный факт можно использовать как признак сомкнутости сфагнового покрова при палеоэкологических реконструкциях. Однако распределение некоторых эндосимбиотических видов определяется балансом действующих факторов – освещенности и наличия материала для построения раковинок (Heal, 1962).

Одним из ограничивающих факторов, определяющих распространение раковинных амеб, является наличие строительного материала для раковинок с экзогенным покрытием. Виды *Pontigulasia* не способны к размножению в отсутствии минеральных частиц (Stump, 1936). С увеличением глубины обитания количество минеральных и торфяных частиц в составе раковинок значительно возрастает. Однако, тип используемых частиц, по-видимому, имеет подчиненное значение (Heal, 1964). Многие виды неразборчивы в использовании строительного материала и в зависимости от наличия того или иного субстрата могут использовать: детрит, минеральные обломки, пустые раковинки диатомовых и десмидиевых водорослей, что вызывает затруднение в видовой идентификации (Štěpánek, 1952; Chardez, 1961; Heal, 1963). В исследовании Куликовской (Куликовская, 1983) показана зависимость распределения раковинок с агглютинированными частицами разного размера от характера донных отложений.

Соотношение углерода и азота в почве имеет значение как наиболее показательного индекса для распределения тестацей, характеризующего темп разложения растительного опада (Coûteaux, 1975, 1976). Органический материал с низким соотношением C/N имеет большее количество доступного азота и будет быстрее разрушаться крупными сапрофагами, высокое соотношение делает его более доступным для тестацей.

На сообщество тестацей, через наличие кремниевой кислоты, также влияет химический состав почвенного раствора, для группы тестаций с раковинками из силиката кальция, для раковинок из фосфата кальция. Кроме того, содержание минеральных веществ определяет состав биоценоза, а, следовательно, и пищевую базу простейших.

Большинство видов раковинных амеб являются бактерио- (*Euglypha, Trinema, Corythion*) и альгофагами (*Hyalosphenia, Difflugia, Pontigulasia,* Lesquereusia). Однако существенные различия между альгофлорой верховых и низинных болот не являются достаточно важным фактором, влияющим на распределение раковинных амеб (Graaf de, 1957). По данным Хила (Heal, 1964), размножение *Netzelia tuberculata* не происходило в культурах нитчатых (*Spirogira* sp.) и поддерживалось в культурах других 15 видов зеленых и диатомовых водорослей. Эти данные противоречат результатам исследований других авторов, которые наблюдали питание многих видов *Difflugia* нитчатыми водорослями (Stump, 1935, Hoogenraad, Groot de, 1941). Вместе с тем, микро- и альгофлора наряду с абиотическими факторами определяет расселение тестацей в пределах болотного микроландшафта. На мочажинных участках болот, где более разнообразная альгофлора, поселяются альгофаги, а на микроповышениях, где основной объект питания раковинных амеб составляют бактерии, поселяются бактериофаги (Heal, 1964).

Среди иных условий, определяющих видовой состав тестацей-гидробионтов называют: скорость течения воды, субстрат обитания, глубина водоемов, степень органического загрязнения водоемов (Викол, 1992).

В оценке плотности тестацей (численности в расчете на определенную площадь) имеются значительные расхождения: если Шенборн (Schönborn, 1973) насчитывает около 10 млн. раковинок в 1м^2 мягкого гумуса и около 45 млн. – сырого, то Фольц (Volz, 1967) и Хил (Heal, 1970) приводят данные, в несколько раз превышающие эти значения. Самому низкому показателю плотности в 5 млн./1 м^2 можно противопоставить максимальный в 10000 млн./1 м^2; в большей части публикаций плотность не превышает 1000 млн./1 м^2. Такие различия можно

объяснить сроками взятия проб: плотность может различаться по сезонам в разных растительных формациях в 4–10 раз (Coûteaux, 1969; Laminger, 1980). Максимальная численность в условиях субальпийских лугов Австрийских Альп приходилась на январь, минимальная – на июль-август (Laminger et al., 1981). Изучая популяционную динамику в осиновом лесу (Канада) Лоузье (Lousier, 1976, 1984, 1984a, 1985) показал, что среднегодовая биомасса и общая годовая продукция для Nebelidae равны 0.03 и 6.4 г/м^2 соответственно. Эуглифиды были функционально доминирующей группой по продуктивности, числу генераций и их продолжительности, интенсивности дыхания, составляя около половины среднегодовой биомассы в этом местообитании. Верх численности этих простейших приходился на осень, а зимой поддерживалась способность к размножению. В то же время Centropyxidae составляли приблизительно 20% общей продукции. Биомасса раковинных амеб в ельнике равнялась 5 г/м^2 (Wanner, 1991a).

Приведенные значения плотности относились как к пустым, так и живым, трофически-активным клеткам. Плотность последних составляла от 5 до 25 млн. особей. Соотношение численности живых и мёртвых организмов определяется типом субстрата, влияющего на скорость разложения и природой самой раковинки. От мягкого к сырому гумусу количество пустых раковинок резко возрастает, происходит это за счет высокой консервирующей способности кислой среды (Volz, 1951; Schönborn, 1962, 1973; Lousier, Parkinson, 1981). Длительность сохранности зависит от вида – дольше всего не разрушаются хиалосфении, быстрее диффлюгииды (Schönborn, 1975). В почвах хвойных лесов раковинки разрушаются в течение года; в экспериментах распад неповрежденных пустых раковинок эуглифид длился три месяца (Schönborn, 1975). Первые 10 дней деструкция идет наиболее быстрыми темпами, затем скорость сокращается, при повышении температуры она возрастает (Meisterfeld, 1981; Meisterfeld, Heisterbaum, 1983).

Биомасса раковинных амеб по литературным данным колеблется от 1 до 40 г/м^2, годовая продукция в среднем составляет около 13 кг/га. Максимальные

значения продукции указываются для известковой почвы букового леса, в котором соотношение между годовой продуктивностью и биомассой равнялась 110 при числе поколений в год равном 43 (Schönborn, 1975, 1986; Coûteaux, 1976).

Содержание гумуса, развитость аккумулятивных горизонтов, качество и количество органического вещества, поступающего в почву с растительным опадом, пористость почв, гидрологический режим обусловливают вертикальное распределение раковинных амеб (Гельцер и др., 1985). Горизонты А0, А1 имеют максимальное видовое богатство ризопод. В интервалах горизонтов А1 и А2 разнообразие и количество раковинных амёб обедняется. Согласно данным Тишлера (Tischler, 1949) наиболее подходящие условия для жизни раковинных амеб находятся на глубине 0–20 см. В почвах оптимальная зона обитания корненожек ограничивается верхними пятью сантиметрами, но встречаться они могут до глубины 1 м (Chardez, 1964; Volz, 1964; Coûteaux, 1972).

Считается, что подобный характер распределения обусловлен в первую очередь зависимостью от профильного распределения органического вещества почвы (Bunescu, 1971). В горных, лугово-пастбищных почвах (на высоте 1100 м) раковинных амеб находили только в слое 6 см (Laminger, 1980); в ферментативных и гумусовых слоях подстилки лесных почв большая плотность заселения, минеральные горизонты значительно беднее, либо тестацеи в них отсутствуют вовсе (Chardez, Lambert, 1981). В целях оценки и мониторинга биологического разнообразия могут быть использованы все вышеперечисленные особенности комплекса почвенных раковинных амеб.

Благодаря высокой экологической пластичности и высокому расселительному потенциалу значительное число видов – космополиты и эврибионты; ряд видов имеет ограниченное распространение в Южном полушарии. Как отмечает Корганова (1997), постоянно регистрируемый набор таксонов, представители которого в почве формируют основной пул раковинных амеб, называют собственно **эдафическим комплексом**. Численность таких массовых родов в слое автоморфных почв Московской обл. составляет суммарно 72–100% от общего набора видов. Аналогична суммарная их доля в составе

фауны гумусовых горизонтов и подстилки лесных и луговых почв. Значительная таксономическая общность на уровне семейств и родов создается в биотопах, существенно отличающихся по макроструктуре из-за формирования на их протяжении сходных локусов (Федоров, 1972).

Особенностью эдафического комплекса является небольшой таксономический состав. Он состоит из представителей пяти семейств – Euglyphidae, Trinematiidae, Centropyxiidae, Plagiopyxidae и Cyclopyxidae, нескольких (5–7) родов, из которых массовыми являются *Euglypha*, *Trinema*, *Centropyxis*, *Plagiopyxis* и *Cyclopyxis* и 2–3 десятка видов. В той или иной комбинации виды этих таксонов составляют либо основную массу тестацей, либо практически все население той или иной почвы.

В составе указанного комплекса может происходить определенная «пульсация» – расширение за счет участия *Corythion*, *Tracheleuglypha*, *Phryganella* либо, напротив – сужение за счет выпадения отдельных форм. Однако таксономическая его сущность остается той же: несомненное доминирование в составе почвенного населения представителей ограниченного числа родов и семейств составляющих ограниченное число видов. В гумусовых горизонтах регистрирование прочих таксонов нерегулярно и лишь при определенных условиях.

В отдельных почвах возможно происхождение определенных перестроек таксономического состава эдафического комплекса, выражающееся в преобладании среди *Cyclopyxis* либо такого эврибионта, как *Cyclopyxis eurystoma*, либо ацидофила – *C. ambigua*. В условиях кислых сред развивается род *Trigonopyxis* из семейства Cyclopyxidae, а в нейтральных или щелочных условиях – он исчезает.

При всей стабильности, собственно эдафический комплекс не является замкнутой системой, состав его подвергается некоторым колебаниям, при котором конкретное видовое «воплощение» каждого семейства и рода в условиях разных гумусовых горизонтов может обеспечиваться разными формами.

В составе массового комплекса различаются два размерных класса – более крупные (50–100 мкм) формы (в основном подкласса Testacealobosia) и виды мелкого размера порядка 20–45 мкм (Testaceafilosia). Соотношение этих размерных классов мы рассматриваем как один из характерных признаков структуры группировок тестацей гумусовых горизонтов. Преобладающим размерным классом здесь являются крупные организмы (в среднем 72%), в то время как в подстилке на их долю приходится лишь 25%, а основную массу составляют мелкие формы. В гумусовом горизонте суммарно насчитывается 11 морфологических типов раковинок, в подстилке таких основных морфотипов пять. Таким образом, в качестве второй характеристики собственно эдафического комплекса рассматривается преобладание крупных форм и ограниченность морфотипического состава видов.

По набору экологических групп состав эдафического комплекса ограничен. Он охватывает по преимуществу, геобионтов, геофилов и редкие неспециализированные формы, для которых почва также является возможной средой обитания. Аллохтонные, собственно моховые, болотные, водные виды в эдафическом комплексе регистрируются лишь спорадически. Преобладание ограниченного числа таксонов, видов крупного размерного класса, реализующих адаптивные криптостомный, плагиостомный, центростомный планы и экологически представляющие собой геобионтов, либо видов с сильным тяготением к почвенной среде обитания – несомненно, справедливы для условий, достаточно благоприятных для развития большинства популяций тестацей. С ухудшением условий, состав комплекса меняется: объем его снижается за счет выпадения специализированных крупных простейших и ограничивается лишь мелким филозными формами *Euglypha, Trinema, Phryganella, Cyclopyxis*. К такому снижению приводит уплотнение субстрата, его влагоустойчивая структура, повышенное содержание глины, резкое падение гумусированности, влажности.

В целом, состав почвенных группировок (таксономический, морфологический, экологический, размерный) демонстрирует не случайный, хаотический набор форм, как это можно было бы предположить для аллохтонных

микроорганизмов, а определенный предсказуемый порядок (принципы) формирования, зависящий от факторов конкретного местообитания и экологических тяготений видов. Таким образом, состав населения может быть в значительной степени известен еще до взятия образца, если известны его характеристики и, напротив, зная состав сообщества, можно со значительной уверенностью характеризовать свойства предлагаемого субстрата.

1.2. Региональные особенности территории и животного населения почв Урала

Уральские горы – это обширная горная область (высотой до 1900 м), разделяющая Европу и Азию. Уральские горы вытянуты с севера на юг более чем на 2000 км. Уральская физико-географическая страна, как любая горная страна, подразделяется на горные области: Северный, Средний и Южный Урал. Урал делится на пять частей: Южный, Средний, Северный, Приполярный и Полярный.

Почвы и растительность Урала обнаруживают особую, горноширотную зональность (от тундр на севере до степей на юге), отличающуюся от зональности на равнинах тем, что почвенно-растительные зоны смещены здесь далеко на юг. В предгорьях заметно сказывается барьерная роль Урала. Так, в результате барьерного фактора на Южном Урале вместо обычных степных и южно-лесостепных ландшафтов сформировались лесные и северо-лесостепные ландшафты (Максютов, 1981).

Многие авторы в основу выделения областей справедливо положили неоднородность природы Урала, обусловленную большой протяженностью его с севера на юг, с чем связаны особенности рельефа, климата, поверхностного стока, почв, растительности отдельных звеньев. Используя указанные критерии, выделяют пять областей.

В этой главе приводится подробное описание Северного Урала – региона нашего исследования. Область Северного Урала пересекает зону тайги от зоны тундры до подзоны смешанных лесов по западному склону. Он отличается меридиональным расположением. На Северном Урале более отчетливо

выделяются структурно-морфологические меридиональные полосы с соответствующими формами рельефа.

Этот участок Урала подвергался наиболее интенсивным четвертичным оледененням. Они оставили ледниковые формы рельефа: троговые долины, каровые гребни, кары. Сохранности ледниковых форм рельефа способствовали плотные горные породы (кристаллические сланцы, амфиболиты, диабазы, гнейсы).

Климат Северного Урала довольно суров, с продолжительной (6–7 месяцев) и холодной зимой и умеренно теплым летом (не более 20°С). Лесообразующими породами здесь являются сибирская ель, пихта, сибирский кедр, сибирская лиственница.

На основе высотной дифференциации типов растительности выделяют несколько высотных поясов:

1. Нижний пояс мохового хвойного леса (от подножий гор до высоты 400–450 м), с преобладанием сибирской ели. Так же здесь встречается пихта, сибирский кедр, береза.

2. Выше располагается лугово-лесной пояс (500–700 м) на дерново-подзолистых щебенистых почвах. Здесь рощицы из березы с примесью пихты и сибирской лиственницы чередуются с лужайками.

3. Выше располагается пояс ерника, состоящего преимущественно из кустарниковой и карликовой березки, с развитым моховым покровом.

4. В самом верхнем поясе располагаются моховые, мохово-лишайниковые и каменисто-лишайниковые горные тундры. В местах более благоприятных микрогеографических условий встречаются альпийские лужайки с цветковыми, злаковыми и осоковыми формами. Животный мир представлен лесными и тундровыми формами.

Северная часть гор покрыта ковыльно-разнотравной растительностью, южная – полынно-солянковой и полынно-злаковой полупустынной. По долинам рек встречаются березовые рощи. Животный мир тундровых почв чрезвычайно беден. Это связано с тем, что теплый период довольно короткий, поэтому

большинство почвенных организмов не успевают завершить свое развитие, вырастить новое поколение. Другой причиной такого состояния фауны является то, что огромные пространства заняты вечной мерзлотой. Как известно, почвенные животные требуют определенного значения температурного режима.

В тундре мало видов дождевых червей, их численность низкая (Eisen, 1879). В тундре не обнаружены кивсяки, геофилы и прочие обитатели почв. Основными почвенными обитателями Уральского региона являются личинки мух, комаров-долгоножек, мелкие черви – энхитреиды, а на юге тундры – дождевые черви, для которых отмечается более высокая плодовитость, по сравнению с представителями этих групп из более южных регионов. Почвенные животные тундры живут около или непосредственно на самой поверхности почвы, в модово-лишайниковой дернине. Значение биомассы составляет около 1–10 г/м^2, биологическая продуктивность довольно низкая. В то же время, микрофауна здесь достаточно богата, и численность ее высокая.

Отсутствие многих групп животных, перерабатывающих растительный опад, при крайне низкой численности других почвообразователей приводит к накоплению слоя мертвых растительных остатков и образованию торфа. Почвенные животные в тундре заселяют почву на очень небольшой глубине. В основном они обнаруживаются на глубине 2–3 см в мохово-лишайниковой дернине. Это связано с недостатком тепла и слабым прогреванием почв. Простота сообществ почвенных организмов и малочисленность среди них хищных животных (вместе с достаточной влажностью почв) создают благоприятные условия для развития множества личинок двукрылых: комаров-звонцов, слепней, мокрецов. Взрослые стадии некоторых, из них образуют гнус.

Для подзолистых почв северной тайги характерна другая особенность почвенного разреза. Здесь под подстилкой сразу залегает осветленный подзолистый горизонт. Снизу он граничит с горизонтом, в который проникают железо, гумус, илистые частицы.

Южнее, в зоне широколиственных лесов, дерново-подзолистые почвы сменяются серыми лесными, которые отличаются большей мощностью

гумусового горизонта – от 15 до 40 см и специфической ореховатой структурой. При движении с севера на юг подзолистый горизонт постепенно исчезает. В тайге на подзолах и дерново-подзолистых почвах почвенные животные встречаются уже на большей глубине, но не более 10 см.

Биомасса животных у северной границы тайги составляет 10–20 г/м^2, а у южной – вдвое выше. По мере продвижения к югу с увеличением мощности гумусового слоя возрастает численность почвенных животных, их разнообразие, глубина обитания (Гиляров, 1985).

Кроме изучения аборигенной почвенной фауны, ученые проводили эксперименты по заселению различных организмов. В частности, примером успешной интродукции дождевых червей служит работа, выполненная в лесопосадках Джаныбекского стационара (Уральская область) (Перель, 1979).

С 1988 года ведутся исследования сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН в области анализа влияния различных производственных предприятий на почвенную фауну (Воробейчик, 1995, 1998; Воробейчик и др., 2007). В ходе этих исследований удалось выяснить, что на территории СУМЗ на окраине г. Ревды Свердловской области (Средний Урал) деятельность завода привела к катастрофическому ухудшению состояния почвенной фауны. Существенно снизилась численность многоножек, паукообразных, стафилинид, личинок двукрылых, дождевых червей, тогда как обилие некоторых толерантных к загрязнению групп практически не изменилось (личинки пилильщиков, щелкунов, листоедов). С изменением соотношения таксонов под действием загрязнения закономерно связана трансформация трофической структуры: участие сапротрофного комплекса резко снижено, а в населении загрязненной территории учувствуют зоофаги и фитофаги. Видимым следствием этого можно считать увеличение запасов плохо разложившейся лесной подстилки на импактной территории (Воробейчик и др., 2012). Аналогичная реакция прослеживается в сообществах дождевых червей, которые считаются наиболее удобным модельным видом, благодаря четкой реакции по

принципу «доза–эффект» и возможности легкого сбора этих организмов (Коробейников, 1978; Михайлова, Воробейчик, 1995).

При относительно подробных исследованиях почвенной фауны почв Урала, до сих пор остается неизученной почвенная нанофауна. На ближайших территориях такие исследования можно встретить в болотных биотопах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, хотя и эти данные до сих пор являются фрагментарными.

На данный момент в Европейской части России, исследования болотных раковинных амеб проведены рядом исследователей (Бассин, 1944; Алексеев, 1984; Bobrov et al., 1995; Бобров и др., 2002; Бобров, 2003; Бубнова, Мазей, 2008; Мазей, Бубнова, 2008, 2009б; Мазей и др., 2009). В Западной Сибири исследованы видовой состав и структура сообществ раковинных амеб в заболоченных экосистемах тундры, лесотундры, средней и южной тайги (Чернышов, 2010). Кроме того, отдельные сведения о тестацеях торфяных болотистых почв содержатся в работах Ратьковой по почвам поймы р. Оби в южнотаежной подзоне (1970), Булатовой по южнотаежному верховому болоту (2004). Сообщества раковинных амеб исследованы на олиготрофных болотах (Heal, 1961, 1964; Алексеев, 1984; Bobrov, Minaeva, 2000; Payne, Mitchell, 2007). В ходе исследования Рахлеевой (2002) раскрываются особенности структуры комплексов раковинных амеб таежных почв Сургутского полесья, расположенного на территории Западно-Сибирской равнины. В ходе данной работы были изучены 4 биогеоценоза (экосистемы): 1) сосновый бруснично-лишайниковый лес; 2) сосново-еловый сфагновый лес; 3) березово-кедровое моховое низинное болото; 4) грядово-мочажинное кустарничково-сфагновое верховое болото.

В среднетаежных почвах Западной Сибири выявлена богатая фауна раковинных амеб. Большинство форм характерно для хорошо увлажненных таежных территорий европейской части России (Кордэ, Чибисова, 1973; Гельцер и др., 1980; Алексеев, 1984). Однако есть некоторые отличия.

Так, неоднократно отмечалось, что почвы, развивающиеся под еловыми лесами, имеют богатый комплекс тестацей, включающий от 30 до 57 видов

(Гельцер и др., 1979; Корганова, 1982; Корганова, Рахлева, 1997). В сосново-еловом лесу обнаружено лишь 25 таксонов тестацей. Отсутствовали такие виды, как *Centropyxis aerophila, C. aerophila sphagnicola, C. orbicularis, Trigonopyxis minuta, Trinema penardi, Euglypha strigosa*. Население тестацей соснового леса близко к таковому сосновых лесов европейской части. Однако целый ряд видов отсутствует. Среди них – *C. aerophyla sphagnicola, Cyclopyxis kahli, Plagiopyxis declivis, Nebela lageniformis, N. bohemica*. Для вида *Cyclopyxis kahli* отмечается, что он в боровых почвах степной зоны может входить в состав доминантного комплекса, тогда как в сосняках таежной зоны единичен (Бобров, 1995). Возможно и в Западной Сибири, в таежных почвах сосняков он крайне редок.

На территории Сургутского полесья было обнаружено большое видовое разнообразие раковинных амеб. Присутствует типичная бриофильная группировка (Bartoš, 1954; Schönborn, 1966; Гельцер и др., 1980; Алексеев, 1984). Видовой состав тестацей складывается за счет видов, населяющих гряды и мочажины. На гряде постоянно присутствуют такие виды, как *Trigonopyxis arcula, T. minuta, Nebela militais* − виды, которые также можно встретить в лесных биотопах с грубой моховой подстилкой. В субстрате мочажины отмечены типичные представители верховых болот − *Hyalosphenia papilio, H. elegans, Archerella flavum, Nebela griseola, Placocista spinosa*, способные хорошо переносить крайне неблагоприятные условия данного местообитания. Сравнение состава населения тестацей гряды и мочажины по коэффициенту фаунистического сходства Жаккара выявило низкую степень сходства (24%).

Наиболее разнообразным по составу таксонов тестацей из исследованных участков оказался участок низинного болота, расположенный в пойме болотной речки. Здесь обнаружено 53 из 78 видов тестацей. В нижней части профиля частым бывает вид рода *Quadrulella* − *Q. symmetrica*. Данный вид встречается в северо и южнотаежных почвах Европейской территории (Гельцер и др., 1980; Бобров, 1999), в частности, в гидроморфных почвах мезотрофного типа заболачивания в Карелии. Там он даже может входить в состав доминантного комплекса.

В этой же почве обнаружен еще один влаголюбивый вид – *Cyphoderia ampulla*. Интересно, что этот вид на европейской территории России отмечен лишь для северотаежных почв (Бобров, 1999). Данный вид предпочитает сильно увлажненные, грубогумусные субстраты (Lousier, 1972). Возможно, в умеренной зоне его ареал ограничивается лишь северотаежными территориями.

В другом исследовании Курьиной указано, что в олиготрофных болотах Западной Сибири обнаружено 95 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб из 24 родов, 13 семейств. Из них 14 видов и внутривидовых форм обнаружено в олиготрофных болотах Западной Сибири впервые. Подавляющее большинство видов широко распространено на болотах различных регионов умеренной зоны Северного полушария. Наиболее представлены по богатству видов и родов семейства Centropyxidae, Euglyphidae, Nebelidae, Trinematidae, Cryptodifflugiidae (Курьина, 2012).

С другой стороны от Уральского хребта расположена Восточно-Европейская равнина. Здесь так же проведены исследования различных типов болотных и лесных биогеоценозов. Они различаются по таксационным, фитоценотическим и почвенено-химическим признакам и относятся к олиготрофному, мезоолиготрофному, мезотрофному и мезоевтрофному рядам водно-минерального питания, охватывающим природное разнообразие болот и болотистых лесов Онежского района Архангельской области.

В ходе исследования было выяснено, что биогеоценозы болот и болотистых лесов северо-запада Архангельской области характеризуются высоким таксономическим разнообразием раковинных амеб. В них обнаружено 132 вида и вариетета, принадлежащих к 14 семествам и 29 родам. Наибольшее число видов насчитывают семейства Euglyphidae (26), Hyalospheniidae (22), Centropyxidae (20) и Difflugidae (18). Комплекс родов с наибольшим числом видов включает *Euglypha* и *Difflugia* (по 6), *Nebela* (14), *Centropyxis* (13), *Arcella* (12), *Trinema* (6).

В ряду верховое болото с сосной – болото низинное березово-осоковое, в биогеоценозах, которых изменяется тип водно-минерального питания от

олиготрофного до мезоевтрофного число семейств раковинных амеб возрастает от 6 до 12, родов от 10 до 19 и видов от 16 до 71.

Из общего числа 132 видов и вариетов раковинных амеб 73 или 55.3% встречаются в локальных градиентах и определенного типа водно-минерального питания болот и болотных лесов. Остальные 9 видов или 44.7% встречены в более широком диапазоне экологических условий (Алексеев, 1985).

Феномен природной зональности, определяющий закономерную смену почвенного и растительного покрова и животного населения, особенно четко выражен на равнинных территориях, где отсутствует высотный градиент. Две гигантские равнины – Восточно-Европейская (Русская) и Западно-Сибирская, разделенные по меридиану Уральским хребтом, представляют природную уникальную территорию в центре Евразийского континента, на которой можно проследить зональную смену природных ландшафтов от полярных до жарких пустынь и долготные изменения природной зональности по фактору нарастания континентальности климата с запада на восток. Русская равнина в определенной степени открыта Атлантическому влиянию, а Западно-Сибирская экранируется с запада Уральским хребтом, а с востока Среднесибирской возвышенностью.

1.3. Животное население Печоро-Илычского заповедника

Печоро-Илычский заповедник расположен в Республике Коми на западном склоне Уральских гор. С востока заповедник ограничен хребтом Поясовый камень, с юга, севера и запада реками Печорой и Илычом. На севере заповедник граничит с национальным парком «Югыд Ва».

Территория междуречья Печоры и Илыча для организации заповедника была выбрана не случайно. Дело в том, что здесь находятся истоки четырех крупных рек, которые относятся к четырем разным бассейнам: Печоры, Волги, Северной Двины и Оби. Кроме этого, территория **Печоро-Илычского заповедника** уникальна тем, что здесь проходит граница крупных природных зон средней и северной тайги. Особо интересна эта территория тем, что на ней

совместно существуют европейские и азиатские виды флоры, между которыми происходит наложение ареалов.

Характер территории заповедника сильно изменяется по мере движения с запада на восток. Припечорская низменность, занятая преимущественно сосновыми лесами и болотами, постепенно сменяется темнохвойными лесами увалистого предгорья, а затем – сплошными горными темнохвойными лесами (они достигают высоты 600 метров над уровнем моря), криволесьем, лугами и горной тундрой. Этот ландшафтный ряд замыкают гольцы Северного Урала.

Разнообразие типов леса, их чередование весьма велики, зависят от типов почв, рельефа, географического положения. В сосновых борах в верхнем ярусе имеется лиственница сибирская; иногда в них вкраплены острова кедра, которого ближе к Уральскому хребту становится всё больше. Много лиственных пород, в том числе и березняков, местами мощно развитых. На сфагновых болотах обычны клюква, голубика, морошка, на прибрежьях – чёрная и красная смородина, малина, шиповник. На пойменных луга преобладают высокорослые сообщества из вейника, лисохвоста, таволги вязолистной и других влаголюбивых растений (Денжин, 1989). Конспект флоры сосудистых растений насчитывает 659 видов из 228 родов и 87 семейств.

Животный мир типичен для северной тайги и представлен 49 видами млекопитающих, 230-ю видами птиц, одним видом пресмыкающихся (живородящая ящерица), четырьмя видами земноводных, 17-ю видами рыб, одним видом круглоротых (сибирская минога).

Фауна почвенных беспозвоночных Печоро-Илычского заповедника мало изучена. В ходе исследований в 2003 г. в окрестностях хребта Яныпапунер (горная часть заповедника) обнаружено 45 видов стафилинид и 41 вид ногохвосток. Первая группа организмов широко распространена на территории заповедника и встречаются в почвах таежных и тундровых экосистем. Вторая группа почвенных безпозвоночных обитает лишь на территории широколиственных лесов.

Для всех изученных сообществ почвенных беспозвоночных животных в исследуемом районе характерна одинаковая структура доминирования: присутствуют доминантные, субдоминантные, обычные, редкие и единичные виды. Состав доминантных видов в рассмотренных биоценозах существенно не меняется (Колесникова, Таскаева, 2003). Аналогичное исследование сообществ коллембол в равнинной части заповедника (средняя тайга) в 2009–12 гг. было проведено в четырех типах леса: в пихто-ельниках бореально-высокотравных, бореально-мелкотравнозеленомошных, в ельнике с пихтой чернично-зеленомошном и в елово-пихтарнике крупнопапоротниковом. В четырех исследованных типах леса определено 66 видов коллембол и еще пяти групп коллембол не была установлена видовая принадлежность. В бореально-высокотравном и чернично-зеленомошном типах леса обнаружено 60 и 61 вид, в мелкотравно-зеленомошном и крупнопапоротниковом типах леса – 46 и 31 соответственно. Многочисленные виды (доминанты и субдоминанты) во всех типах леса очень близки. Значимые различия сообществ коллембол в разных типах леса не выявлены (Гомина, 2015).

В 2012 г. была исследована малакофауна Печоро-Илычского биосферного заповедника в бассейне р. Большая Порожняя (правый приток р. Печора) в зоне средней тайги. Исследования проводились в пихто-ельниках с кедром чернично-зеленомошным; с кедром высокотравным плакорно-склоновым; с кедром высокотравным приручьевым. Наземные моллюски изучены также в осинниках на берегу р. Печоры в месте впадения р. Большая Порожняя и в месте впадения р. Елма. Обнаружено 15 видов наземных моллюсков. Большинство видов улиток принадлежат к группе с высокой экологической пластичностью, они широко распространены в Голарктике и в Палеарктике. Вместе с тем обнаружены четыре бореальных холодолюбивых вида *Vertigo modesta*, *Fruticicola schrencki*, *Zoogenetes harpa*, *Columella columella*. Работа по изучение наземных моллюсков позволила установить распределение видов по разным типам лесов в тайге. В пихто-ельнике обнаружено только четыре вида. В пихто-ельнике высокотравном плакорно-склоновом найдено 12 видов, а в чернично-зеленомошном – четыре вида.

неравномерно распределенных в пространстве. При попытке выявить, как распределяются наземные моллюски в высокотравном лесу в биотопах на разных стадиях после ветровали установлено, что самый богатый видовой состав отмечен на валежинах (Стойко, Мазей, 2013).

Исследования тестаций раковинных амеб на территории природного биосферного заповедника проводилось в 2009 году на острове Пуштади, расположенном в русле р. Илыч. В исследованных биотопах обнаружено 37 видов и форм раковинных корненожек. В этом исследовании отмечается изменение доминантного состава и обилие раковинных амеб в сукцессионном ряду островных пойменных экосистем: бечевник → луг → лиственный лес → хвойный лес (Мазей и др., 2010). Таким образом, исследований раковинных амеб на территории Печоро-Илычского заповедника крайне мало, поэтому актуальна любая информация о населении простейших, полученная с этой территории.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Общая характеристика района исследования

С запада на восток заповедник вытянулся, примерно, на 140 км, между 56º40′ и 59º30′ в. д. (рис. 1). С севера на юг его ширина сильно меняется: в западной половине достигает 90–100 км (между 61º40′ и 62º40′ с. ш.), в середине уменьшается 30–40 км (между 62º05′ и 62º25′ с. ш.) и на востоке снова увеличивается 110–120 км (между 62º00′ и 63º15′ с. ш.). Печоро-Илычский заповедник располагается на западных предгорьях Урала и занимает так же южную часть Северного Урала. Территория заповедника в основном расположена в подзоне средней тайги Восточноевропейской провинции сибирских хвойных лесов.

Современный рельеф заповедной территории образовался при значительном влиянии последнего оледенения Урала. Большинство речных долин, склонов хребтов и возвышенностей сформировались под непосредственным влиянием ледниковых потоков. Ледниковыми отложениями перекрыты огромные равнинные пространства Припечорья (Варсанофьева, 1940).

На территории заповедника по особенностям рельефа и геологического строения выделяются три крупных геоморфологических района:

1. Припечорская низменность.
2. Предгорный холмистый (увалистый) район.
3. Горный район.

Заповедник расположен в районе соприкосновения арктической и умеренной климатических зон. Климат континентально-океанический со сложным ходом годовых климатических явлений. Среднемесячные положительные температуры воздуха отмечаются в течение 6 месяцев, однако средняя продолжительность безморозного периода составляет 80–83 дня. В отдельные годы, когда отмечаются поздние весенние и ранние осенние заморозки, безморозный период сокращается до 50 дней. Вегетационный период, когда среднесуточная температура превышает +10°С составляет 80–85 дней на равнине и 47–80 дней в предгорьях и в горах. Среднегодовая температура воздуха в районе

Якши – 0.8°С, на севере горного района – около 4°С. Средняя многолетняя температура самого холодного месяца января – 17.8°С; самого теплого – июля +16.3°С. Абсолютный минимум составляет –55.5°С, абсолютный максимум +35.7°С.

Рис. 1. Карта Печоро-Илычского заповедника. Районы исследования сообщества раковинных амеб: 1 – темнохвойная тайга, 2 – пойма р. Печоры (кордон «Шижим»), 3 – склон Северного Урала (г. Медвежья).

Общая годовая сумма осадков составляет: в равнинном районе 500–800 мм, в горном до 1000 мм. Основная часть осадков выпадает в теплый период года (апрель–октябрь). В виде снега выпадает до 40% годового количества осадков.

Средняя продолжительность залегания снежного покрова на равнине 197 дней, в горах – до 220 дней. Средняя дата образования устойчивого снежного покрова в районе Якши – 21 октября, стаивания – 7 мая. В горах снег выпадает в конце сентября и задерживается иногда до июля. Максимальная среднедекадная высота снега в борах около 90 см, в темнохвойной тайге – 90–120 см. В горах, в зависимости от условий рельефа и экспозиции склона, эта величина варьирует от 20 до 200 см и более. Минимальная высота снежного покрова характерна для горных тундр, где снег обычно сдувается ветром.

Исследованные биотопы тайги относятся к следующим типам: пихто-ельник чернично-зеленомошный, пихто-ельник-папоротниковый и пихто-ельник-высокотравный, ельник мелкопапоротниково-зеленомошный, чернично-сфагновый, ельник хвощево-сфагновый.

Пихто-ельник чернично-зеленомошный (ЧЗ) приурочен в основном к плоским вершинам, террасам, террасированным склонам (относительно дренированным участкам). Наряду с наиболее простой структурой, сообщества этого типа леса характеризуются **наименьшими** (среди остальных описанных типов леса) значениями видового богатства и насыщенности сосудистых растений и абсолютным доминированием бореальной эколого-ценотической группы видов. Сомкнутость древостоя (ярус А) 30–50%. В древостое помимо ели, пихты и кедра иногда встречается сосна обыкновенная, что свидетельствует о пирогенном прошлом этих сообществ. Кроме того, в древостое постоянно присутствует береза пушистая. На отдельных площадках этот вид выступает как кодоминант темнохвойных видов деревьев. Проективное покрытие кустарникового яруса (ярус В) 20–30%, он сложен видами *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, иногда встречается *Juniperus communis*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ярус С) 30–50%, в нем доминируют кустарнички и травы бореальной эколого-ценотической группы: *Vaccinium myrtillus, V. vitisidaea, Linnaea borealis,*

Avenella flexuosa, *Gymnocarpium dryopteris*, реже виды олиготрофно-болотной: *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus* группы. Число высококонстантных видов и доминантов среди сосудистых растений меньше, чем в большинстве остальных групп видов.

Проективное покрытие напочвенных мхов (ярус D) составляет 70–90%. Значительное обилие и высокую константность имеют мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*; на некоторых площадках доминируют *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum girgensohnii* и *Sphagnum angustifolium*; напочвенные лишайники практически не встречаются. Общее число моховидных, как и сосудистых растений, наименьшее, в то же время число константных видов наибольшее по сравнению с другими типами леса. Это свидетельствует о значительном однообразии синузий мхов в пихто-ельниках чернично-зеленомошных. В почвенном покрове чернично-зеленомошных пихто-ельников наиболее обычны **слаборазвитые смытые почвы** и альфегумусовые подзолы, мощность горизонта Е очень мала или он отсутствует. В большинстве почвенных разрезов пластинчатые угли встречены в виде слоя на границе подстилки и минерального горизонта, мощность слоя углей иногда достигает нескольких сантиметров. Мелкие пластинчатые и окатанные угли встречены также в горизонте Е и материале отсыпки вывалов.

Пихто-ельник крупнопапоротниковый (КП) занимает обширные участки хорошо или средне дренированных склонов. По структуре они почти не отличаются от пихто-ельников с кедром чернично-зеленомошным, небольшие различия состоят в появлении достаточного количества валежа второй стадии разложения. Доминанты и высококонстантные виды в древостое те же, а **сомкнутость древостоя** в среднем несколько выше, чем в предыдущем типе – 0.4–0.6. Часто участки сомкнутого древостоя чередуются **с крупными окнами**, которые при отсутствии подроста выглядят как **папоротниковые пустоши**. Проективное покрытие яруса В не более 10–20%, он очень бедный в видовом отношении и состоит только из *Rosa acicularis* и *Juniperus communis*. Травяно-кустарничковый ярус олигодоминантный, проективное покрытие 80–100%. Он

состоит из двух подъярусов. В первом подъярусе доминируют крупные папоротники, прежде всего *Dryopteris dilatata*, реже *Dryopteris carthusiana* и *Diplazium sibiricum*; в верхних частях склонов, ближе к границе лесного пояса, их сменяет *Athyrium distentifolium*; во втором подъярусе – *Vaccinium myrtillus* и те же бореальные виды трав, что и в предыдущем типе леса. Различие состоит в том, что здесь *Oxalis acetosella* переходит в разряд высококонстантных доминантов. Видовая насыщенность и **видовое богатство** в пихто-ельниках крупнопапоротниковых **больше**, чем в предыдущем типе леса.

Проективное покрытие яруса D составляет 50–70%. В этом ярусе виды рода *Polytrichum* уже не входят в высококонстантную группу видов. Как и в предыдущем типе леса, здесь доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, одновременно появляется новый доминант – *Barbilophozia lycopodioides*. В этом типе леса **видовое богатство моховидных выше**, в то время как видовая насыщенность несколько ниже, чем в предыдущем типе. Пихто-ельники крупнопапоротниковые приурочены к наиболее смытым почвам дренированных местообитаний. Здесь преобладают **слаборазвитые смытые почвы**, реже встречаются оподзоленные подбуры и подбуры.

Пихто-ельники высокотравные (ВТ) чаще всего встречается на средней и верхней частях дренированных склонов. Протяженность участков с этими сообществами обычно составляет десятки, реже немногие сотни метров. Сообщества этого типа леса, по сравнению с рассмотренными ранее, наиболее хорошо структурированы: в них практически полностью сформирована парцеллярная структура (оконная мозаика) и присутствуют **ветровально-почвенные комплексы всех стадий формирования** (валеж всех видов деревьев и всех стадий разложения) в относительно равных долях. В травяном ярусе можно выделить несколько подъярусов со многими кодоминантами.

Сомкнутость крон древостоя составляет 30–40%, в древостое доминируют ель, пихта, береза пушистая, постоянно встречается кедр. В ярусе А на отдельных участках появляются такие виды, как *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Salix caprea*,*Padus avium*. Проективное покрытие яруса В составляет 10–30%, при этом

видовое богатство яруса существенно больше, чем в предыдущих типах леса. Проективное покрытие яруса С 70–90%. В нем выделяются три и более подъярусов, состав и структуру каждого из которых определяют виды разных эколого-ценотических групп. Так, верхний подъярус маркируют виды высокотравья: цветковые растения и папоротники (*Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Crepis sibirica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Dryopteris dilatata* и многие другие). Средний подъярус маркируют виды неморальные, нитрофильные и некоторые бореальные виды (*Milium effusum*, *Stellaria holostea*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria nemorum* и другие), нижний подъярус – бореальные кустарнички и мелкотравье.

В рассматриваемом типе леса, по сравнению с предыдущим, видовое богатство и видовая насыщенность наибольшие; значительно увеличивается число высокотравных и луговых видов, и видов переувлажненных местообитаний (низинных болот, прибрежно-водных, внутриводных и свежего аллювия). Кроме того, здесь максимальное число высококонстантных и доминантных видов. Такое большое разнообразие видов свидетельствует и о значительном разнообразии микроместообитаний.

Проективное покрытие яруса D 20–40%, количество видов моховидных тут наибольшее по сравнению со всеми остальными типами леса, включая приручьевые, но видовая насыщенность такая же, как в остальных типах леса.

Среди доминантов те же виды, что и во всех остальных типах леса: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, а также доминант бореально-мелкотравных сообществ – *Barbilophozia lycopodioides*. В высокотравном типе леса встречаются следующие виды почв: подбуры, которые выявлены в крупнопапоротниковых и бореально-мелкотравных пихто-ельниках, а также буроземы и перегнойные почвы с горизонтами Н и А около 30 см.

Ельник мелкопапоротниково-зеленомошный (МП) формируется в низкогорье на крутых склонах северных, северо-западных и юго-западных экспозиций. Мохово-лишайниковый ярус развит хорошо, покрытие высокое (до 90–95%), основными доминантами являются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium*

splendens. В отдельных описаниях высокого покрытия могут достигать сфагновые мхи. Травяно-кустарничковый ярус составляет 15–40% проективного покрытия. Специфику ассоциации определяют травяные бореальные виды с высокой константностью – *Equisetum sciproides*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. robertianum*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium* и др. С большим постоянством встречаются редкие виды *Cypripedium guttatum*, *Zigadenus sibiricus*. Подлесок развит слабо, покрытие варьирует от 1 до 15%, в его состав входят *Abies sibirica*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*, *Tilia cordata*. Из кустарников присутствуют *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Ribes nigrum*, *R. spicatum* и др. Среднее покрытие древесного яруса невысокое – 55%, доминирует *Picea obovata* как в первом, так и во втором подъярусах; во втором подъярусе постоянна примесь *Betula pubescens*.

Основные отличия еловых мелкотравно-зеленомошных лесов состоит в том, что здесь присутствуют с высоким постоянством виды с урало-сибирскими ареалами (*Equisetum scirpoidis*, *Atragene speciosa* (*sibirica*), *Stellaria bungeana*, *Carex alba* и др.)

Сосняк чернично-сфагновый (ЧС) обычно располагается в слабосточных или бессточных депрессиях или по окраинам олиготрофных болот. Для сообществ этой группы характерен кочковатый микрорельеф и мозаичная структура наземных ярусов. В мохово-лишайниковом ярусе северной тайги типичен наиболее олиготрофный вид – *Sphagnum fuscum*. Проективное покрые этого яруса 80–90%. Травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие 40–80%. Сосняки этой группы характеризуются постоянным присутствием видов олиготрофных кустарников (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*) и кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*) среди трав – гигрофильно-олиготрофных видов – осоки шаровидной (*Carex globularis*) и пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum*), морошки (*Rubus chamaemorus*); все названные виды могут выступать в качестве доминантов или содоминантов сообществ. Проективное покрытие яруса подлеска – 10–30%, наиболее константный вид: *Betula nana*. В средней тайге добавляются – *Salix*

cinerea, Salix caprea. Возобновление происходит за счет видов *Pinus sylvestris, Picea obovata*. В древесном ярусе древостой разреженный, сомкнутость в средней тайгедо 0,3–0,7%. Доминирует *Pinus sylvestris*, в качестве примеси встречается *Betula pubescens, B. pendula*. На востоке зоны единично присутствует кедр.

Ельник хвощево-сфагновый (ХС) представлен в локальных понижениях на террасах и водоразделах или вблизи истоков рек, а также на выположенных склонах вокруг этих местообитаний – в основании или выше. Почвы перегнойно-глеевые или торфянисто-глеевые, иллювиально-подзолистые, слой торфа – до 20 см. Мохово-лишайниковый ярус имеет покрытие 90–100%. Преобладает *Sphagnum girgensohnii*, постоянно присутствуют *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*; также иногда встречается ряд сфагновых мхов (*S. angustifolium, S. magellanicum, S. wulfianum, S. centrale, S. russowii, S. squarrosum*). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 25–45%. В этом ярусе доминантами или содоминантами являются черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), осока шаровидная (*Carex globularis*). Местами на границе средней и южной тайги встречается морошка (*Rubus chamaemorus*). Ярус подлеска включает рябину (*Sorbus aucuparia*), можжевельник (*Juniperus communis*), крушину (*Frangula alnus*), различные виды ив: ушастую (*Salix aurita*), пепельную (*S. cinerea*), пятитычинковую (*S. pentandra*). Выделяется высокий подлесок (высотой около 3 м) с сомкнутостью 0.1–0.2% и низкий (высотой не более 1–1.5 м). Здесь происходит возобновление ели, березы, осины, серой ольхи. Сомкнутость древесного яруса – 0.4–0.8%; доминирует ель (*Picea abies*) с примесью березы (*Betula pendula, B. pubescens*), сосны (*Pinus sylvestris*), осины (*Populus tremula*), серой ольхи (*Alnus incana*). Высота древостоя 12–15 м.

2.2. Характеристика биогеоценозов и биотопов в районе исследования

Полевые работы проводились в 2010 и 2012 гг. в Печоро-Илычском биосферном заповеднике недалеко от слияния рек Печора и Большая Порожняя в пределах зоны средней тайги на западных склонах Северного Урала.

Растительность в районе представляет собой старовозрастную темнохвойную тайгу с преобладанием ели сибирской, пихты и кедра. Исследование проводили в 2010 г. в шести типах таежного леса: высокотравный, крупнопапоротниковый, чернично-зеленомошный, мелкопапоротниково-зеленомошный, чернично-сфагновый и хвощево-сфагновый (Черепанов, 1995; Игнатов и др. 2006; Заугольнова и др., 2010; Луговая и др., 2013), а в 2012 г. – в первых трех. Каждый тип растительности характеризуется хорошо выраженной пространственной неоднородностью, что связано с локальными изменениями растительного покрова (межкроновые, подкроновые, зоны, покрытые бриевыми или сфагновыми мхами, растительным опадом, эпигейными лишайниками), а также с ветровальной гетерогенностью (ямы, вывалы и валежины, находящиеся на разных стадиях разложения). Эти элементы микрогетерогенности растительности и микрорельефа рассматривались нами как внутренне однородные биотопы для раковинных амеб в пределах типа растительности. Из каждого биотопа отбирали по три пробы и анализировали каждую отдельно. Проанализировано 375 проб в четырех масштабах (ландшафт, тип леса, биотоп, проба).

На западных склонах Уральского хребта в верховьях реки Печоры пробы отбирали на четырех высотных уровнях (114 проб). Каждому высотному уровню соответствовали следующие типы растительности: чернично-зеленомошный и мелкопапоротниково-разнотравный леса (230–260 м н.у.м.), крупнопапоротниковый и высокотравный леса (460–500 м н.у.м.), лесотундра (650–700 м н.у.м.) и альпийский луг (780–840 м н.у.м.). На каждом высотном уровне по три пробы были отобраны в однотипных подкроновых участках ели и наиболее типичных биогеоценозах вдоль склона для того, чтобы нивелировать возможные различия в других биотопах на каждом из уровней. На трех верхних высотных уровнях (альпийский луг, лесотундра и высокотравный лес) по три пробы отбирали в наиболее типичных, характеризующих «типовые» варианты экосистем (биогеоценозы), биотопах и субстратах (моховые подушки; край пруда; дно пруда; верховое болото; камни; эпигейные лишайники; западинка; пень; вершина вывала; окно; высокотравный луг). Неоднородность определялась,

главным образом, особенностями формирования мохово-лишайникового покрова, но в то же время нельзя не учитывать и их положение в биотопе, степень нарушенности этих локальных систем.

Пойменные сообщества корненожек реки Печора (левый берег) изучали в окрестностях кордона Шижим. Протяженность поймы составляет около 300 м с перепадом высот 165–190 м над уровнем моря. Были исследованы следующие биотопы: гравий у уреза воды, заросли 2–3-метровых ив (ивняк), заброшенное пастбище, с небольшой куртиной осин, участок широколиственного леса, высокотравный луг на лесной поляне, участок пихто-еловой тайги. В каждом биотопе отбирали по три пробы, всего 20. За весь период исследования было отобрано и проанализировано 506 проб.

2.3. Выделение и количественный учет раковинных амеб

Для выявления видового состава и количественного учета раковинных амеб 5 г исследуемого субстрата помещали в закрывающуюся колбу объемом 150 мл, заливали произвольным количеством воды и отстаивали в течение часа. Затем взвесь взбалтывали в течение 10 мин и фильтровали через сито с ячеями 0,5–1 мм в химические стаканы емкостью 0,8 л. Взвесь отстаивали в течение суток, надосадочную прозрачную жидкость сливали, оставшееся количество фильтрата переносили в градуированную емкость и снова давали отстояться. Избыточную жидкость вновь сливали, оставляя лишь 10 мл. В суспензию, содержащую, таким образом 5 г субстрата в 10 мл воды, добавляли 3% раствор формалина для фиксации и кармина для окрашивания. Для микроскопирования 1 мл фильтрата помещали в малую чашку Петри. Фильтрат разбавляли водой (до объема, удобного для микроскопирования) и равномерно распределяли по дну чашки. Затем при помощи микроскопа БИОМЕД–6ПР при увеличении ×160 по полям зрения просматривали суспензию. Определяли видовой состав раковинных амеб и просчитывали количество живых тестацей и пустых раковинок (Рахлеева, Корганова, 2005). В каждой пробе было подсчитано не менее 150 экземпляров.

Полученные величины численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

Виды определяли по работам: Гельцер и др., 1985, 1995; Мазей, Цыганов, 2006; Deflandre, 1928, 1929; Bonnet, Thomas, 1960; Decloitre, 1962, 1977 и др. Экологические характеристики определяли по работе Chardez, 1967.

2.4. Статистический анализ

Варьирование видового разнообразия раковинных амеб оценивали с использованием показателей видового богатства (количество видов в образце) и видовой структуры. Общее видовое богатство на исследованной территории (γ) было разделено на инвентаризационную – в пределах местообитания (α-разнообразие) и дифференцирующую – между местообитаниями (β-разнообразие) компоненты отдельно для каждого иерархического уровня с использованием аддитивного подхода (Gering et al., 2003). Для каждого уровня α-разнообразие оценивали как среднее арифметическое количества видов, обнаруженных в отдельных пробах (αsp), биотопах (αbt) или типах растительности (αvt). β-разнообразие для уровня биотопов и проб рассчитывали по формулам βbt = αvt – αbt и βsp = αbt – αsp, соответственно, а для самого высокого уровня – типов растительности, использовали следующее уравнение βvt = γ – αvt. Полученные результаты были протестированы (Crist et al., 2003; Oksanen et al., 2012).

Для оценки основных направлений варьирования видовой структуры сообществ раковинных амеб проводили ординацию локальных сообществ методом анализа главных компонент (АГК) на базе трансформированных методом Хеллингера данных по обилиям видов (Legendre, Gallagher, 2001). Все расчеты производили при помощи пакетов программ MS Excel (Microsoft Excel, 2002), PAST 2.15 (Hammer et al., 2001) и R software (R Core Team, 2012).

ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Общая характеристика сообществ раковинных амеб

В ходе проведенного исследования было обнаружено 117 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб, относящихся к 14 семействам и 22 родам (табл. 1). Наиболее распространены *Assulina muscorum* (обнаружен в 80% проб), *Corythion dubium* (79%), *Centropyxis aerophila* (77%), *Trinema lineare* (73%), *Cyclopyxis eurystoma* (73%), *Centropyxis aerophila spagnicola* (64%), *Euglypha rotunda* (60%), *Trinema complanatum* (54%), *Nebela parvula* (52%), *Trigonopyxis arcula* (50%), *Argynnia dentistoma* (47%), *Nebela tincta* (47%), *Centropyxis orbicularis* (46%), *Cyclopyxis kahli* (46%), *Euglypha ciliata glabra* (46%). Наиболее обильными оказались *Centropyxis aerophila* (13% от общего количества просчитанных раковинок), *Nebela tincta* (8%), *Cyclopyxis eurystoma* (7%), *Trinema lineare* (6%), *Cyclopyxis kahli* (6%), *Assulina muscorum* (6%), *Trinema complanatum* (5%). Все выше перечисленные организмы относятся к типичным почвообитающим, моховым и убиквитарным организмам, что является характерной чертой населения подзолистых почв (Lousier, 1975; Schönborn 1986).

Таблица 1. Видовой состав и распределение раковинных амеб по разным типам леса темнохвойной тайги в Печоро-Илычском заповеднике

№	Таксон \ Экосистемы (Биогеоценозы)*	ЧЗ	КП	ВТ	МП	ХС	ЧС
	AMOEBOZOA Lühe, 1913, emend. Cavalier-Smith, 1998						
	***Arcellinida Kent, 1880**						
	**** Arcellidae Ehrenberg, 1832**						
	***** *Arcella* Ehrenberg, 1830**						
1	*A. arenaria* Greeff, 1866	+	+	+	+	+	+
2	*A. a. compressa* Chardez, 1974	–	–	–	–	+	–
3	*A. catinus* Penard, 1890	+	+	+	+	+	+
4	*A. discoides foveosa* Playfair, 1918	–	–	+	–	–	–
5	*A. gibbosa* Penard, 1890	–	–	–	–	+	–
6	*A. rotundata* Playfair, 1918	–	–	+	–	–	–
	**** Centropyxidae Jung, 1942**						
	***** *Centropyxis* Stein, 1857**						

7	*C. aculeata* Ehrenberg, 1838	–	–	+	–	–	–
8	*C. aerophila* Deflandre, 1929	+	+	+	+	–	+
9	*C. a. sphagnicola* Deflandre, 1929	+	+	+	+	+	–
10	*C. cassis* Wallich, 1864	+	+	+	–	+	–
11	*C. constricta* (Ehrenberg, 1841) Deflandre, 1929	–	–	–	–	+	–
12	*C. ecornis* Ehrenberg, 1841	+	+	+	+	–	–
13	*C. elongate* Penard, 1890	+	+	+	+	–	–
14	*C. laevigata* Penard, 1890	–	–	+	+	–	–
15	*C. minuta* Deflandre, 1929	+	–	+	+	+	–
16	*C. orbicularis* Deflandre, 1929	+	+	+	+	+	+
17	*C. platystoma* Penard, 1890	+	+	+	+	–	–
18	*C. sylvatica* Deflandre, 1929	+	+	+	–	+	+
	***** ***Cyclopyxis* Deflandre, 1929**						
19	*C. arcelloides* (Penard, 1902) Deflandre, 1929	–	+	+	+	–	–
20	*C. eurystoma* Deflandre, 1929	+	+	+	+	+	–
21	*C. kahli* Deflandre, 1929	+	+	+	+	–	–
	***** ***Trigonopyxis* Penard, 1912**						
22	*T. arcula* Leidy, 1879	+	+	+	+	+	+
23	*T. a. major* Chardez, 1960	+	–	–	–	+	+
24	*T. minuta* Schönborn et Peschke, 1988	–	+	+	+	+	–
	**** **Plagiopyxidae Bonnet et Thomas, 1960**						
	***** ***Bullinularia* Deflandre, 1953**						
25	*B. indica* (Penard, 1911) Deflandre, 1953	–	+	+	+	–	–
	***** ***Plagiopyxis* Penard, 1910**						
26	*P. callida* Penard, 1910	+	+	+	–	+	+
27	*P. declivis* Thomas, 1958	+	+	+	+	+	+
28	*P. labiata* Penard, 1910	–	+	+	–	–	–
29	*P. penardi* Thomas, 1958	+	–	–	–	+	+
	**** **Difflugiidae Wallich, 1864**						
	***** ***Difflugia* Leclerc, 1815**						
30	*D. bacillariarum* Perty, 1849	–	–	–	–	+	–
31	*D. elegans* Penard, 1890	–	–	–	–	+	–
32	*D. glans* Ehrenberg, 1832	–	–	+	–	–	–
33	*D. globulosa* Dujardin, 1837	+	–	–	–	–	–
34	*D. lucida* Penard, 1890	–	+	+	–	+	–
35	*D. minuta* Rampi, 1950	–	–	–	–	+	–
36	*D. oblonga* Ehrenberg, 1838	–	–	–	–	+	–
37	*D. oviformis* Penard, 1890	–	–	+	–	–	–
38	*D. penardi* Hopkinson, 1909	–	–	–	–	+	–
	**** **Lesquereusiidae Ogden, 1979**						
	***** ***Quadrulella* Cockerell, 1909**						
39	*Q. symmetrica* (Wallich, 1863) Schulze, 1875	–	–	–	+	–	–
	**** **Heleoperidae Jung, 1942**						
	***** ***Heleopera* Leidy, 1879**						

40	*H. petricola* Leidy, 1879	+	+	+	+	+	–
41	*H. rosea* Penard, 1890	+	–	–	–	+	+
42	*H. sphagni* Leidy, 1874	+	+	+	–	–	–
43	*H. sylvatica* Penard, 1890	+	–	–	–	+	+
	****** Hyalospheniidae Schultze, 1877**						
	******* *Hyalosphenia* (Stein, 1857) Schulze, 1877**						
44	*H. elegans* Leidy, 1879	–	–	–	–	+	–
45	*H. papilio* Leidy, 1879	–	+	+	+	+	–
46	*H. platystoma* West,1903	–	–	+	–	–	–
47	*H. subflava* Cash, 1909	–	–	–	–	+	–
	****** Nebelidae Taranek, 1882**						
	******* *Nebela* Leidy, 1874**						
48	*N. bigibossa* Penard,1890	+	–	+	–	–	–
49	*N. bohemica* Taranek, 1882	+	+	+	–	+	+
50	*N. carinata* (Archer, 1867) Leidy, 1879	–	–	–	+	–	–
51	*N. caudate* Leidy, 1879	+	–	–	–	–	–
52	*N. collaris* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879	+	+	+	+	+	–
53	*N. (Arginnia) dentistoma* Penard, 1890	+	+	+	+	+	–
54	*N. (A.) d. hesperia* Wailes, 1913	+	+	+	–	–	–
55	*N. d. lacustris* Wailes, 1912	+	–	–	–	–	–
56	*N. d. laevis* Hopkinson, 1908	+	+	+	–	–	–
57	*N. d. hesperia* Wailes, 1913	–	+	–	–	–	–
58	*N. galeata* Penard, 1902	–	–	–	–	–	+
59	*N. griseola* Penard, 1911	+	+	+	–	–	–
60	*N. gertrudena* Jung, 1942	+	+	–	–	–	–
61	*N. lageniformis* Penard, 1902	+	–	+	+	+	+
62	*N. marginata* Penard, 1902	–	–	–	–	+	–
63	*N. militaris* Penard, 1902	+	+	+	+	+	+
64	*N. minor* Penard, 1902	+	–	+	–	–	–
65	*N. parvula* Cash, 1909	+	+	+	+	+	+
66	*N. (Porosia) bigibossa* Archer, 1867	–	–	+	–	–	–
67	*N. tenella* Penard, 1893	–	–	+	–	–	–
68	*N. tincta* Leidy, 1879	+	+	+	+	+	+
69	*N. tubulata* Brown, 1911	+	–	–	–	+	–
70	*N. tubulosa* Penard, 1890	+	+	–	–	–	–
71	*N. wailesi* Deflandre, 1936	+	+	+	+	+	–
72	*N. wetekampi* Jung, 1942	+	–	+	–	–	–
	****** Phryganellidae Jung, 1942**						
	******* *Phryganella* Penard, 1902**						
73	*Ph. acropodia* (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909	+	+	+	+	–	+
74	*Ph. hemisphaerica* Penard, 1902	+	–	–	–	+	+
	******Cryptodifflugiidae Jung, 1942**						

	***** ***Cryptodifflugia*** **Penard, 1890**						
75	*C. compressa* Page, 1902	–	+	–	–	–	–
76	*C. horrida* Page, 1966	+	+	+	–	–	–
77	*C. oviformis* Penard, 1890	+	–	+	–	+	+
78	*C. psammophila* Golemansky, 1970	+	+	+	–	–	–
	RHIZARIA Cavalier-Smith, 2002						
	**** Cyphoderiidae de Saedeleer, 1934**						
	***** ***Cyphoderia*** **Schlumberger, 1845**						
79	*C. ampulla* (Ehrenberg, 1840) Leidy, 1879	+	–	–	–	+	+
	**** Euglyphidae Wallich, 1864**						
	***** ***Assulina*** **Leidy, 1879**						
80	*A. muscorum* Greef, 1888	+	+	+	+	+	+
81	*A. seminulum* Ehrenberg, 1848	+	+	+	+	+	+
82	***** ***Euglypha*** **Dujardin, 1841**						
83	*E. ciliata* Wailes, 1915	+	+	+	+	+	–
84	*E. c. glabra* Wailes, 1915	+	+	+	+	–	+
85	*E. c. heterospina* Wailes, 1915	+	+	+	–	–	–
86	*E. compressa* Carter, 1864	–	–	–	–	+	–
87	*E. c. glabra* Wailes, 1915	–	–	–	–	+	–
88	*E. cristata* Leidy, 1879	–	–	–	–	+	–
89	*E. c. decora* Jung, 1942	–	+	+	–	–	–
90	*E. c. major*, Wailes 1912	+	+	+	–	–	–
91	*E. denticulata* Brown, 1912	–	+	+	–	–	–
92	*E. filifera spinosa* Wailes,1912	+	–	–	–	–	–
93	*E. laevis* Perty, 1849	+	+	+	–	+	+
94	*E. marginata* Van Oye, 1957	+	+	–	–	–	–
95	*E. polylepis* Bonnet, 1959	+	–	+	–	–	–
96	*E. rotunda* Ehrenberg, 1845	+	+	+	–	+	+
97	*E. scutigera* Hingley 1993	+	+	+	–	–	–
98	*E. strigosa* Leidy, 1878	+	+	+	+	+	+
99	*E. s. glabra* Wailes, 1898	+	+	+	+	+	+
100	*E. tuberculata* Dujardin, 1841	+	+	+	+	+	–
101	*E. t. minor* Taranek,1882	–	+	–	–	–	–
	***** ***Tracheleuglypha*** **Deflandre, 1928**						
102	*T. dentata* Deflandre,1938	+	+	+	+	+	+
	***** ***Placocista*** **Leidy, 1879**						
103	*P. lens* Penard, 1899	+	+	+	–	–	–
104	*P. spinosa* (Carter, 1865) Leidy, 1879	–	–	–	–	+	–
	**** Trinematidae Hoogenraad et de Groot, 1940**						
	***** ***Corythion*** **Taranek, 1881**						
105	*C. delamarei* Bonnet, Thomas, 1960	+	+	+	+	–	–
106	*C. dubium* Taranek, 1881	+	+	+	+	+	+
107	*C. orbicularis* (Penard, 1910) Iudina, 1996	+	+	+	+	+	+

108	*C. pulchellum* Penard, 1890	+	–	–	–	–	–
	***** ***Trinema* Dujardin, 1841**						
109	*T. complanatum* Penard, 1890	+	+	+	+	+	+
110	*T. enchelys* (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878	+	+	+	+	+	+
111	*T. galeata* Penard, 1890	+	–	+	–	–	–
112	*T. grandis* (Chardez,1960) Golemansky, 1963	–	–	+	+	–	–
113	*T. leidyi* Chardez, 1981	–	–	–	+	–	–
114	*T. lineare* Penard, 1890	+	+	+	+	+	+
115	*T. penardi* Thomas et Chardez, 1958	+	+	+	+	+	+
	**** **Amphitremidae Poche, 1913**						
	***** ***Archerella* Loeblich et Tappan, 1961**						
116	*A. flavum* Archer, 1877	–	+	+	–	–	–
	**** **Pseudodifflugiidae de Saedeleer, 1934**						
	***** ***Pseudodifflugia* Schlumberger, 1845**						
117	*P. gracilis tericola* Schlumberger, 1845	+	+	–	+	–	–
	Количество видов	**75**	**66**	**77**	**48**	**61**	**36**

*Примечание. Типы тайги (ЧЗ – чернично-зеленомошная, КП – крупнопапоротниковая, ВТ – высокотравная, МП – мелкопапоротниковая, ХС – хвощево-сфагновая, ЧС – чернично-сфагновая).

В списке видов наиболее представлены роды: *Nebela*, *Euglypha*, *Centropyxis*, *Difflugia*. Для этих родов характерно как наибольшее число видов, так и высокая численность особей каждого из них. Виды этих родов являются типичными эврибионтными почвенными обитателями. Во всех исследованных типах леса отмечены 19 видов (16,2%), и 31 вид (26,5%) обнаружен только в одном из них.

В 2010 г. наиболее богатым по числу встречаемых видов оказалось сообщество ХС (61 вид), меньше видов в типах леса МП и ВТ (48 и 47 видов), самое низкое число видов обнаружено в ЧС (36 видов); всего 65. В 2012 г. в трех типах леса распределение числа встречаемых видов раковинных амеб в сообществах оказалось следующим: ЧЗ (61), КП (57), ВТ (69); всего – 76. Следует отметить, что в 2010 г. среди этих трех типов леса разнообразие раковинных амеб так же была наибольшим в ВТ (47 видов) (рис. 2).

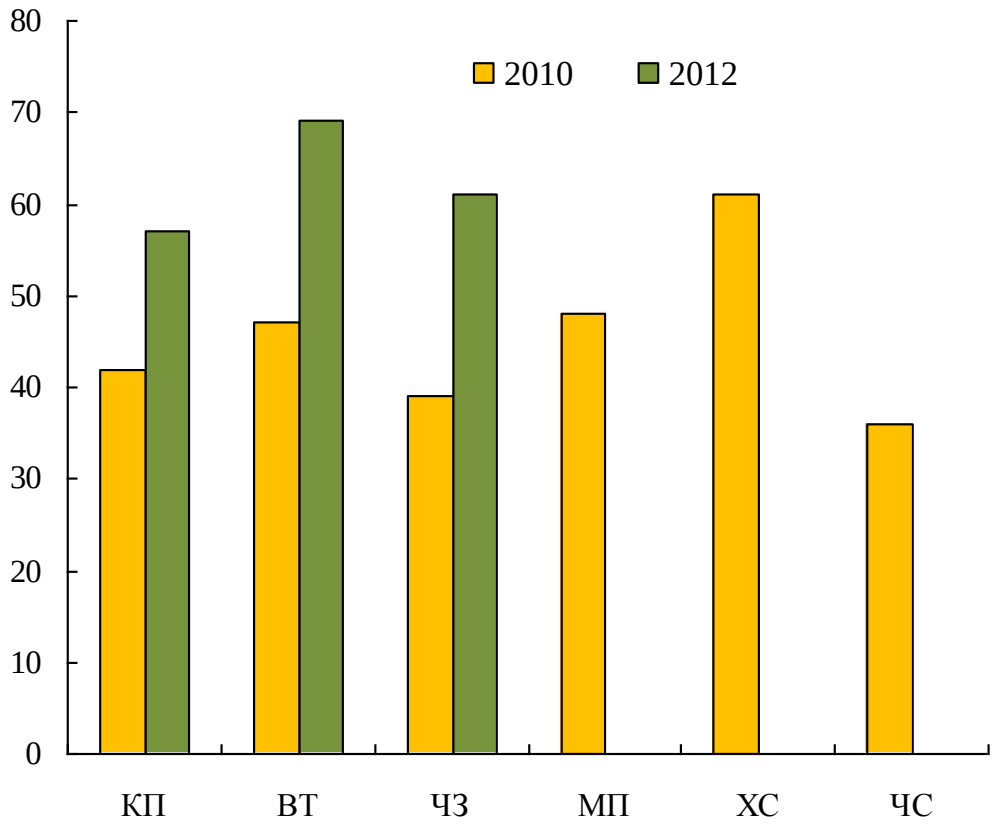

Рис. 2. Общее число видов, встречаемых в каждом биотопе Печоро-Илычского заповедника в 2010 и 2012 годах. Обозначения типов леса: МП – мелкопапоротниковый; КП – крупнопапоротниковый; ВТ – высокотравный; ХС – хвощево-сфагновая; ЧС – чернично-сфагновый; ЧЗ – чернично-зеленомошный.

Обнаруженный нами уровень видового богатства является максимальным для почв темнохвойной тайги по сравнению с имеющимися до настоящего момента данными. Предыдущие исследования аналогичных биогеоценозов выявляли от 25 до 65 видов (Lousier, 1975; Schönborn 1986; Aescht, Foissner, 1994; Bobrov et al., 1994; Рахлеева, 2002). Различия между существующими оценками, по всей видимости, определяются биотопической гетерогенностью в разных типах тайги, возможным антропогенным влиянием, особенностью климата, количеством исследованных образцов, уровнем таксономического разрешения. Поэтому, несмотря на то, что мы обнаружили максимальное на данный момент видовое богатство, нельзя однозначно утверждать, что биотопы темнохвойной тайги Печоро-Илычского биосферного заповедника представляют собой

исключительно благоприятные условия для формирования высокого видового разнообразия корненожек. Для того чтобы это действительно утверждать, необходимо, чтобы на других территориях исследования были бы проведены по аналогичной схеме, включающей учет максимального биотопического разнообразия, имеющегося в ландшафте, а также аналогичное нашему, высокое таксономическое разрешение (до уровня субвидовых таксонов). Настоящая работа представляет собой пример организации исследований биоразнообразия раковинных амеб в темнохвойной тайге, что позволило выявить высокое видовое разнообразие организмов, и может служить ориентиром для проведения будущих исследований по всему миру.

В два года исследования в трех типах леса наибольшее разнообразие видов обнаружено в высокотравном лесу, который по представлениям геоботаников находится на поздних этапах прогрессивной сукцессии (Смирнова и др., 2006).

Видовое разнообразие раковинных амеб (иерархический подход)

Анализ иерархического разнообразия по двум годам исследования свидетельствует о том, что в 2010 году общее (γ) разнообразие складывается на 21,3% из α-разнообразия на уровне проб (αsp) и на 78,5% из β-разнообразия. В 2012 году соотношение данных почти такое же: 21,7% – α-разнообразие на уровне проб и 78,3% – β-разнообразие (табл. 2).

Таблица 2. Результаты анализа иерархического разнообразия по двум годам исследования

Год	α_{sp}	β-разнообразие			
		общее	β_{sp}	β_{bt}	β_{vt}
2010	21,3	78,5	12,5	25,0	44,0
2012	21,7	78,3	12,1	47,7	19

β_{sp} – разнообразие на уровне проб, β_{bt} – на уровне биотопа, β_{vt} – на уровне типа растительности.

Локальными факторами, определяющими разнообразие на низших уровнях иерархии, могут служить: степень зарастания субстрата (β_{bt}), тип растительности (β_{vt}). В 2012 г. большее значение βbt можно объяснить тем, что пробы отбирали на

разных стадиях сукцессионного развития биотопов, а отличия в значении βvt связаны с меньшим числом исследованных типов леса.

Бета-разнообразие на всех уровнях иерархии по двум годам было достоверно выше, чем это могло бы быть в случае случайного распределения видов ($p < 0.001$). Все это в совокупности позволяет рассматривать сообщества раковинных амеб в пределах ландшафта темнохвойной тайги как бета-доминантные. При этом, при переходе от микро- к мезо- и макроуровню значение β-компоненты увеличивается (например, в 2012 году: 70,5% → 77% → 78,5%).

Вклад α-компоненты (уровень проб) в общее γ-разнообразие на уровне ландшафта варьировал в пределах 18–25% и был достоверно ниже, чем при случайном распределении ($p < 0.001$). При этом максимальное видовое богатство объясняется высоким вкладом β-компоненты (β_{bt} + β_{sp}): в 2010 г в хвощево-сфагновой и высокотравной тайге в (43–50% по сравнению с 27–34% в других типах леса) и в 2012 г. в высокотравной тайге (68, 3% по сравнению с другими типами леса 51,9–57,6%).

Видовое богатство раковинных амеб также различается в разных типах биотопов. В 2010 г. максимальные показатели отмечены в подкроновых участках ели (*Picea obovata*) (62 вида) и на валежинах (61), а в 2012 г. на валежинах (51–53). Вклад альфа-компоненты варьировал в 2010 г. между 13% и 27% , а в 2012 г. – между 15% и 41%

В 2012 г. максимальные показатели характерны для валежин (51–53 вида). В подкроновых и межкроновых участках отмечен минимальный уровень видового богатства (26–30). Вклад альфа-компоненты варьировал между 15% и 41% с минимальными показателями на вывале (15–27%) и максимальными показателями на валежине (27–39%) и в межкроновых участках (28–41%). Доля β-компоненты была максимальной на вывале.

Таким образом, во всех случаях (все типы растительности и типы биотопов) α-компонента оказалась меньше, а β-компонента выше, чем это было бы при случайном распределении видов. Подобные закономерности свидетельствуют о том, что сообщества раковинных амеб существенно агрегированы на трех уровнях

ландшафтной иерархии (Shorrocks, Sevenster, 1995; Crist et al., 2003). Эти результаты хорошо согласуются с некоторыми предыдущими рабо-тами (Mazei, 2008), в которых было отмечено, что разнообразие сфагнобионт-ных раковинных амеб характеризуется как β-доминантное на всех уровнях ландшафтной иерархии. (Shorrocks, Sevenster, 1995; Crist et al., 2003). Эти результаты хорошо согласуются с некоторыми предыдущими работами (Mazei, 2008), в которых было отмечено, что разнообразие сфагнобионтных раковинных амеб характеризуется как β-доминантное на всех уровнях ландшафтной иерархии вплоть до уровня экорегионов, различия между которыми существенно ниже, чем различия в пределах регионов, связанные с различиями в типах растительности (ландшафтный уровень) и биотопов (биогеоценотический уровень). Последние связаны с вариациями конкретных факторов среды (степень увлажненности, кислотность, содержание биогенов и др.), которые, как было показано ранее (Booth, Zygmunt 2005; Krashevska et al., 2010; Wilkinson et al., 2012) определяют видовую специфику локальных сообществ почвообитающих раковинных амеб. Вместе с тем наши наблюдения противоречат результатам о распределении коловраток, обитающих в эпифитных и эпилитных лишайниках (Fontaneto et al., 2011), что может быть связано с тем, что лишайники сами по себе формируют достаточно однотипную среду вне зависимости от расположения в пространстве, что, соответственно, приводит к пространственной гомогенности сообществ коловраток.

Известно также, что агрегации раковинных амеб могут проявляться и в пределах макроскопически однородных биотопов (Balik, 1996a; Mitchell et al. 2000; Mazei et al., 2011; Tsyganov et al., 2012), что может быть связано с перемещениями организмов и взаимодействием популяций. Однако в настоящем исследовании гетерогенность сообществ на этом уровне оказалась меньшей, чем на более высоких уровнях – биогеоценотическом и ландшафтном.

Исследованные нами типы растительности и типы биотопов различаются по структуре формирования видового богатства в них. Разнообразие раковинных амеб было максимальным в хвощево-сфагновой, мелкопапоротниковой и

высокотравной тайге. Причем это может быть связано не столько с наиболее благоприятным гидрологическим режимом (высокая и постоянная влажность), сколько с их высокой пространственной гетерогенностью. Этот факт показывают важную роль типа **растительности** как таковой в формировании видового разнообразия почвенных микроорганизмов, что было известно ранее и для более крупных почвенных обитателей (Veech, Crist, 2007). Максимальное видовое богатство корненожек среди типов биотопов было отмечено в биотопах **под кронами ели**, а также **на валежинах**. Высокое разнообразие в подкроновых участках определяется, главным образом, α-компонентой. Иными словами, каждая проба, взятая из этого биотопа, содержит большое количество видов. Это может объясняться тем, что условия под кронами ели представляют собой наиболее зрелые и стабильные биотопы, что позволяет сформироваться сложным микробным сообществам, благодаря формированию многочисленных связей, определяющих тонкое разделение нишевого пространства. Валежины, напротив, представляют собой мозаику проходящих деградационных микросукцессий, в результате чего, каждая проба содержит небольшое число видов. Общее же высокое видовое разнообразие обусловлено наличием большого количества отличающихся друг от друга небогатых видами локальных сообществ корненожек. Последнее связано, главным образом, с процессами колонизационной динамики вновь образуемых биотопов (Burkovsky et al., 2011), что, как известно, в существенной степени стохастично (Wanner et al., 2007).

ГЛАВА 4. СООБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ В ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГЕ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ ВЕТРОВАЛА

Обилие и структура сообществ в 2010 г.

Исследования сообществ раковинных амеб в шести типах леса показали, что численность раковинок в локальных сообществах корненожек изменяется в довольно широких пределах. В тайге крупнопапоротниковой соответствующие показатели максимальны – до 190 тыс. экз./г абсолютно сухого субстрата. Минимальные значения (≤ 500 экз./г) характерны для отдельных биотопов чернично-зеленомошного и высокотравного участков тайги.

Результаты анализа главных компонент свидетельствуют о том, что первые две оси объясняют 37.1% общей дисперсии видовой структуры сообществ (рис. 3). Первая главная компонента отражает различия в сообществах в соответствии с **типом растительности** (рис. 3а), тогда как вторая отражает, главным образом, специфику локальных ассоциаций из **разных типов биотопов** (рис. 3б). Вдоль первой компоненты можно различить три группы проб (рис. 3а). Первая из них, расположенная в левой части диаграммы ординации, наиболее гомогенная и включает пробы, отобранные исключительно из сфагновой тайги (чернично-сфагновый и хвощево-сфагновый типы). Вторая группа, находящаяся в правой части диаграммы, включает пробы из высокотравной тайги. Третья наиболее гетерогенная группа, расположенная в центре и плавно переходящая во вторую, образована локальными сообществами корненожек из крупнопапоротниковой, чернично-зеленомошной и мелкопапоротниково-зеленомошной тайги. Наиболее характерные виды первой группы включают *Trinema lineare*, *Phryganella hemisphaerica* и *Nebela bohemica*. Вторая группа отличается преобладанием видов *Argynnia dentistoma*, *Nebela tincta* и *Corythion dubium*. *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis aerophila* и *C. aerophila sphagnicola* – индикаторы третьей группы проб.

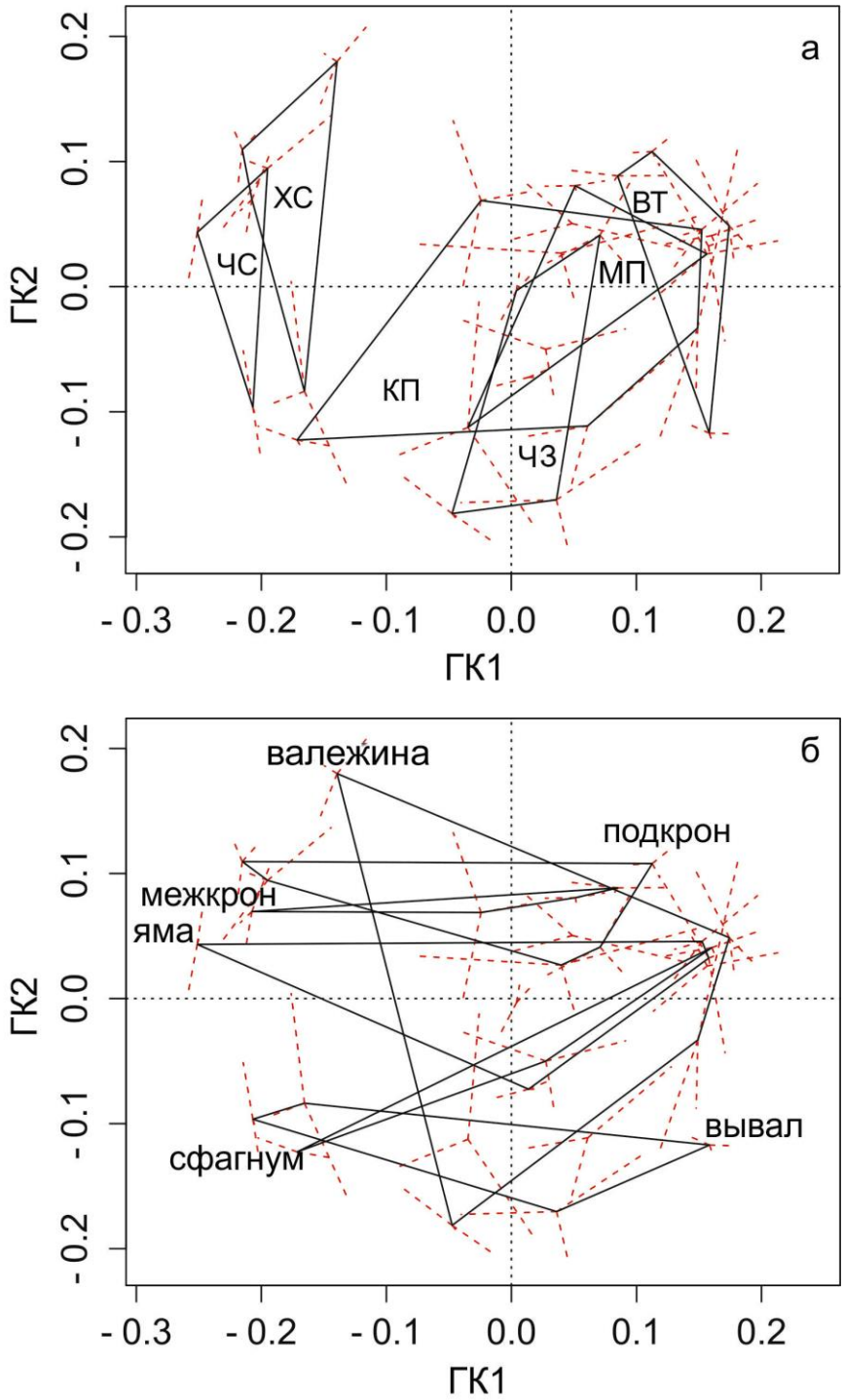

Рис. 3. Диаграмма анализа главных компонент, отражающая вариации локальных сообществ, формируемых в разных типах растительности (а) и типах биотопов (б). Многоугольники очерчивают расположение в пространстве осей проб, которые принадлежат к одному типу растительности (а) и типу биотопа (б). ЧС – тайга чернично-сфагновая, ХС – тайга хвощево-сфагновая, КП – тайга крупнопапоротниковая, ЧЗ – тайга чернично-зеленомошная, МП – тайга мелкопапоротниково-зеленомошная, ВТ – тайга высокотравная.

Вторая ось диаграммы ординации (рис. 5б) отражает постепенные изменения локальных сообществ в следующей последовательности биотопов: вывал – *Sphagnum* – валежина – яма вывала – подкроновые участки – межкроновые участки. Большие вариации в распределении точек **на вывалах и валежинах** свидетельствует о том, что эти биотопы характеризуются существенной гетерогенностью видового состава и отсутствием индикаторных видов.

Результаты наших исследований показывают, что наибольший вклад в гетерогенность видовой структуры сообществ раковинных амеб в темнохвойной тайге вносят факторы, оперирующие в больших масштабах иерархии, а именно, связанных с типом растительности, по сравнению с более низкими уровнями, такими как тип биотопа или внутрибиотопическая гетерогенность. В самом деле, растительность связана с совокупностью экологических факторов, которые важны для раковинных амеб, таких как гидрологический режим, кислотность, качество и количество органического вещества и др. (Ledeganck et al., 2003; Tsyganov et al., 2013). Кроме того, растения могут определять структуру сообществ корненожек через выделение биологически активных веществ (Bonkowski, 2004, Jassey et al., 2013). При этом различия в характеристиках окружающей среды между разными биотопами в пределах отдельного типа растительности всегда меньше, чем в разных типах растительности, что и определяет меньшую вариабельность сообществ корненожек.

Интересно отметить факт большой гетерогенности сообществ раковинных амеб во вновь образуемых в результате ветровала биотопах (таких как упавшие стволы деревьев, холмы вывалов). Возможным объяснением этому может послужить представление о динамическом (сукцессионном) характере местообитаний (Lousier, 1982; Wanner et al., 2005). Принимая во внимание стохастическую природу начальных стадий сукцессий (Wanner et al., 2007), можно предположить, что постоянно возникающие естественные нарушения в таежных биогеоценозах в форме ветровалов являются факторами поддержания

регионального пула видов раковинных амеб за счет постоянно формируемых новых биотопов, в которых развиваются соответствующие микросукцессии.

Наиболее гетерогенные сообщества корненожек чернично-зеленомошного и крупнопапоротникового типов леса, а также наиболее приближенных к выходу на стационарный режим в ходе сукцесионного развития в высокотравной тайге были исследованы более детально в 2012 г.

Сообщества раковинных амеб в трех типах леса (ЧЗ, КП, ВТ) в 2012 г.

Не вызывает сомнения, что сохранения биоразнообразия лесной растительности должно основываться на теоретических представлениях о ее составе и структуре, сформировавшихся при отсутствии антропогенных воздействий и природных катастроф, а также на натурных описаниях наименее нарушенных лесных сообществ (Смирнова, 2004). В бореальных (таежных) лесах Европейской России в таком качестве обычно рассматривают старовозрастные или разновозрастные темнохвойные леса. Однако подробные исследования, в том числе и в Печоро-Илычском заповеднике (Смирнова и др., 2006) показали, что и эти леса, в большинстве своем, испытали антропогенные, в том числе пирогенные, воздействия и представлены сукцессионными сообществами, видовое и структурное разнообразие которых существенно различно. Дальнейшая судьба этих сообществ также может быть разной вследствие разности протекающих сукцессионных процессов. Коллективом исследователей были поставлены задачи: описать и типизировать сообщества старовозрастных темнохвойных лесов модельных регионов Европейской России; оценить их видовое и структурное разнообразие; определить их сукцессионный статус и составить предварительные прогнозы изменения биоразнообразия в ходе сукцессий (Смирнова и др., 2006). По мнению авторов, климаксные экосистемы представляли собой сложный комплекс собственно лесных участков, где устойчиво возобновлялись теневыносливые виды, и зоогенных полян, сформированных копытными, где развивался подрост светолюбивых видов деревьев. Поскольку в настоящих теневых лесах устойчиво возобновляться может

только часть видов деревьев из региональной флоры, то такие леса авторы предлагают называть квазиклимаксными. Согласно продолжительным и подробным исследованиям была произведена оценка сукцессионного состояния выделенных типов леса, мы ее приводим ниже.

Сообщества **высокотравных** типов рассматриваются либо как максимально приближенные к квазиклимаксовым (поздний этап прогрессивной сукцессии), либо как сообщества, не испытавшие серьезных нарушений в прошлом (собственно квазиклимаксовые). Поскольку следы нарушений не только в растительности, но и в почвенном покрове могут стать незаметными после смены нескольких (многих) поколений эдификаторов при спонтанном развитии, разделить эти два варианта очень сложно. Следует отметить, что сообщество одного типа, выделенного по признакам растительности, часто соответствует нескольким биогеоценозам, если при их выделении учитывать таксономические или сукцессионные признаки почв.

Исходя из современного состояния сообществ исследованных высокотравных типов, можно предположить, что в дальнейшем, при условии спонтанного развития (отсутствии природных и антропогенных нарушений) по мере смены поколений эдификатора (эдификаторов) структурное и видовое разнообразие таких сообществ будет незначительно увеличиваться до момента выхода на стационарный режим.

Сообщества неморально-бореальных и **крупнопапоротниковых** типов можно рассматривать как среднесукцессионный этап прогрессивной сукцессии – формирование сообществ квазиклимаксовых высокотравных типов. Их дальнейшее развитие в наибольшей степени определяется возможностями поступления и приживания диаспор высших растений, грибов и представителей других царств. При отсутствии возможности поступления диаспор тех ли иных видов за время смены нескольких поколений эдификаторов сообщества этих типов перейдут в субквазиклимаксовое состояние.

Сообщества бореально-мелкотравных, **черничных и зеленомошных** типов можно рассматривать как раннесукцессионный этап прогрессивной сукцессии –

формирование сообществ квазиклимаксовых высокотравных типов. В крайне бедных экотопах, сообщества могут превратиться в чернично-зеленомошные пустоши (Смирнова, Коротков, 2001).

Раковинные амебы – один из важных компонентов биогеоценозов и удобный объект для экологических исследований. В связи с этим в ходе выполнения этой части работы мы, поставили перед собой задачу изучить особенности сообществ тестацей в разных типах лесов средней тайги Печоро-Илычского биосферного заповедника, а также сукцессионные изменения сообществ тестаций **на начальных этапах почвообразования**, что может быть использовано еще и **при оценке скорости формирования почв** (Бобров, 1999).

В трех типах темнохвойного леса обнаружено 76 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб, относящихся к 12 семействам и 19 родам: *Arcellidae* (2 вида), *Centropyxidae* (14), *Plagiopixidae* (5), *Nebelidae* (20), *Hyalosphaeniidae* (2), *Phryganellidae* (1), Difflugiidae (2), Cryptodifflugiidae (4), *Heleoperidae* (2), *Euglyphidae* (18), *Trinematidae* (9), *Pseudodifflugiidae* (1) (табл. 3).

Таблица 3. Видовой состав и распределение богатства видов в трех типах леса Печоро-Илычского заповедника

Тип леса	Чернично-зеленомошный (ЧЗ)			Крупно-папоротниковый (КП)			Высокотравный (ВТ)		
Биотоп	яма	вывал	вале-жина	яма	вывал	вале-жина	яма	вывал	вале-жина
Arcella arenaria	+	+	+	+	+	+	+	+	+
A. catinus	+	+	+	+	–	+	–	+	+
Assulina muscorum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Assulina seminulum	+	+	+	–	+	+	–	+	+
Bullinularia indica	+	–	–	–	–	+	–	+	–
Centropyxis aculeata	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Centropyxis aerophila	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. aerophila spagnicola	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Centropyxis cassis	–	+	–	+	+	+	+	+	+
Centropyxis ecornis	–	–	+	–	+	+	–	+	+
Centropyxis elongata	+	–	+	+	–	+	+	+	+
Centropyxis laevigata	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Centropyxis minuta	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Centropyxis orbicularis	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Centropyxis platystoma	–	+	+	+	+	–	+	+	+
Centropyxis sylvatica	–	+	+	–	–	–	–	+	+
Corythion delamarei	+	+	+	+	–	+	–	–	+
Corythion dubium	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Corythion orbicularis	+	+	+	+	–	+	–	+	+
Corythion pulchellum	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Cryptodifflugia psammophila	+	–	+	+	+	+	+	–	+
Cryptodifflugia horrida	+	–	+	–	–	+	–	–	–
Cyclopyxis euristoma	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cyclopyxis kahli	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Difflugia glans	+	–	–	–	–	+	+	–	–
Difflugia lucida	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Difflugiella oviformis	–	–	+	–	–	–	–	–	+
Euglypha ciliata	+	–	+	–	+	+	+	–	+
Euglypha ciliata glabra	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Euglypha ciliata heterospina	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Euglypha cristata decora	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Euglypha cristata major	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Euglypha denticulata	–	–	–	–	+	–	–	+	–
Euglypha filifera spinosa	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Euglypha laevis	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Euglypha polylepis	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Euglypha rotunda	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Euglypha scutigera	+	+	–	+	+	+	+	–	+
Euglypha strigosa	+	–	+	+	–	–	–	–	–
Euglypha strigosa glabra	+	+	+	–	+	+	–	–	+
Euglypha tuberculata	+	–	+	–	–	+	+	–	+
Heleopera petricola	+	+	+	–	+	+	+	+	+
Heleopera sphagni	+	+	+	–	–	+	+	+	+
Hyalosphenia papilio	–	–	+	–	+	+	+	–	+
Hyalosphenia platystoma	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Nebela (Argynnia) dentistoma	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Nebela (A.) dentistoma laevis	+	+	+	+	–	+	+	+	+
Nebela (A.) d. hesperia	+	+	+	–	–	+	–	–	+
Nebela (A.) d. lacustris	–	+	+	–	–	+	–	–	–
Nebela (A.) d. hesperia	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Nebela (A.) gertrudeana	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Nebela (A.) caudata	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Nebela (Porosia) bigibossa	–	–	–	–	–	+	+	–	–
Nebela (Psysochilla) griseola	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Nebela bohemica	+	+	+	+	–	+	+	–	+
Nebela collaris	+	+	+	+	+	+	–	–	+

Nebela militaris	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Nebela minor	–	+	+	–	–	–	–	–	+
Nebela parvula	+	+	+	+	+	+	–	–	+
Nebela tincta	–	+	+	–	–	+	–	–	+
Nebela tubulata	+	–	+	+	–	–	–	–	–
Nebela wailesi	–	+	+	+	–	+	+	–	+
Nebela wetekampi	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Phryganella acropodia	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plagiopyxis labiata	–	+	–	–	+	–	+	–	–
Plagiopyxis caliada	+	+	–	–	+	+	+	+	–
Plagiopyxis declivis	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pseudodifflugia gracilis tericola	–	–	+	–	–	–	–	–	–
Tracheleuglypha dentata	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trigonopyxis arcula	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trinema complanatum	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trinema enchelys	+	+	+	–	+	+	+	–	+
Trinema galeata	+	–	+	–	–	–	–	–	+
Trinema lineare	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trinema penardi	+	+	+	+	–	+	–	–	+

Перечисленные таксоны различаются по строению псевдоподий, размерам и морфологическим типам раковинок, жизненные формы которых определяются условиями обитания. Фаунистическое разнообразие складывается, в основном, за счет представителей семейств Centropyxidae, Nebelidae, Euglyphidae. Значительное количество обнаруженных видов являются характерными обитателями водно-мохово-почвенной группы корненожек (Корганова, Рахлеева, 1997; Chardez, 1967).

Частота встречаемости отдельных видов представлена в табл. 4. Почти половина видов распространена достаточно широко. Некоторые из них отмечены более чем в 50% проб в том или ином типе леса

Один эврибионтный вид *Centropyxis aerophila* обнаружен во всех пробах. Почти во всех пробах (не ниже 85%) отмечены следующие виды: *Assulina muscorum*, *Centropyxis a. spagnicola*, *Centropyxis orbicularis*, *Corythion dubium*, *Cyclopyxis euristoma*, *Euglypha rotunda*, *Plagiopyxis declivis*, *Trinema complanatum*, *Trinema lineare*. **14 видов**, можно отнести к редким – *Corythion pulchellum*, *Cryptodifflugia horrida*, *Euglypha denticulata*, *Euglypha strigosa*, *Hyalosphenia*

platystoma, Nebela (A.) gertrudeana, Nebela (A.) caudata, Nebela (Porosia) bigibossa, Nebela minor, Nebela tubulata, Nebela wetekampi, Plagiopyxis labiata, Pseudodifflugia gracilis tericola, Trinema galeata. Более часто эти виды отмечены в чернично-зеленомошном лесу **(10)**, реже – в крупнопапоротниковом (**7**) и высокотравном (**5**). Еще 12 видов нечасто встречаются в исследованных биотопах, средняя частота встречаемости не более 10% – эврибионтные (*Centropyxis laevigata, C. minuta, Difflugia lucida, Euglypha filifera spinosa, E. laevis, Nebela dentistoma hesperia*), бриофильные (*Euglypha cristata decora, Nebela bigibosa*) и гидрофильные (*Difflugia glans, Difflugiella oviformis, Nebela tubulosa, Pseudodifflugia gracilis tericola*).

Десять видов (13%) являются доминантами. Среди них как сфагнобионты, так и педобионты со следующими морфологическими типами раковин: акростомным – *Assulina muscorum,* плагиостомными – *Centropyxis aerophila, C. a. spagnicola, Corythion dubium, Trinema complanatum, T. lineare*; центростомными – *Cyclopyxis eurystoma*; *Phryganella acropodia, Trigonopyxis arcula*; криптостомной – *Plagiopyxis declivis*. Установлено, что морфологическая структура населения тестацей может быть использована как экологический индикатор, характеризующий условия обитания в том или ином биотопе (Гельцер и др., 1985). Например, в гумусовых горизонтах почв раковинные амебы имеют уплощенную вентральную поверхность приосевой симметрии (*Cyclopyxis*), плагиостомный (*Centropyxis*) и криптостомный (*Plagiopyxis*) типы.

При ординации сообществ раковинных амеб в разных типах леса можно выделить следующие варианты (рис. 4). Сообщество чернично-зеленомошного леса (ЧЗ) на диаграме занимает крайнее левое положение; КП – верхнее левое и ВТ вместе с КП-я – центральное и правое нижнее. Наиболее гетерогенно сообщество крупнопапоротникового леса.

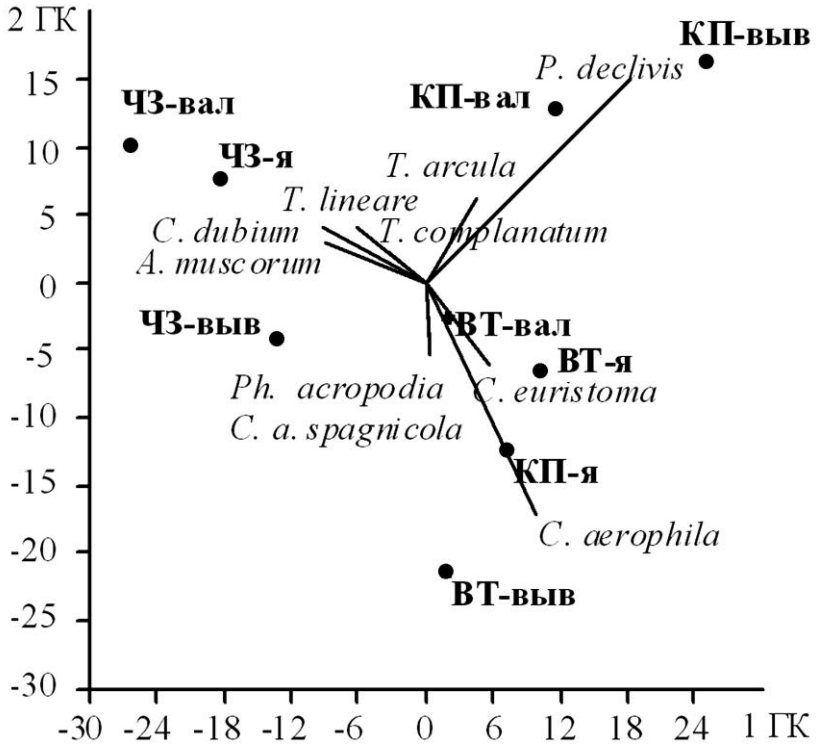

Рис. 4. Результаты ординации сообществ раковинных амеб из разных типов леса (ЧЗ – чернично-зеленомошный; КП – крупнопапоротниковый; ВТ – высокотравный) Печоро-Илычского заповедника по доминирующим видам методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет – 52% различий сообщества по видовой структуре, 2 ГК – 31%).

В первом типе леса (ЧЗ) доминируют сфагнобионты *Assulina muscorum, Corythion dubium,* педо- и эврибионты *Trinema complanatum, Trinema lineare*. Виды *A. muscorum* и *C. dubium* Бейенс с соавт. (Beyens et a, 1990) отмечает для местообитаний с кислыми условиями и сухими мхами. В то же время в сосновых лесах Томской и Кемеровской обл. они были найдены не только в моховом покрове, но и в самой почве (Булатова, 2010). Детальное исследование четырех видов рода *Corythion* показали, что в лесной подстилке соснового бора Ленинградской обл., где по сравнению с другими типами леса влажность относительно низкая, по численности преобладает *Corythion dubium* (Иудина, 1993). Два других типа лесов КП и ВТ с эврибионтом *Centropyxis aerophila,* сфагнобионтом-гидрофилом *Cyclopyxis euristoma* и сфагнобионтом-ксерофилом *Plagiopyxis declivis*. Отличаются эти два типа леса присутствием в первом – вида

сфагнобионта-ксерофила *Trigonopyxis arcula*, а во втором – видов эврибионтов *Centropyxis aerophila spagnicola* и *Phryganella acropodia*.

Во всех типах леса темнохвойной тайги заповедника значительную роль в формировании структуры играет **ветровал**. Интересно было выявить, как изменяется в них видовое богатство и численность раковинных амеб в разных биотопах. Видовое богатство почти во всех типах леса выше на валежинах и ниже на вывалах (рис. 5). При этом наиболее выразительные различия в высокотравном лесу, здесь также более выраженная гетерогенность на начальных стадиях восстановления после ветровала.

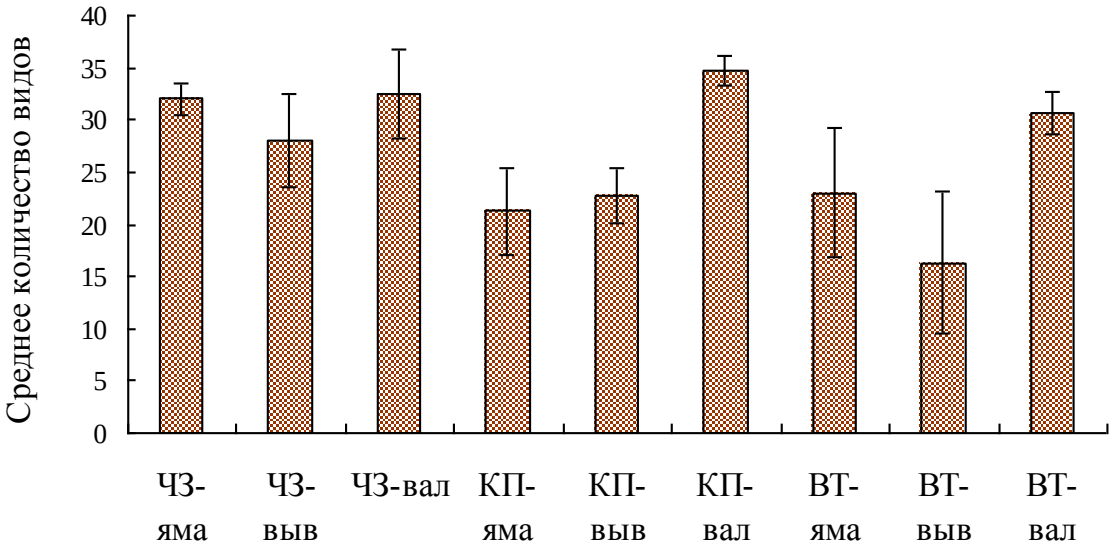

Рис. 5. Изменение видового богатства в сообществах раковинных амеб разных типов леса и стадий восстановления после ветровала Печоро-Илычского заповедника. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 4.

В чернично-зеленомошном (ЧЗ) лесу наименьшее видовое богатство в вывале обусловлено более сухими условиями, поэтому градиент (увеличение средних значений) следующий: вывал→яма→валежина. В крупнопапоротниковом (КП) лесу градиент разнообразия видов распределился наиболее ожидаемо: яма→вывал→валежина, вследствии того, что почва не осыпается с вывалов и заселение новых биотопов происходит по мере зарастания.

В высокотравном (ВТ) лесу распределение биоразнообразия сходно с ЧЗ: вывал→яма→валежина. Меньшее число видов на вывале обусловлено относительно сухими условиями и постоянным осыпанием субстрата.

Численность раковинных амеб также как и видовой состав выше на валежинах и ниже на вывалах, но только в ЧЗ и ВТ (рис. 6). В КП сообщества тестацей в биотопах на разных стадиях после ветровала развиваются по-другому. В яме их численность самая низкая и гомогенная, а на вывале более чем в 7 раз выше, чем в других типах леса, причем средние значения этого показателя очень изменчивые.

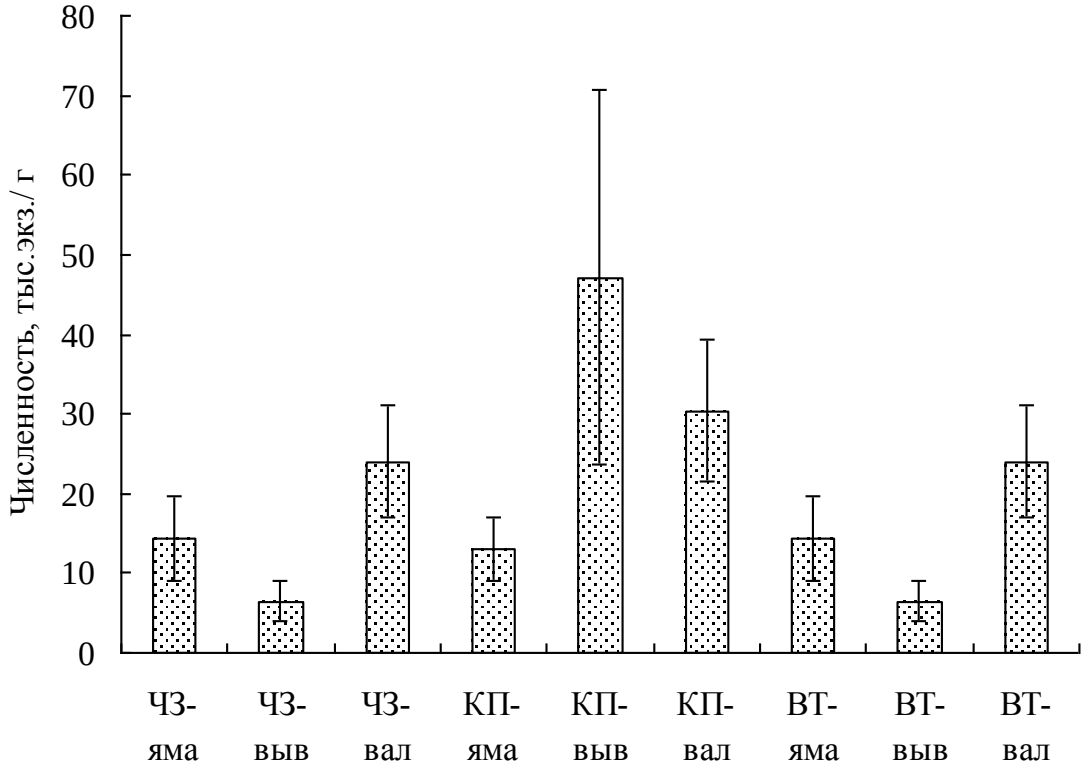

Рис. 6. Изменение численности в сообществах раковинных амеб разных типов леса и стадий восстановления после ветровала Печоро-Илычского заповедника. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 4.

Сходство сообществ раковинных амеб по видовому составу во всех типах леса тайги достаточно высокое (рис. 7). Можно выделить две группы с различиями чуть ниже 0.8. В первой группе оказалось сообщество всех стадий после ветровала в чернично-зеленомошном лесу, причем сообщество на валежине

в этом лесу (ЧЗ-вал) отличается больше от остальных. В то же время видовой состав сообщества в яме чернично-зеленомошного леса (ЧЗ-я) ближе к крупнопапоротниковому на валежине (КП-вал). А сообщество тестацей развивающееся в яме крупнопапоротникового леса, т. е следующей сукцессионной стадии (КП-я), оказалось близким к формирующемуся на валежине высокотравного леса (ВТ-вал). Во вторую группу вошли сообщества на начальных стадиях развития после ветровала в высокотравном лесу (ВТ-я, ВТ-выв) и на вывале в крупнопапоротниковом (КП-выв) лесу.

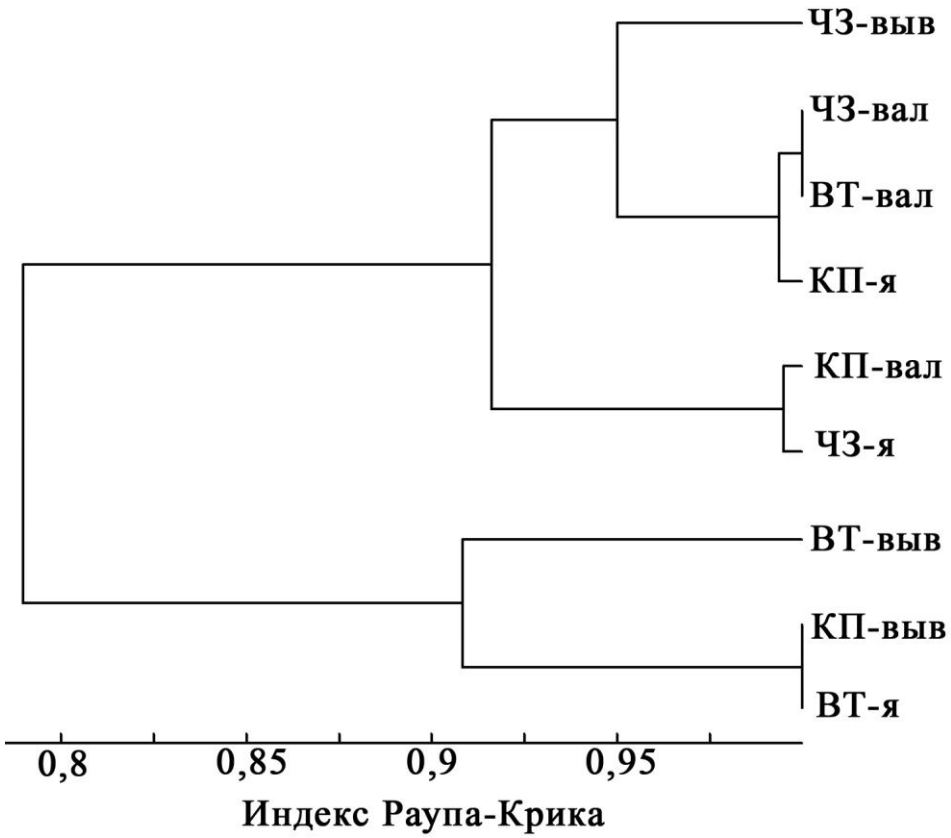

Рис. 7. Результаты классификации сообществ раковинных амеб при помощи кластерного анализа по видовому составу. Условные обозначения см. рис. 4.

Более значительные различия по структуре (рис. 8). При этом в чернично-зеленомошном лесу сообщества раковинных амеб в яме и валежине, образуя одну группу, отличаются от других с уровнем сходства 0,5, а на вывале ближе к состоянию на валежине в высокотравном лесу (ВТ). Структурные показатели сообществ раковинных амеб в ямах крупнопапоротникового и высокотравного

лесов сходны, а на следующих стадиях после ветровала, т. е. на вывалах и валежинах – отличаются.

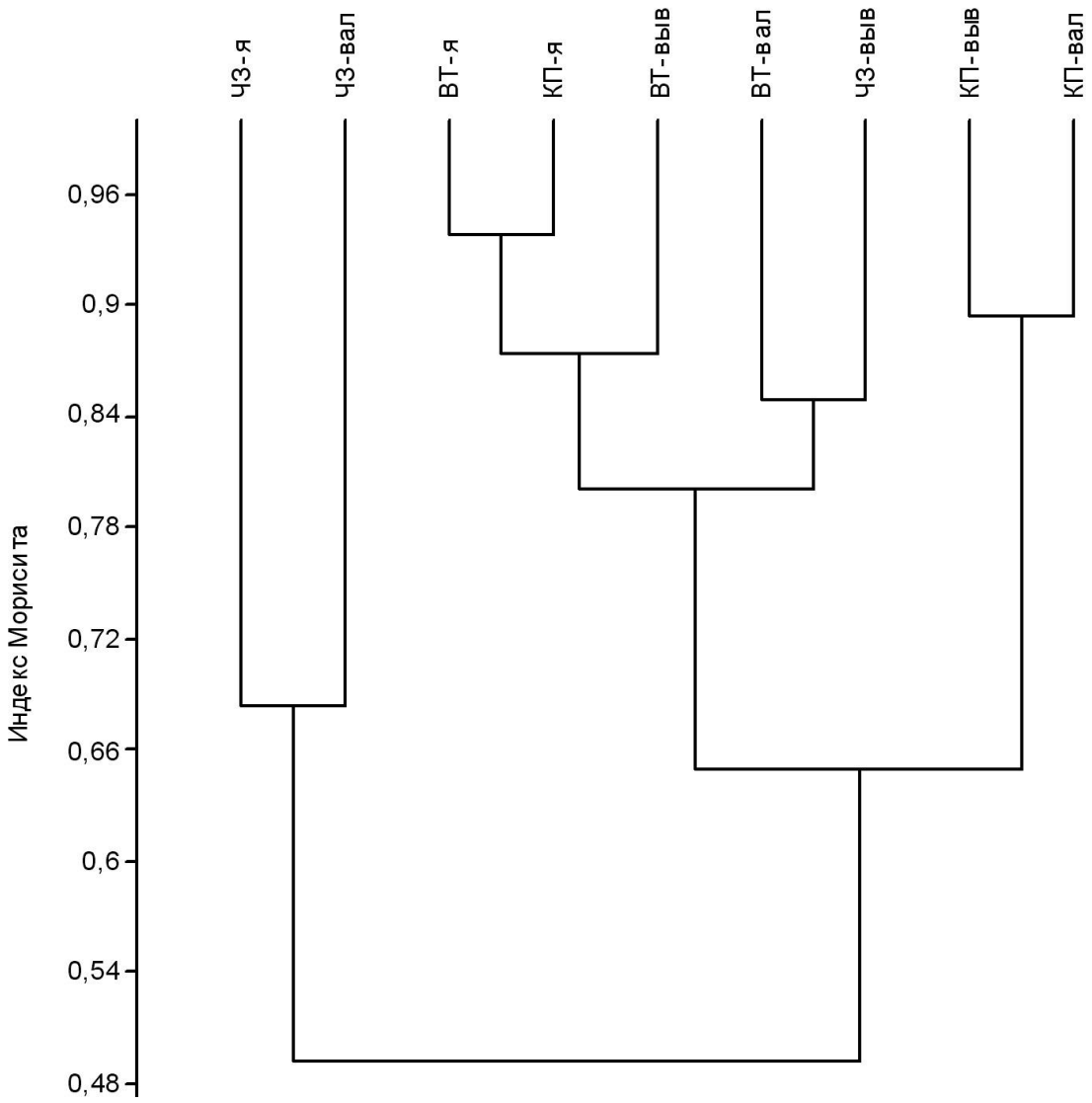

Рис. 8. Результаты классификации локальных сообществ раковинных амеб при помощи кластерного анализа по структурным параметрам. Условные обозначения см. рис. 4.

Различия в структурных параметрах сообществ раковинных амеб могут быть объяснены с помощью выявленных закономерностей при изучении почв. Так, в лесах темнохвойной тайги отмечен наиболее четко выраженный градиент кислотности почвы – от наиболее низких значениям у зеленомошных типов к наиболее высоким значениям pH и баллов кислотности по шкалам Г. Элленберга у высокотравных типов. Обеспеченность почвы азотом изменяется от низкой у

кустарничково-зеленомошных типов леса к высокой у травяно-папоротниковых (Смирнова и др., 2006).

Таким образом, если следовать выводам геоботаников, что последовательность развития типов леса следующая: ЧЗ → КП → ВТ, можно предположить, что на первичных этапах сукцессии в ЧЗ в сообществе раковинных амеб **редкие виды**, а также **сфагнобионты-ксерофилы**, позже в ценозах увеличивается разнообразие раковинных амеб, при этом за счет **эврибионтных видов**. Возможно, различия в кислотности среды обуславливают особенность сообщества раковинных амеб в чернично-зеленомошном лесу, находящемся на первых стадиях сукцессии. В крупнопапоротниковом и высокотравном лесах pH субстрата и содержание азота повышаются, поэтому сообщества амеб отличаются.

Сообщества раковинных амеб в чернично-зеленомошном лесу на разных стадиях восстановления

В чернично-зеленомошном лесу 13 доминантных видов (табл. 5). В **яме** заселение субстрата происходит достаточно динамично. На первой стадии здесь преобладают эврибионтные виды *C. a. spagnicola* (11%), *C. orbicularis* (13%) и почвенно-бриофильный вид *P. declivis* (15%). На следующей стадии появляются новые эврибионты *T. lineare* и *T. complanatum*, которые в том же составе отмечаются и на последней стадии. На третьей стадии доминантов уже пять – наряду с эврибионтным *T. lineare*, яму заселяют почвенно-бриофильные виды *N. collaris*, *N. griseola*, *N. parvula* и новый эврибионт *C. dubium*.

На **вывале** вначале доля доминантов высокая (68%). Это эврибионтный вид *C. aerophila* и бриофильно-почвенный *P. declivis*. На следующих стадиях численность первого вида постепенно снижается, но он сохраняет доминирующее положение, а на валежине он появляется только на самой поздней стадии зарастания. Доля численности второго вида снижается. На второй стадии зарастания на вывале самый богатый доминантный состав, состоящий из помимо отмеченного ранее *C. aerophila*, бриофилов гидрофильного *C. euristoma* и

почвенных *A. muscorum, N. collaris*. На третьей стадии зарастания на вывале доминируют те же эврибионты, что и на предыдущей стадии – *C. aerophila*, *A. muscorum* и новый эврибионт *C. dubium*. На четвертой стадии появляется новый доминант – почвенный бриофил *T. complanatum*.

Таблица 5. Доля доминантных видов (%) чернично-зеленомошного типа леса на разных стадиях зарастания после ветровала

Стадии зарастания	Яма				Вывал				Валежина				Межкроновый	Подкроновый
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		
A. muscorum	–	–	–	–	–	18	26	–	32	16	–	–	–	11
C. aerophila	–	–	–	–	44	20	11	13	–	–	–	13	–	–
C. a. spagnicola	11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13	–	–
C. orbicularis	13	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
C. dubium	–	–	19	–	–	–	17	–	26	17	–	–	–	–
C. psammophila	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	15	–	–
C. euristoma	–	–	–	–	–	11	–	–	–	–	–	12	11	–
N. collaris	–	–	11	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
N. griseola	–	–	11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	15	16
N. parvula	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	16	–	10	14
P. declivis	15	–	–	–	24	–	–	–	–	–	–	–	–	–
T. complanatum	–	14	–	14	–	–	–	13	–	–	–	–	–	–
T. lineare	–	14	12	14	–	–	–	–	10	17	–	–	–	–

На **валежине** доминантный состав первой и второй стадий зарастания не изменяется и представлен эврибионтными видами *C. dubium*, *T. lineare* и почвенно-бриофильным – *A. muscorum*. На третьей стадии всего один почвенно-бриофильный вид *N. parvula* имеет долю численности 16%. А вот на четвертой, отмечены как эврибионтные виды *C. aerophila*, *C. a. spagnicola*, так и бриофил *C. euristoma*, предпочитающий очень влажные биотопы и редкий гидрофильный вид *C. psammophila* отмеченный в псаммоне. В **межкроновом участке** доминируют почвенно-бриофильные виды *N. griseola*, *N. parvula* и *C. euristoma*. В подкроне обнаружены те же доминантные виды, что и в окне и еще *A. muscorum*.

При ординации сообществ в чернично-зеленомошном лесу, формирующихся на разных стадиях после ветровала (рис. 9) оказалось, что 35%

всех различий в видовом составе связано с отличиями сообщества на вывале1 от остальных (разделение вдоль первой главной компоненты). Вторая главная компонента, объясняющая 26% общей дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообществ, формирующихся на вывалах (1, 2, 3 стадии) и валежине1 от остальных. Следовательно, в чернично-зеленомошном лесу, т. е. на первых стадиях сукцессии тайги, последовательность развития сообществ прослеживается лучше всего на вывалах, т. е. в биотопах приподнятых на некоторое расстояние от почвы.

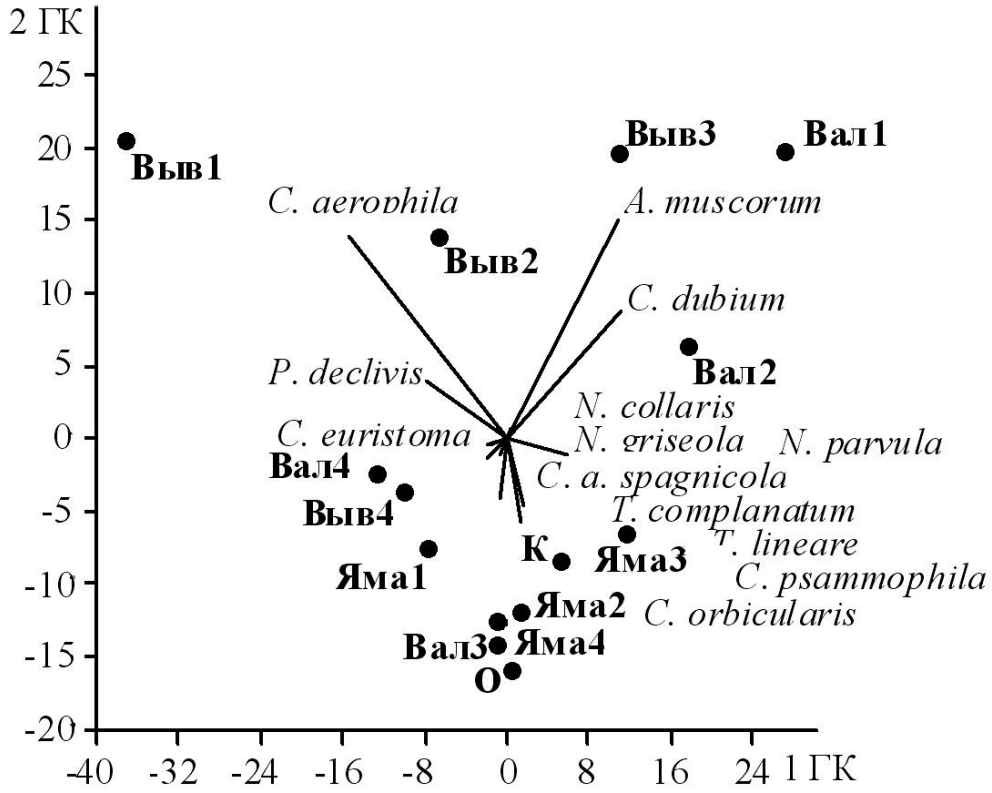

Рис. 9. Результаты ординации сообществ раковинных амеб по доминирующим видам методом главных компонент из леса чернично-зеленомошного типа на разных стадиях после ветровала (Яма, Выв – вывал, Вал – валежина) и зарастания (1, 2, 3, 4); О – межкроновый, К – подкроновый участки. 1 ГК – 35%, 2 ГК – 26%.

Количество видов в чернично-зеленомошном лесу на разных стадиях после ветровала и последующего зарастания изменяется от 11 до 26 видов, а численность от 7 до 51 тыс. экз. /м^3 (рис. 10, 11). Меньшее видовое богатство обнаружено на вывалах и здесь более всего выражено постепенное заселение

субстрата, возрастание богатства и численности от первой к четвертой стадии. Численность на вывале возрастает более выразительно. При этом увеличивается и гетерогенность сообщества (отклонения средних значений больше). Если следовать логике (гипотезе), что так должно быть, мы видим, что в ямах после вывала в результате постоянного обвала в яму вселяется какое-то количество видов и, затем происходит только их ротация в зависимости от меняющихся условий. На валежине первой стадии зарастания видовое богатство самое низкое, а численность наибольшая, но затем количество видов стабилизируется на определенном постоянном уровне, а численность снижается. В межкроновом участке и под кроной богатство видов одинаково и ниже, чем на почти разложившейся валежине. Численность под кронами ниже, чем в межкроне, более изменчива.

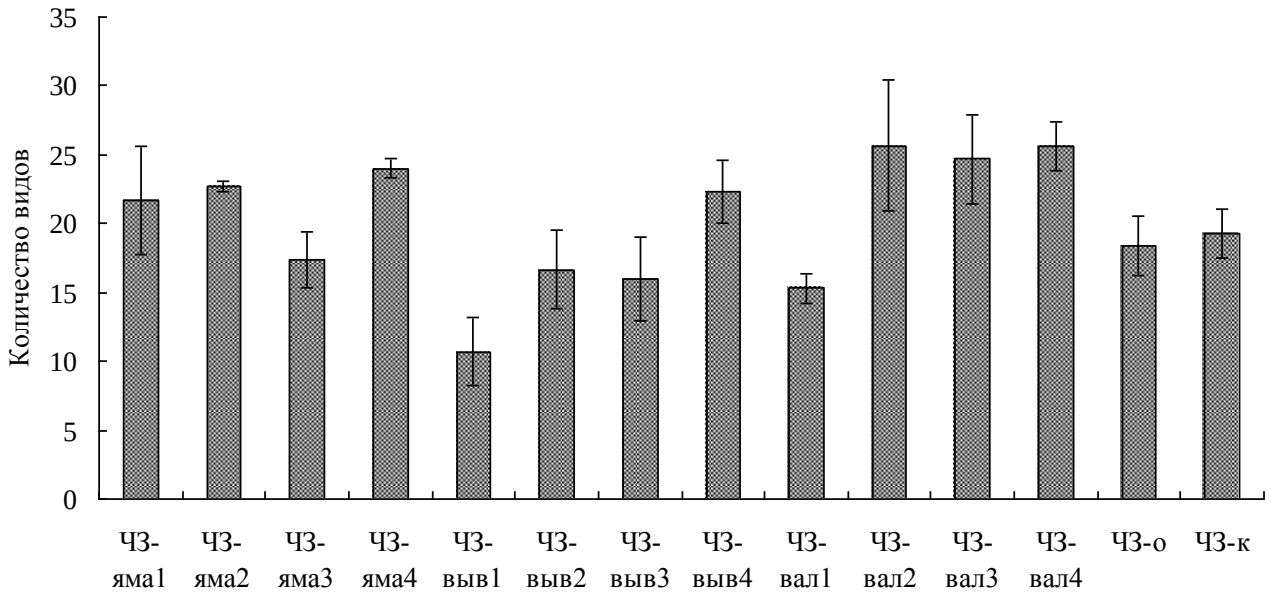

Рис. 10. Изменение видового богатства в сообществах раковинных амеб в чернично-зеленомошном типе леса на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 9.

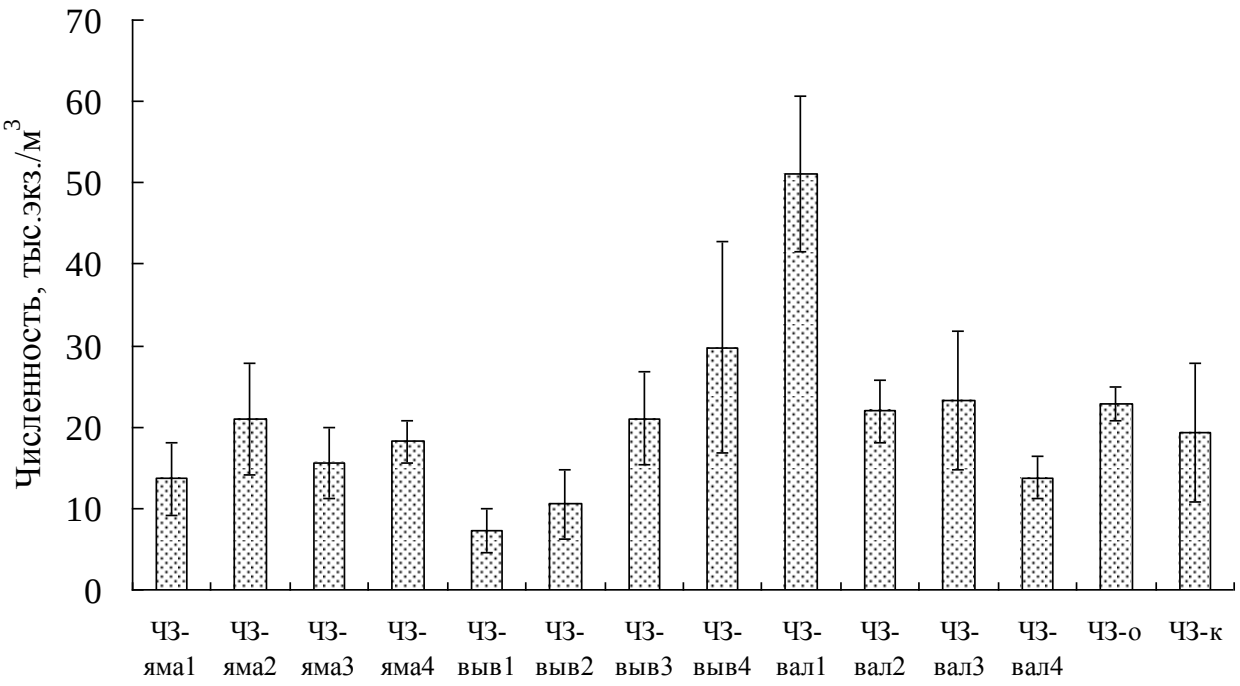

Рис. 11. Изменение численности сообществ раковинных амеб в чернично-зеленомошном типе леса и на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 9.

Таким образом, в чернично-зеленомошном лесу выявлено 13 доминантных видов. На всех стадиях восстановления после ветровала происходит постепенная их смена. На первых стадиях сукцессии тайги в ЧЗ, последовательность развития сообществ прослеживается лучше всего на вывалах, т. е. в биотопах приподнятых на некоторое удаление от почвы. Повышается численность и возрастает гетерогенность в этом биотопе.

Сообщества раковинных амеб в крупнопапоротниковом лесу на разных стадиях восстановления

В крупнопапоротниковом лесу доминантных видов меньше по сравнению с чернично-зеленомошным лесом, всего 8 (табл. 6).

В яме образованной на месте вываленной корневой системы деревьев в результате ветровала в первую очередь поселяются эврибионтная раковинная амеба *C. aerophila*, которая многочисленна во всем лесу и почвенная – *P. declivis*. На второй стадии зарастания к первому эврибионтному виду попадает еще один –

T. lineare. Вместо почвенного вида появляется гигрофильный бриофил *C. euristoma*. На третьей стадии зарастания доминирует еще и форма космополитного вида *C. a. spagnicola* и почвенный *P. declivis*. На последней стадии в яме остаются доминанты самые обычные.

Таблица 6. Доля доминантных видов (%) крупнопапоротникового типа леса на разных стадиях зарастания после ветровала

Стадии зарастания	Яма				Вывал				Валежина				Межкроновый	Подкроновый
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		
C. aerophila	35	18	42	37	–	19	19	20	13	–	14	–	–	21
C. a. spagnicola	–	–	21	15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
C. orbicularis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14
C. euristoma	–	16	–	–	13	–	–	–	–	–	14	–	12	–
N. griseola	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16	–
P. declivis	11	–	23	–	44	31	47	–	19	39	11	10	17	36
T. arcula	–	–	–	–	15	–	–	11	16	–	–	–	–	–
T. lineare	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

На вывале, также как и в яме в доминантном комплексе постоянны два вида эврибионт *C. aerophila* и обитатель почвы *P. declivis*. Но, доля почвенной раковиной амебы здесь выше. На первой и четвертой стадиях зарастания на вывалах отмечен еще один почвенный бриофил *T. arcula*.

На валежинах богаче доминантный состав на первой и третьей стадиях зарастания. Помимо доминантного ядра, которое сформировалось на вывале, к ним добавляется *T. arcula* на валежине 1 и *C. euristoma* на валежине 3. На второй и четвертой стадиях зарастания богатство доминантов низкое, представлено одним видов *P. declivis*. При этом доля этого вида в сообществе тоже не высокая – 39% и 10% соответственно. Следовательно, в крупнопапоротниковом лесу на валежинах не высокая плотность сообщества распределена между достаточно богатым видовым составом тестацей равномерно.

В межкроновом учатске доминирует вид *P. declivis*, не частый почвенный *N. griseola* и гидрофильный бриофил *C. euristoma*. Под кроной среди преобладающих видов эврибионтные раковинные амебы.

При ординации сообществ крупнопапоротникового леса, формирующихся на разных стадиях последствий ветровала (рис. 12), оказалось, что 52% всех различий в видовом составе связано с отличиями сообществ в яме1, 2, 3 и 4 от остальных (разделение вдоль первой главной компоненты). Вторая главная компонента, объясняющая 29% общей дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообщества, формирующегося на валежинах всех стадий зарастания, вывалах 1 и 4, яме 2 и в межкроновом участке (О) от остальных.

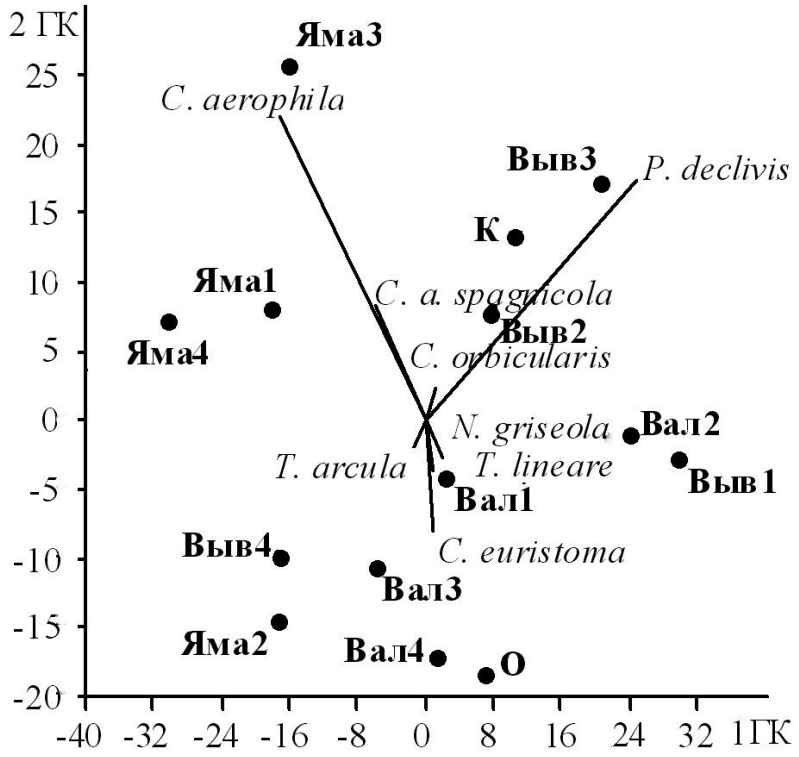

Рис. 12. Результаты ординации сообществ раковинных амеб по доминирующим видам методом главных компонент из леса крупнопапоротникового типа на разных стадиях после ветровала (Яма, Выв – вывал, Вал – валежина) и зарастания (1, 2, 3, 4). О – межкроновый, К – подкроновый участки. 1 ГК – 52%, 2 ГК – 29%.

Количество видов в крупнопапоротниковом лесу на разных стадиях после ветровала и последующего зарастания изменяется от 6 до 24 видов, а численность от 5 до 104 тыс. экз./г (рис. 13, 14). Меньшее видовое богатство обнаружено в ямах с непредсказуемым (беспорядочным) изменением видового состава. Численность амеб в ямах тоже не высокая. На вывалах выражено возрастание богатства и снижение численности от первой к четвертой стадии. Численность

тестацей на вывалах, уменьшаясь по мере их зарастания, становится более гетерогенной. На валежинах самое большое видовое богатство, оно находится почти на одном уровне независимо от стадии зарастания. В то же время гетерогенность видового состава на разных стадиях зарастания и, следовательно, разложения ствола дерева постоянно высокая. Плотность амеб на валежинах первых двух стадий зарастания выше почти в два раза по сравнению с последующими двумя. В межкроновом участке богатство видов выше, чем под кроной, и не отличается от количества видов на валежинах, но гетерогенность этого параметра значительно ниже. Численность этих локальных сообществ почти одинакова, но под кроной выше гетерогенность.

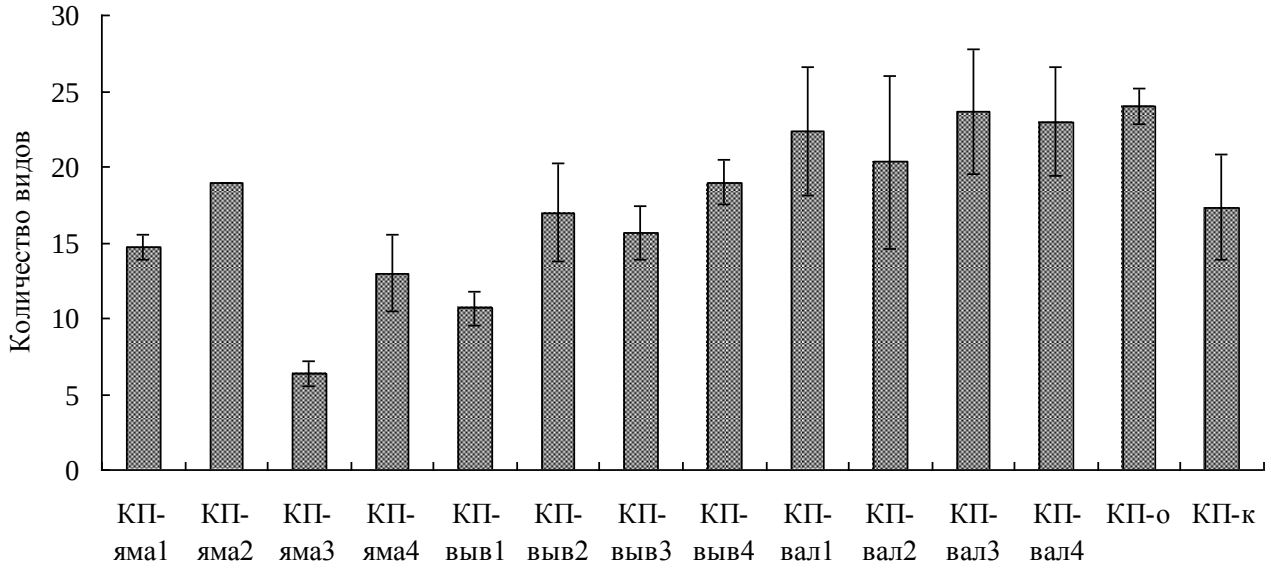

Рис. 13. Изменение видового богатства в сообществах раковинных амеб в крупнопапоротниковом типе леса на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 11.

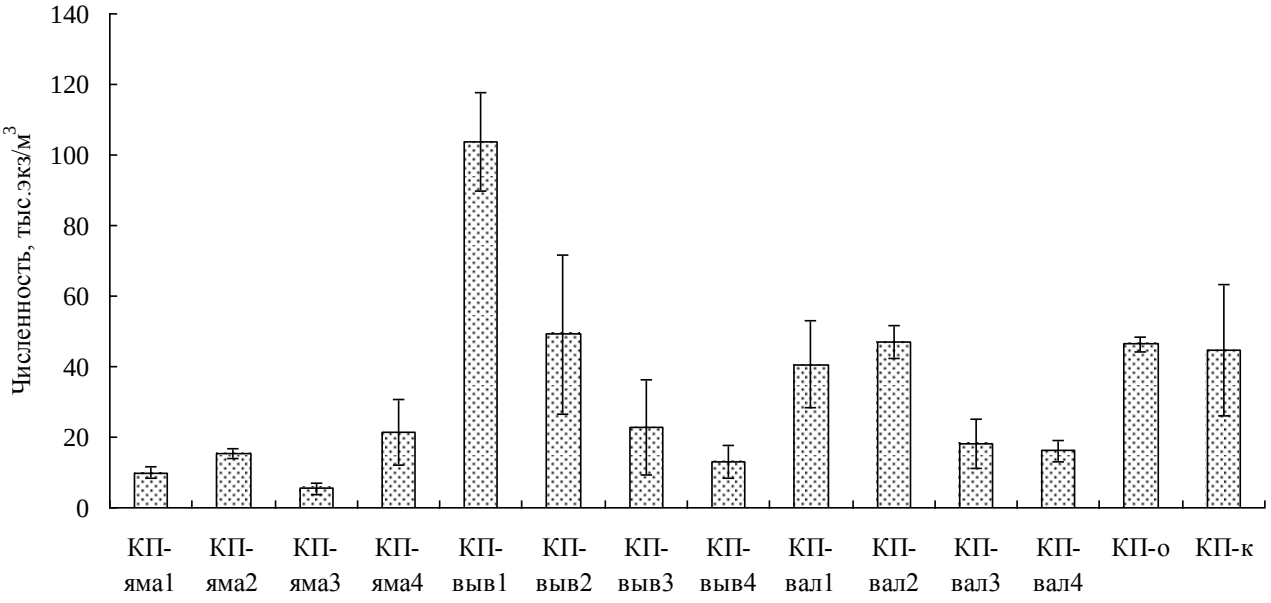

Рис. 14. Изменение численности сообществ раковинных амеб в крупнопапоротниковом типе леса и на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 12.

Таким образом, в крупнопапоротниковом лесу выявлено 8 доминантных видов, которые незначительно изменяются на разных стадиях разложения в разных биотопах. В КП лесу, последовательность развития сообществ прослеживается лучше всего также, как и в ЧЗ, на вывалах. При этом видовое богатство увеличивается, а численность снижается по мере зарастания. На валежинах число видов тестацей самое высокое и гетерогенное, а обилие среднее и снижается с разложением стволов деревьев.

Сообщества раковинных амеб в <u>высокотравном лесу</u> на разных стадиях восстановления

В высокотравном лесу 10 доминантных видов (табл. 7). Среди них один эврибионтный вид *C. aerophila* отмечен на всех стадиях зарастания. Еще три вида чаще доминируют: *C. a. spagnicola* – в яме1, вывал2 и 3, валежина4; *C. euristoma* – в ямах на последних стадия зарастания, на вывалах в начале и конце зарастания, и на валежине четвертой стадии; *P. declivis* – на первых трех стадиях зарастания в

яме, на вывале – стадия 2 и валежине1, а также в межкроновом биотопе. Помимо видов доминирующих почти на всех стадиях после ветровала ряд видов отмечены на одной-двух стадиях зарастания валежин: на первой – *T. arcula*, на второй – *A. muscorum*, *C. dubium*, на третьей – *E. rotunda*, на третьей и четвертой – редкий вид *C. psammophila*. То есть доминантный состав сообществ раковинных амеб на валежинах более разнообразен. В межкроновом и подкроновом биотопах доминируют по два эврибионтных вида.

Таблица 7. Доля доминантных видов (%) высокотравного типа леса на разных стадиях зарастания после ветровала

Стадии зарастания	Яма				Вывал				Валежина				Межкроновый	Подкроновый
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		
A. muscorum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12	–	–	–	–
C. aerophila	28	21	33	17	44	17	24	18	13	35	–	13	–	10
C. a. spagnicola	17	–	–	–	–	42	13	–	–	–	–	13	–	–
C. dubium	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14	–	–	–	–
C. psammophila	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14	15	–	–
C. euristoma	–	–	12	15	12	–	–	19	–	–	–	12	–	–
E. rotunda	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13	–	–	–
P. declivis	28	30	13	–	–	25	–	–	19	–	–	–	12	–
T. arcula	–	–	–	–	–	–	–	–	16	–	–	–	–	–
T. lineare	–	–	–	13	–	–	–	–	–	–	–	–	12	10

При ординации сообществ в высокотравном лесу, формирующихся на разных стадиях последствий ветровала и, следовательно, преобразования различными организмами (рис. 15), оказалось, что 34% всех различий в видовом составе связано с отличиями сообществ в биотопах яма1, яма2, вывал2 от остальных (разделение вдоль первой главной компоненты). В этих биотопах доля почвенного вида *P. declivis* достаточно высокая (28%, 30%, 25% соответственно). Вторая главная компонента, объясняющая 30% общей дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообществ, формирующихся в яме3, на вывале1 и валежине2 от остальных (разделение вдоль второй главной компоненты). В этих

биотопах наибольшая доля широко распространенного доминантного эврибионтоного вида *C. aerophila* (33%, 44%, 35% соответственно).

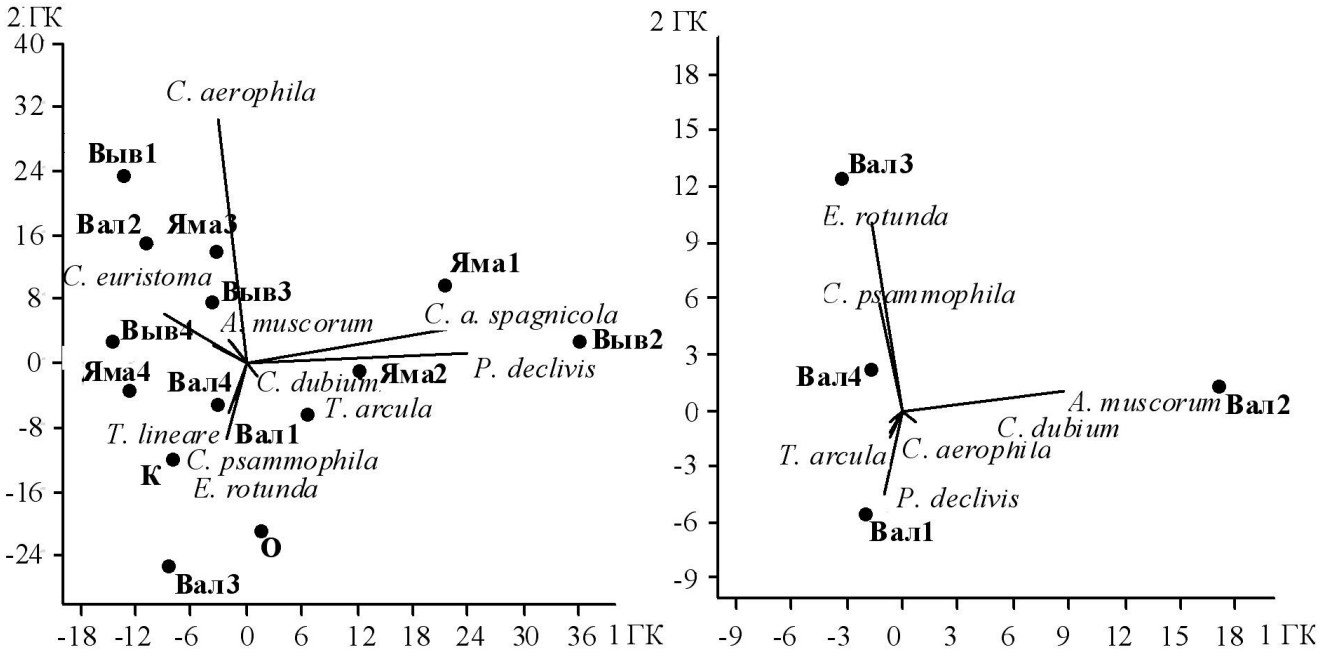

Рис. 15. Результаты ординации (справа данные нормированы) сообществ раковинных амеб по доминирующим видам методом главных компонент из леса высокотравного типа на разных стадиях после ветровала (Яма, Выв – вывал, Вал – валежина) и зарастания (1, 2, 3, 4). О – межкроновый, К – подкроновый биотопы. 1ГК – 34%, 2ГК – 30%.

Нормирование доминирующих видов позволили дополнительно выявить различия сообществ на валежине2 с различиями 38% по 1ГК и на валежине3 с различиями 24% – 2ГК от всех остальных (рис. 15а). Эти различия обусловлены доминантными видами, в первом случае почвенно-бриофильных *A. muscorum* и *C. dubium*, а во втором эврибионта *E. rotunda* и влаголюбивого обитателя псаммона *C. psammophila*.

Количество видов и численность в яме возрастает по мере ее зарастания, увеличивается и гетерогенность этого показателя (рис. 16, 17). Изменения видового состава и численности на вывалах в высокотравном лесу казалось бы непредсказуемы. На самом деле такое распределение можно объяснить тем, что

на начальных стадиях зарастания виды, находящиеся под кроной этого дерева до момента падения дерева частично остаются. Далее по мере зарастания вывала почва частично осыпается, что создает неблагоприятные условия для развития раковинных амеб и видовое богатство уменьшается, к третьей стадии зарастания обвала почвы уже не происходит, что благоприятствует заселению видов, и приводит к повышению, как разнообразия, так и численности видов. На четвертой стадии количество видов и численность уменьшаются, возможно, достигнув своего оптимума. На валежинах независимо от степени зарастания богатство видов почти не отличается и выше, чем в остальных биотопах и стадиях развития после ветровала. В межкроновом и подкроновом биотопах количество видов тестацей такое же, как на валежинах. Численность сообществ раковинных амеб на второй и третьей стадиях зарастания выше, чем в начале и конце разложения упавших в результате ветровала деревьев. В межкроновом биотопе численность такая же, как на последней стадии зарастания валежины, а в подкроновом биотопе численность и гетерогенность выше и похожа на состояние сообщества на валежине 3.

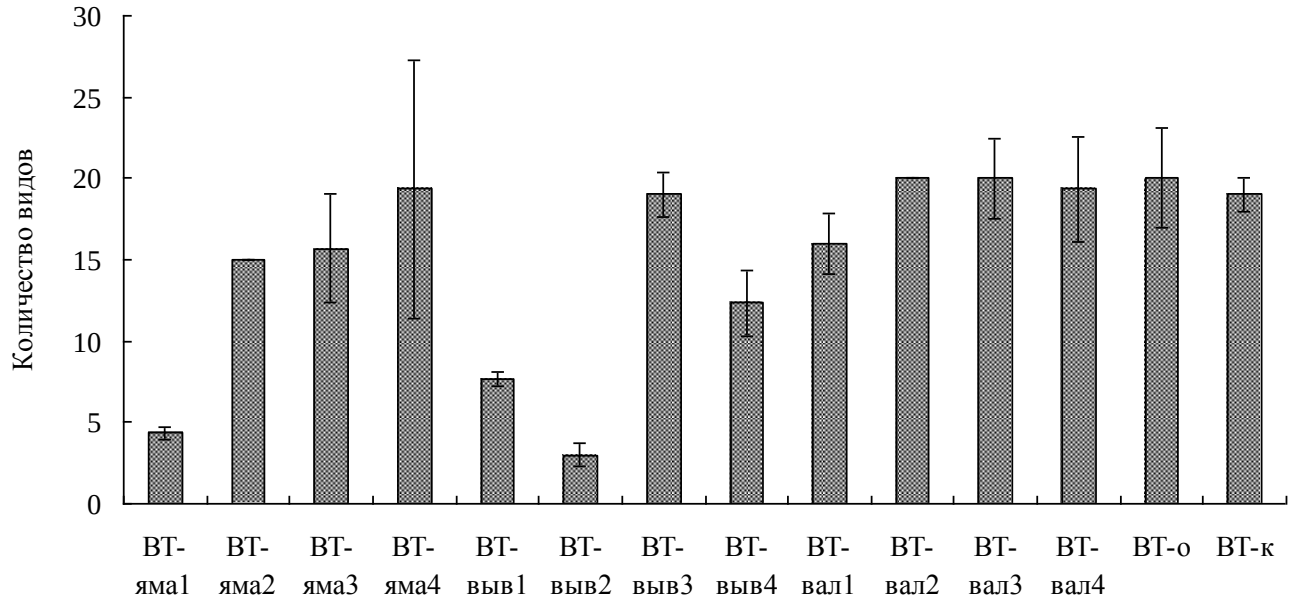

Рис. 16. Изменение видового богатства в сообществах раковинных амеб в высокотравном типе леса на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 15.

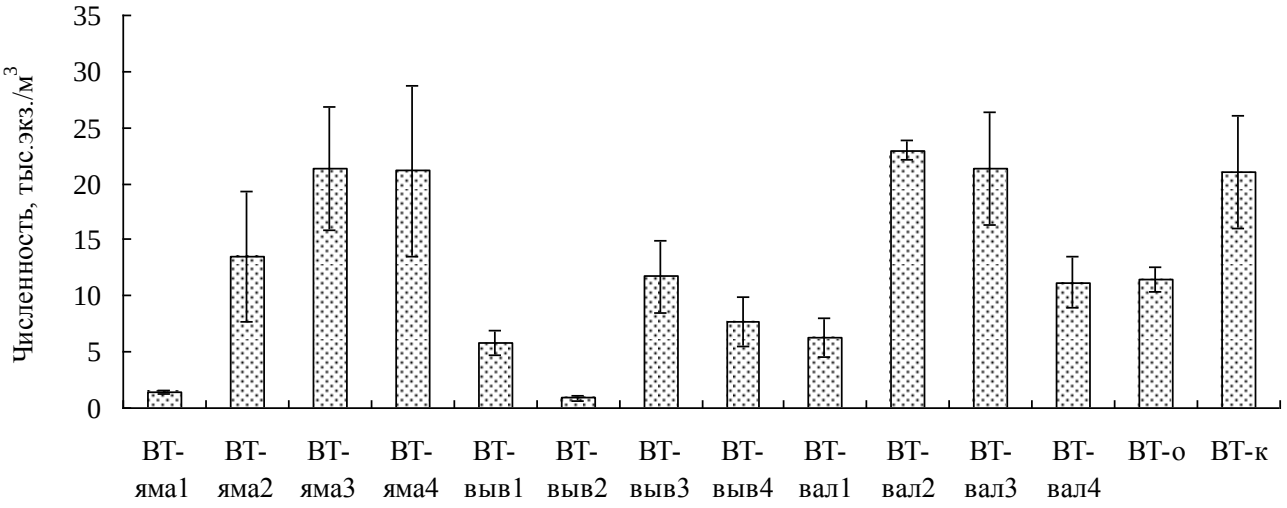

Рис. 17. Изменение численности сообществ раковинных амеб в высокотравном типе леса и на разных стадиях восстановления после ветровала. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения см. рис. 15.

Таким образом, в высокотравном лесу выявлено 10 доминантных видов, среди которых один эврибионтный вид преобладает во всех биотопах и на всех стадиях зарастания, остальные – появляются и исчезают на отдельных стадиях. При этом половина доминантных видов отмечена только на разных стадиях зарастания валежин. В ВТ лесу, последовательность развития сообществ прослеживается лучше всего в яме. При этом видовое богатство и численность увеличиваются по мере зарастания. На валежинах число видов тестацей постоянно высокое, а обилие увеличивается на средних стадиях разложения стволов деревьев.

В заключение следует отметить, что динамика заселения раковинными амебами нарушений в результате ветровала отличается в разных типах леса и зависит от локальных условий в каждом из исследуемых биотопов. Если дерево упало, мы не можем сразу сказать, как будет проходить заселение биотопа. Для этого нужно учитывать параметры среды (почву, влажность, кислотность).

ГЛАВА 5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ ВДОЛЬ ГОРНЫХ СКЛОНОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА

В данной главе обсуждается видовой состав и распределение раковинных амеб, обитающих в почвенных биотопах, вдоль западных склонов Уральского хребта в диапазоне высот 842–236 м над уровнем моря в соответствии со сменой биогеоценозов от альпийского луга через высокотравный к мелкопапоротниковый лес. Исследуемый участок расположен в верховьях реки Печоры (территория Печоро-Илычского биосферного заповедника, Медвежьи горы, выше впадения р. Большая Порожняя в р. Печору).

Исследования проводили на четырех высотных уровнях: 230–260 м н.у.м. (тайга чернично-зеленомошная и мелкопапоротниково-разнотравная), 460–500 м н.у.м. (тайга крупнопапоротниковая и высокотравная), 650–700 м н.у.м. (лесотундра), 780–840 м н.у.м. (альпийский луг).

Анализ сообществ раковинных амеб в подкроновых участках елей

На каждом высотном уровне пробы были отобраны в однотипных подкроновых участках ели (*Picea obovata*) наиболее типичных биогеоценозах вдоль склона для того, чтобы нивелировать возможные различия в других биотопах на каждом из уровней.

В подкроновых участках ели обнаружено 50 видов и форм раковинных амеб, из которых восемь не были отмечены в темнохвойной тайге: *Arcella arenaria sphagnicola* Deflandre, 1928, *Arcella rotunda stenostoma* Deflandre, 1928, *Centropyxis aculeata oblonga* Deflandre, 1929, *Difflugia pyriformis* Perty,1849, *Nebella penardiana* Deflandre, 1936, *Zivcovicia spectabilis* (Penard, 1902) Ogden, 1987, *Cyphoderia ampulla papillata* Wailes at Penard, 1911, *Euglypha simplex* Decloitre, 1965.

Только 6 видов (*C. aerophila*, *A. muscorum*, *C. euristoma*, *C. a. sphagnicola*, *T. complanatum*, *T. dentata*) являются структурообразующими, т.е. доминируют (относительное обилие превышает 10% от общей численности). Еще восемь видов (*C. dubium*, *C. kahli*, *N. a. dentistoma*, *T. lineare*, *N. parvula*, *C. orbicularis*, *N.*

militaris, *P. acropodia*) являются субдоминирующими (относительное обилие в среднем 2–10%).

Уровень видового богатства на разных высотных уровнях изменяется незначительно – от 19 до 29 видов в биотопе (рис. 18). **Максимальное** число видов в пробе отмечено на высоте 464 м над уровнем моря в крупнопапоротниковом лесу (29). **Минимальное** число видов характерно для высоты 699 м над уровнем моря в лесотундре (19). В аналогичных исследованиях сообществ раковинных амеб вдоль высотного градиента в болгарских горах Пирин (Todorov, 1998) отмечена тенденция уменьшения разнообразия с высотой, а в Альпах (Mitchell et al., 2004) и на хребте Хамар-Дабан, пик Черского (Мазей и др., 2011) достоверных направленных изменений не было. Наши данные также свидетельствуют об отсутствии взаимосвязи между высотой над уровнем моря и числом видов раковинных амеб. Следовательно, закономерного изменения числа видов раковинных амеб в подкроновых участках ели с изменением высоты вдоль горных склонов Северного Урала не выявлено.

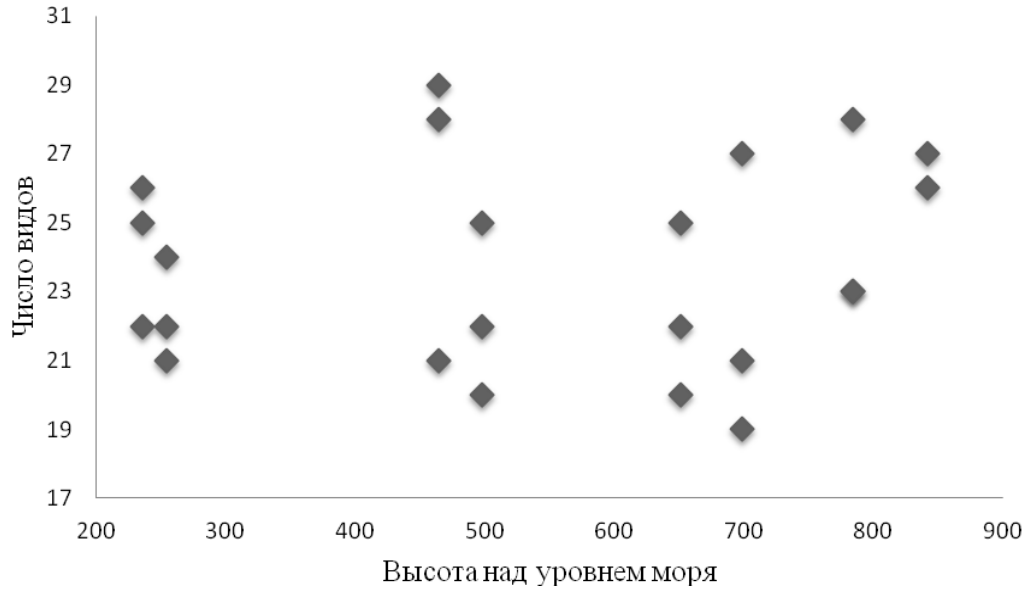

Рис. 18. Видовое богатство раковинных амеб под кронами ели на разных высотных уровнях.

Последовательный кластерный анализ видовой структуры локальных сообществ раковинных амеб из подкроновых участков ели (рис. 19) свидетельствует о том, что наиболее специфично сообщество альпийского луга.

Тот факт, что видовые богатства сообществ лесотундры и мелкопапоротникового чернично-зеленомошного леса, располагаясь на разных высотах, попадают в разные группы, отражает тенденцию изменения видового состава по склону со снижением высоты. В то же время, в видовом составе крупнопапоротникового и высокотравного леса, находящихся на высотах 460-500 м н.у.м., т. е. в средней части склона, происходит какой-то перелом (перестройка сообществ), формируются различия, здесь чуть больше половины общих видов (27).

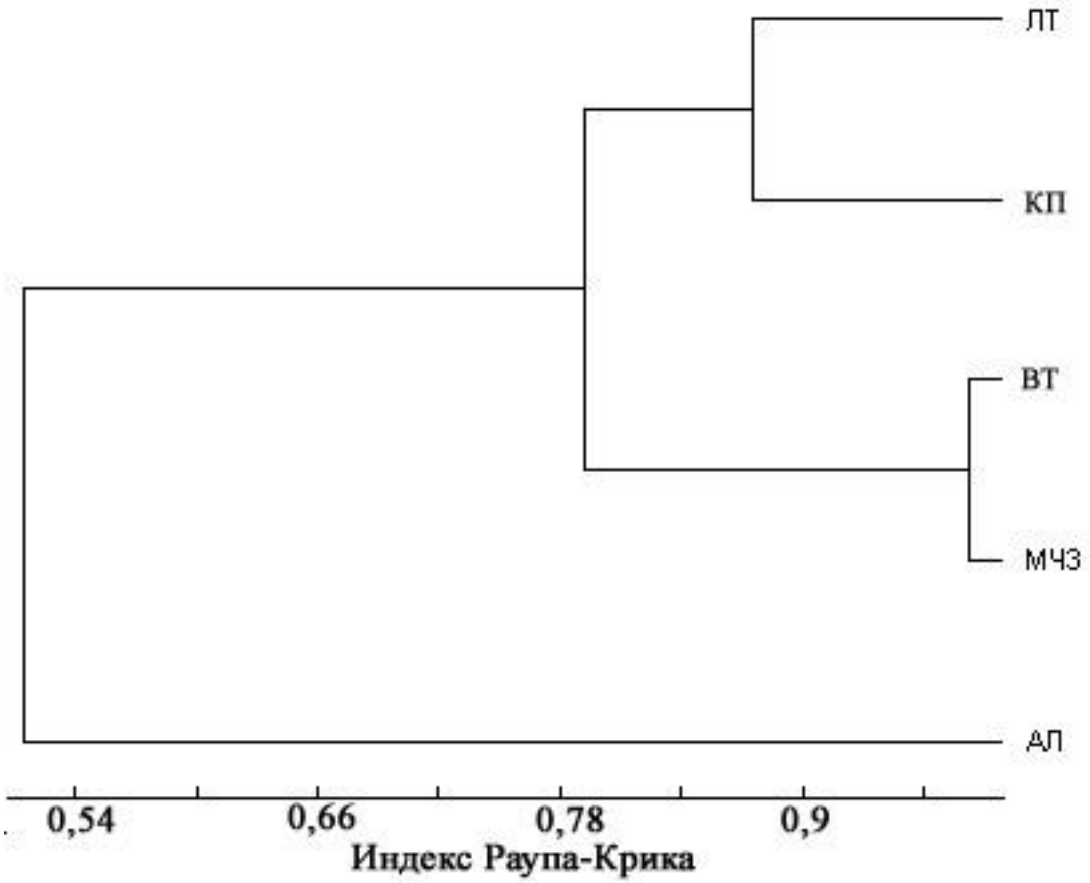

Рис. 19. Классификация сообществ из подкроновых участков на разных высотах по видовому составу. Обозначения: АЛ – альпийский луг, ЛТ – лесотундра, ВТ – высокотравный лес, КП – крупнопапоротниковый лес, МЧЗ – мелкопапоротниковый чернично-зеленомошный лес.

Численность организмов закономерно изменяется на разных высотных уровнях, снижаясь к подножию склона (рис. 20). Обилие раковинных амеб на альпийском лугу колеблется в пределах 23–67 тыс. экз./г. В лесотундре численность 20–41 тыс. экз./г, в высокотравном лесу – 14–40 тыс. экз./г, в

крупнопапоротниковом лесу – 21–29 тыс. экз./г, в мелкопапоротниковом чернично-зеленомошном лесу – 21–26 тыс. экз./г..

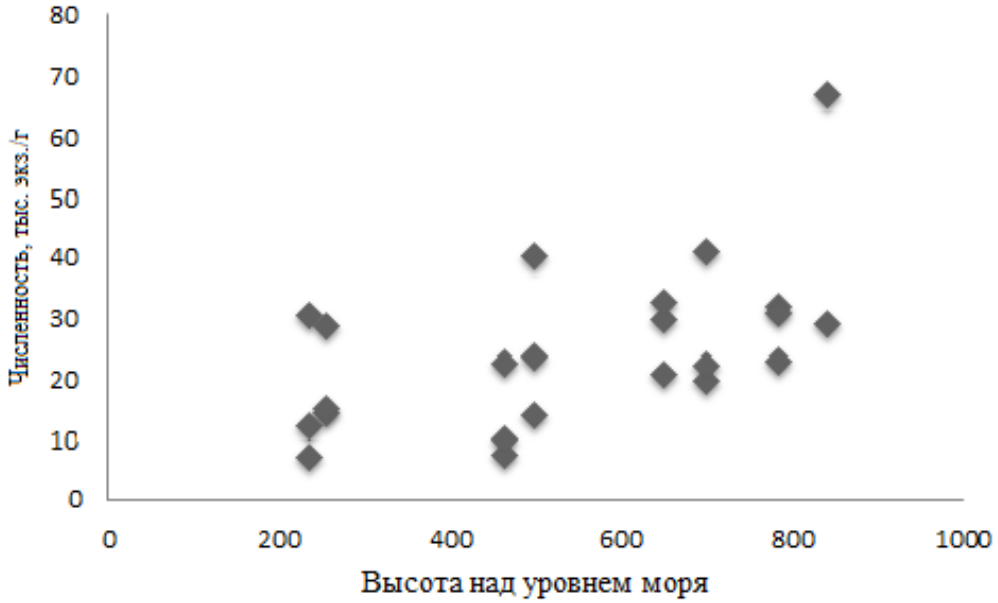

Рис. 20. Обилие раковинных амеб под кронами ели на разных высотных уровнях.

Структурно сообщества разделяются на три варианта, что связано, главным образом, с высотной поясностью (рис. 21). Наиболее специфично сообщество высокотравного леса (ВТ), формирующееся на высоте 498 м над уровнем моря благодаря наличию в составе доминирующего комплекса вида *Tracheleuglypha dentata*. Оно отличается от сообществ расположенных выше по склону на альпийском лугу (АЛ) и в лесотундре (ЛТ) с уровнем значимости по первой главной компоненте на 43%. В этих сообществах доминируют *Cyclopyxis eurystoma* и *Centropyxis aerophila*.

С уровнем значимости 30% от первых трех сообществ отличаются тестаценозы из крупнопапоротникового леса (464 м над уровнем моря) и мелкопапоротникового чернично-зеленомошного леса (254–236 м над уровнем моря). Здесь доминирует *Trinema complanatum*.

Сообщества различаются и по составу субдоминантов: на верхнем участке встречается всего три субдоминантных вида (*Assulina muscorum, Corythion dubium, Argynnia dentistoma*), в лесотундре и высокотравном лесу по 4 вида, но видовой состав различный. Общими для обеих территорий являются виды –

Centropyxis aerophila spagnicola и *Trinema lineare*, на первом участке добавляется *Corythion dubium*, *Cyclopyxis kahli*, на втором – *Centropyxis orbicularis*, *Cyclopyxis euristoma*. В крупнопапоротниковом лесу субдоминантов больше всего, шесть видов (*Centropyxis aerophila spagnicola*, *Centropyxis orbicularis* и *Cyclopyxis euristoma*, *Assulina muscorum*, *Cyclopyxis kahli*, *Trinema complanatum*). На нижнем уровне (мелкопапоротниковый чернично-зеленомошный лес) четыре субдоминирующих вида (*Centropyxis aerophila spagnicola*, *Cyclopyxis euristoma*, *Nebela militaris*, *Tracheleuglypha dentata*).

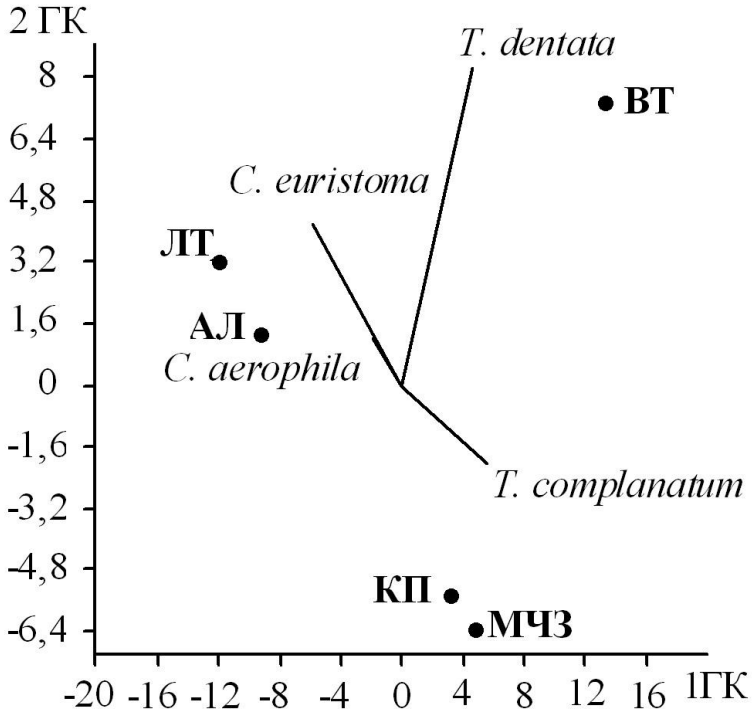

Рис. 21. Результаты ординации вариантов сообществ раковинных амеб из подкроновых участков, расположенных на разных высотных уровнях по доминирующим видам методом главных компонент. 1 ГК – 43,1%, 2 ГК – 30%.

Количество доминантов во всех локальных сообществах невелико (1–3). Большинство из них эврибионты. На всех высотных уровнях преобладает широко распространенный подстилочный вид *Centropyxis aerophila*. Доминирование этого вида отмечено и в других горных системах. Например, в эпигейных мхах Альп (Mitchell et al., 2004) его доля составила 86%. Раковинная амеба *C. aerophila* доминировала и в горных сообществах Пирин в Болгарии (Todorov, 1998).

Следовательно, преобладание убиквистов, вероятно, является характерной чертой горных территорий. По комплексу доминантов формируются три группы сообществ, которые распределены по высоте склона (АЛ, ЛТ → ВТ → КП, МЧЗ)

Анализ сообществ раковинных амеб в типичных биотопах

На трех верхних высотных уровнях (альпийский луг, лесотундра и высокотравный лес) пробы отбирали из наиболее типичных биотопов и субстратов, характеризующих «типовые» варианты экосистем (биогеоценозов). Неоднородность определялась, главным образом, особенностями формирования мохово-лишайникового покрова, но в то же время нельзя не учитывать и их положение в биотопе, степень нарушенности этих локальных систем.

В типичных биотопах на разных высотных уровнях обнаружено 60 видов и форм раковинных амеб, 25% из которых (*Arcella catinus, Assulina muscorum, Centropyxis aerophila, C. a. spagnicola, Corythion dubium, Cyclopyxis euristoma, C. kahli, Euglypha ciliata, Nebela (A.) dentistoma, Nebela collaris, N. carinata, N. parvula, N. tincta, Tracheleuglypha dentata, Trinema lineare*) являются структурообразующими, т. е. доминируют. Только один вид *Tracheleuglypha dentata* редкий, остальные обычные эврибионтные. Некоторые из них, как *Arcella catinus, Assulina muscorum, Corythion dubium, Euglypha ciliata* менее требовательны к увлажнению субстрата.

На альпийском лугу, в лесотундре и в высокотравном лесу видовое богатство на разных высотах одинаково (47). В то же время по отдельным биотопам и субстратам на разных высотах оно отличается (табл. 8, рис. 22). Например, самый богатый в альпийском лугу биотоп – край пруда. Там, на сфагнуме, обнаружено 33 вида раковинных амеб. В лесотундре на моховой подушке из плевроциума отмечено 35 видов, а в высокотравном лесу в окне на плевроциуме – 37 видов раковинных амеб. Видовое богатство в **наиболее богатых биотопах** разных экосистем (биогеоценозов) при переходе от участков альпийских лугов и лесотундры вниз по склону увеличивается.

Индекс Шеннона, характеризующий видовое богатство, самый высокий в экосистемах, где видовой состав богаче: высокотравный лес (на вершине вывала – плевроциум, 3.1); альпийский луг (край пруда – сфагнум, 2.9) и лесотундра (моховые подушки – плевроциум, 2.9).

Таблица 8. Основные параметры (S – число видов, N – численность, тыс. экз./г, H – индекс Шеннона) сообществ раковинных амеб в типовых биотопах в трех экосистемах (биогеоценозах) на разных высотных уровнях

Биотоп, субстрат	S	N	H	Сокращение
840 м н.у.м – альпийский луг (АЛ)				
Моховые подушки (сфагнум)	27	9.2	2.3	мп-сф
Край пруда (сфагнум)	**33**	3.9	**2.9**	кп-сф
Дно пруда (бурые мхи)	18	5.2	2.3	дп-бм
Верховое болото (сфагнум)	14	2.9	1,8	вб-сф
784 м н.у.м – альпийский луг (АЛ)				
Моховые подушки (плевроциум)	27	**21.8**	2.5	мп-пл
699 м н.у.м – лесотундра (ЛТ)				
Моховые подушки (плевроциум)	**35**	17.1	**2.9**	мп-пл
Камни (лишайники и мхи)	30	**43.2**	2.2	к-лм
Эпигейные лишайники	29	8.6	2.4	эл-лм
Западинка (аулакомниум)	27	20.4	2.6	з-ау
651 м н.у.м – лесотундра (бывшее пастбище)				
Моховые подушки (плевроциум)	28	27.6	2.4	мпп-пл
Высокотравный луг (мох и гумус)	30	15.2	2.4	вл-мг
498 м н.у.м – высокотравный лес (ВТ)				
Яма вывала (плевроциум)	28	**25.0**	2.5	яв-пл
Пень (плевроциум)	25.0	11.9	2.0	п-пл
Вершина вывала (плевроциум)	20	7.6	1.9	вв-пл
Окно (плевроциум)	**37**	10.9	**3.1**	о-пл

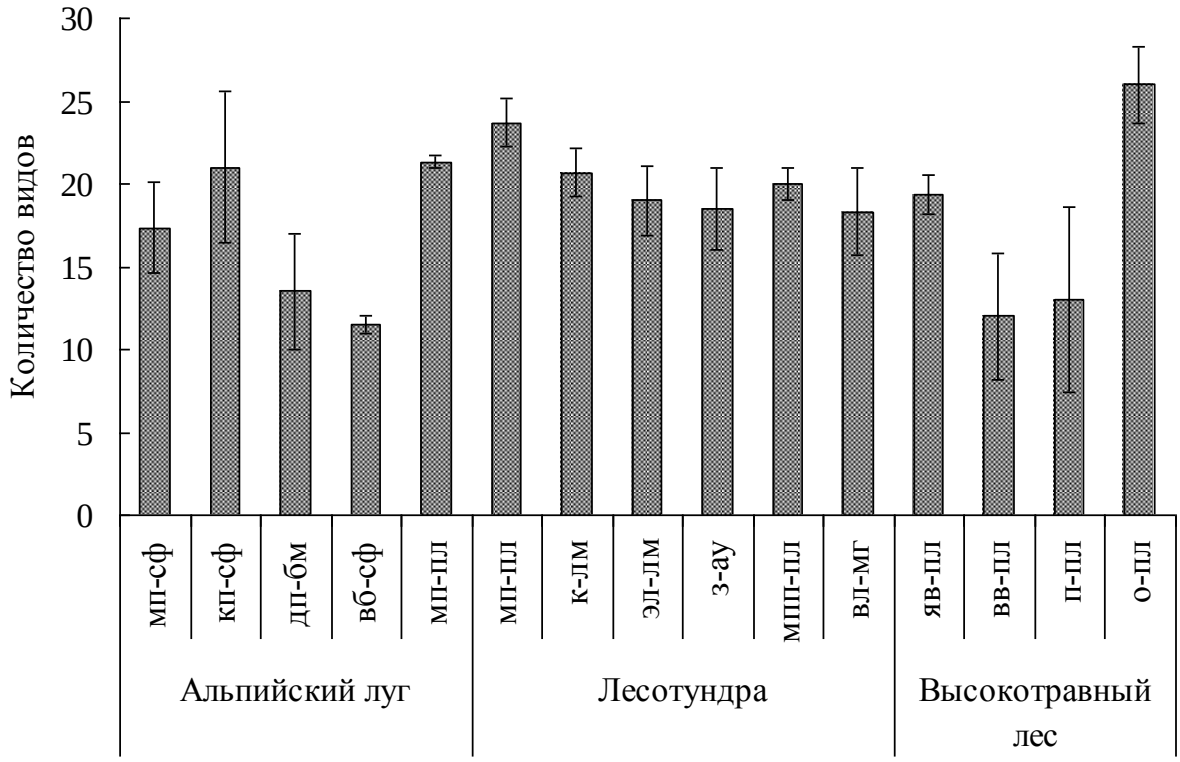

Рис. 22. Изменение видового богатства в сообществах раковинных амеб в типовых биотопах на разных высотных уровнях. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 8).

Средние значения численности в экосистемах на разных высотных уровнях повышается от альпийского луга (8.6 тыс. экз./г) к лесотундре (22.0 тыс. экз./г) и немного снижается к высокотравному лесу (13.8 тыс. экз./г). Отдельные исследованные биотопы значительно различаются по обилию раковинок. Максимальные величины выявлены в лесотундре на камнях (43 тыс. экз./г). В высокотравном лесу максимальное значение этого параметра достигает лишь 25 тыс. экз./г в яме вывала на плевроциуме. На территории альпийского луга максимальное обилие раковинок 21.8 тыс. экз./г на моховых подушках на плевроциуме.

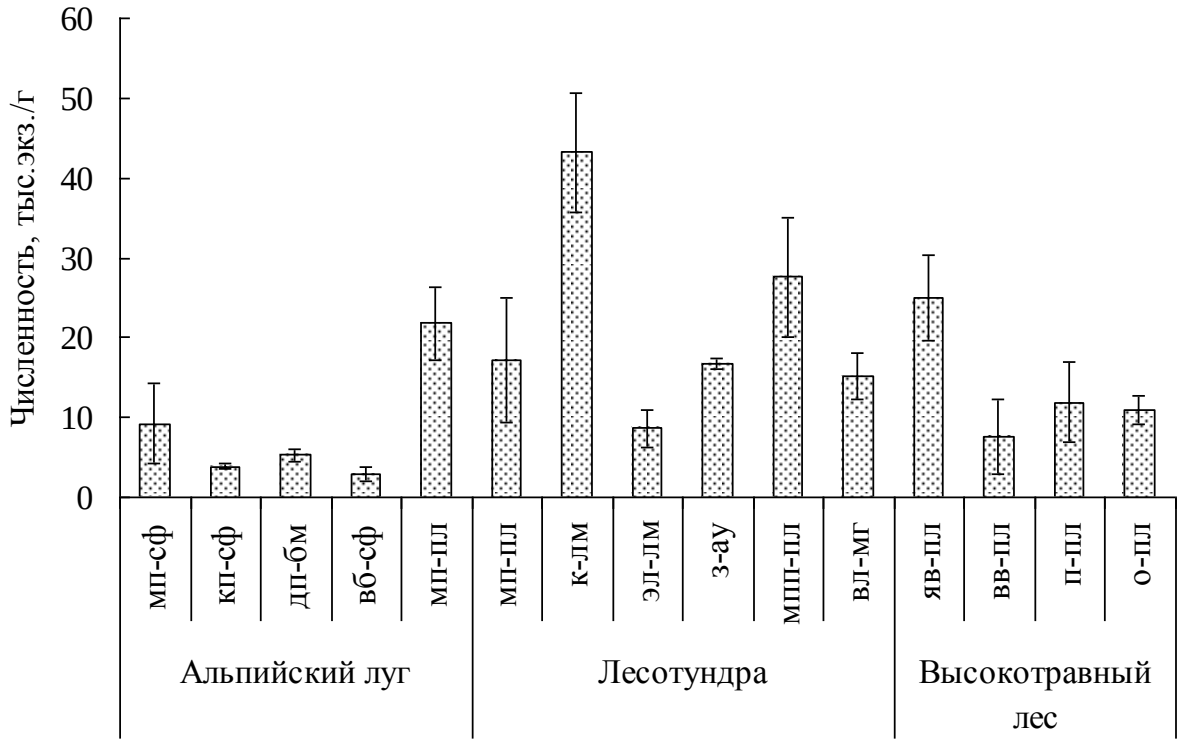

Рис. 23. Изменение численности сообществ раковинных амеб в типовых биотопах на разных высотных уровнях. Планки погрешностей – ошибка средней. Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 8).

Последовательный кластерный анализ видовой структуры локальных сообществ раковинных амеб из биотопов на разных высотах показал, что сообщества расположенные на высоте 840 м н.у.м. (альпийский луг) отличаются от расположенных ниже. Внутри этой экосистемы сообщества тестацей с края пруда и со дна пруда отличаются от обитающих в верховом болоте и на моховых подушках. Во всех этих биотопах растительный субстрат представлен сфагнумом и бурыми мхами (рис. 24). Видовой состав раковинных амеб альпийского луга на высоте 784 м н.у.м. более сходен с сообществами расположенными ниже на высоте 699 м н.у.м. экосистемы «лесотундра», которые наиболее сходны между собой. Только сообщество, развивающиеся на камнях (лишайники и мхи), сильнее отличается от остальных в этой экосистеме. Еще одно сообщество из лесотундры на высокотравном лугу на оригинальном субстрате «мхи на гумусе» больше похоже на сообщества, обитающие в высокотравном лесу. Видовой состав

сообщества на пне (плевроциум) в высокотравном лесу более сходен с обитателями альпийского луга.

По структурным параметрам (индекс Морисита) бóльшие различия также выявлены в сообществах на альпийском лугу.

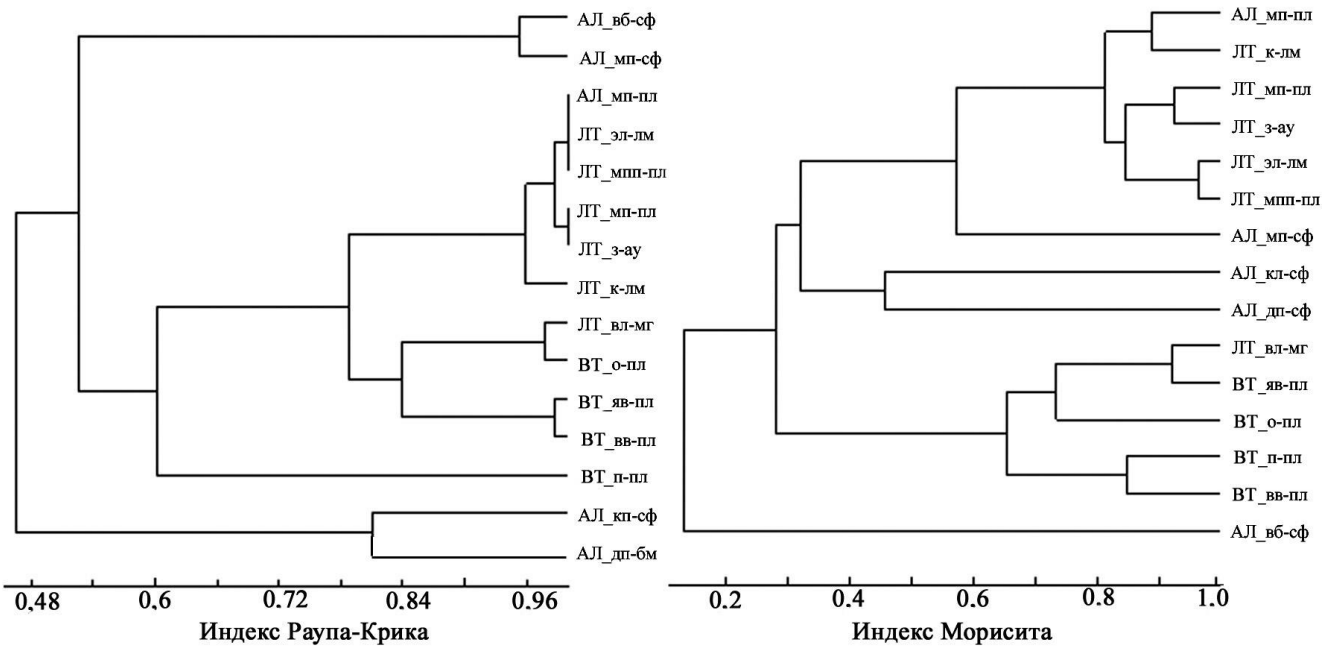

Рис. 24. Классификация сообществ из типовых биотопов на разных высотных уровнях по видовому составу (индекс Раупа-Крика) и по структурным параметрам (индекс Морисита). Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 7).

Комплекс доминантов (более 10% численности) в сообществе альпийского луга образован **11 видами**. В результате ординации сообществ оказалось (рис. 25 АЛ), что 47% всех различий в видовом составе связано с отличиями тестаценозов, формирующихся на бурых мхах дна пруда (дп-бм) и в сфагнуме (кп-сф) края пруда от развивающегося на сфагнуме (мп-сф) и плевроциуме (мп-пл) моховых подушек. Вторая главная компонента, объясняющая 29% дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообщества, формирующегося на верховом сфагновом болоте (вб-сф), от всех остальных.

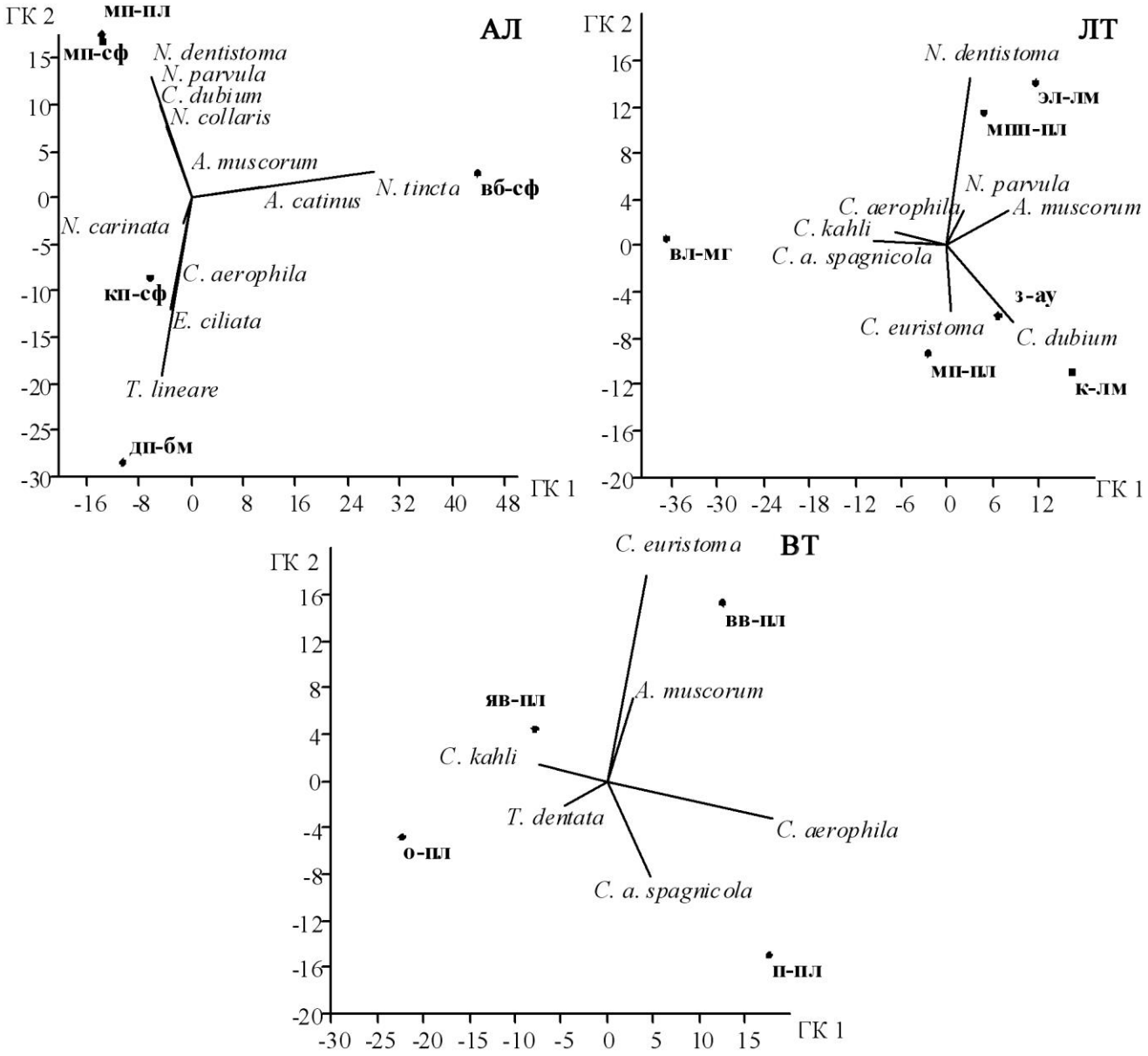

Рис. 25. Результаты ординации сообществ раковинных амеб трех экосистем (АЛ – альпийский луг, ЛТ – лесотундра, ВТ – высокотравный лес) на разных высотных уровнях методом главных компонент. Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 7).

Комплекс доминантов в сообществе лесотундры образован **8 видами**. По первой главной компоненте на 62% в этом сообществе отличается видовой состав на мхах, произрастающих на гумусе в высокотравном лугу на бывшем пастбище (вл-мг), от остальных (рис. 25ЛТ). Вторая главная компонента объясняет 20% дисперсии. Она связана с отличиями **двух** сообществ на эпигейных лишайниках (эл-лм) и в плевроциуме моховых подушек на бывшем пастбище (мпп-пл) от **трех**

сообществ, населяющих западинки заросшие аулакомниумом (з-ау), плевроциум моховых подушек (мп-пл) и камни покрытые лишайниками и мхами (к-лм).

Комплекс доминантов в сообществе высокотравного леса образован **6 видами** (рис. 25ВТ). При ординации локальных сообществ в высокотравном лесу, оказалось, что 61% всех различий в видовом составе связано с отличиями раковинных амеб, формирующихся на плеуроциуме в окне леса (о-пл) от остальных (разделение вдоль первой главной компоненты). Вторая главная компонента, объясняющая 30% общей дисперсии видовой структуры, связана с отличиями сообщества формирующегося в плеуроциме на вершине вывала (вв-пл) и развивающегося в плеуроциуме на пне (п-пл).

Результаты ординации сообществ раковинных амеб в экосистемах разных высотных уровней Северного Урала по доминирующим видам методом главных компонент (рис. 26) свидетельствуют о том, что они в основном распределены по трем исследуемым экосистемам.

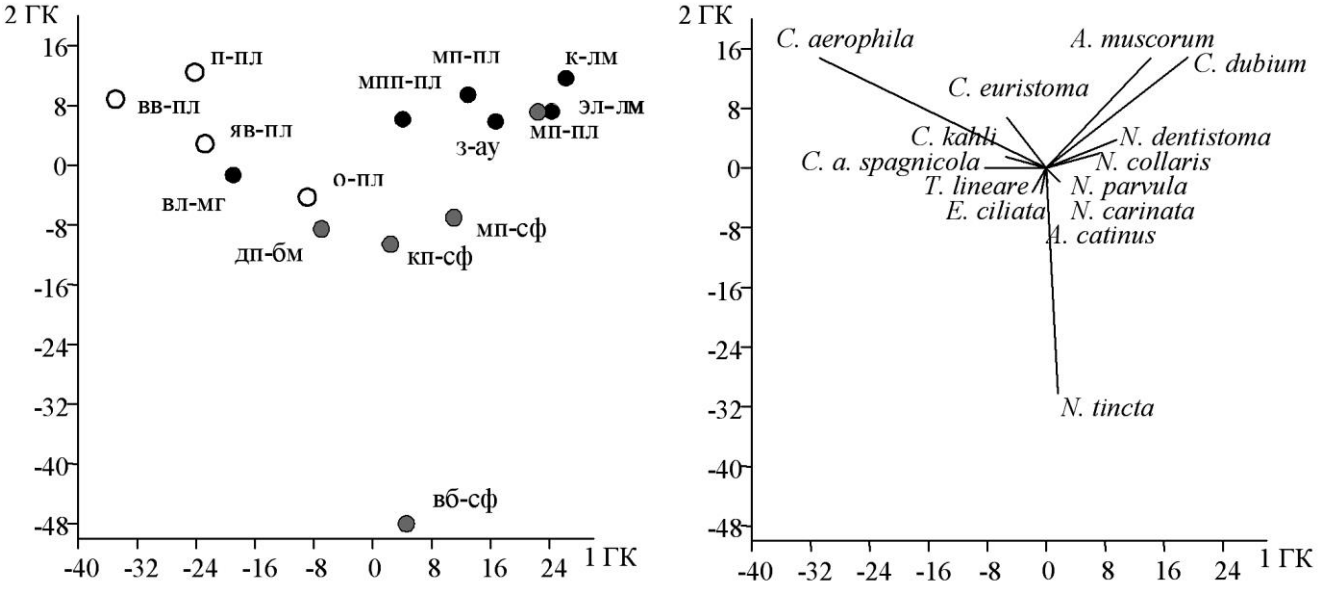

Рис. 26. Результаты ординации сообществ раковинных амеб типовых биотопов на разных высотных уровнях Северного Урала по доминирующим видам методом главных компонент. 1 ГК – 38,4%, 2 ГК – 25,5%. Разными кружками обозначены экосистемы: высокотравный лес – белые, альпийский луг – серые, лесотундра – черные. Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 7).

При этом специфику альпийского луга определяют следующие виды *N. tincta, N. collaris, E. ciliata, T. lineare, A. catinus, N. parvula, N. dentistoma*. Два последних вида входят в состав доминантов следующего высотного уровня (см. ниже). В лесотундре есть характерные для этой экосистемы доминанты – *A. muscorum* и *C. dubium*, которые преобладают во всех биотопах, кроме находящегося на высокотравном лугу (высота 651 м н.у.м.) на границе с высокотравным лесом (рис. 27).

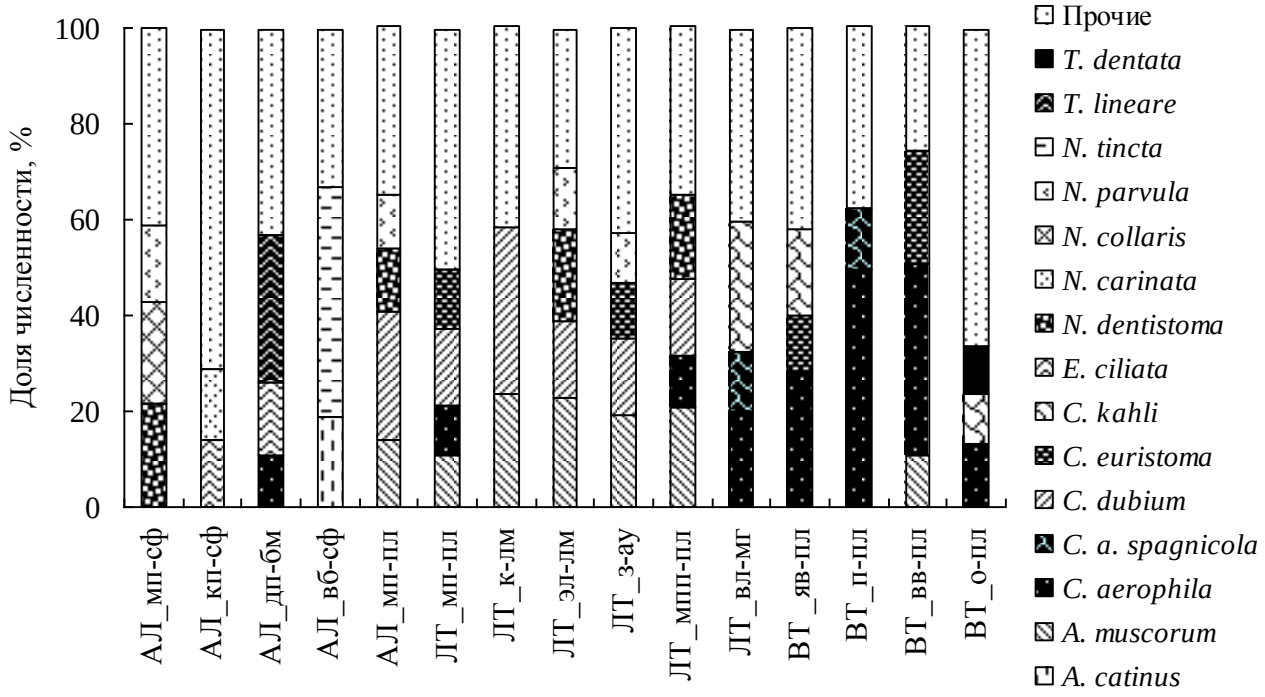

Рис. 27. Распределение доминантных видов сообществ раковинных амеб в типовых биотопах на разных высотных уровнях. Условные обозначения биотопов и субстрата (см. табл. 7).

Помимо вышеназванных в лесотундре на лишайниках (эл-лм) и в западинке (з-ау) доминирует *N. parvula*, а на лишайниках (эл-лм) и моховых подушках (мпп-пл) – *N. dentistoma*, которые обнаружены выше по склону на альпийском лугу. В доминантном комплексе лесотундры отмечены и раковинные амебы *C. euristoma* – в моховых подушках (мп-пл) и в западинке (з-ау), *C. kahli, C. aerophila* и *C. a. sphagnicola* – на высокотравном лугу (вл-мг), преобладающие ниже по склону в высокотравном лесу. Доминантный комплекс высокотравного леса

наименее специфичен: *C. aerophila*, *C. a. sphagnicola*, *C. euristoma*, *C. kahli*, *T. dentata*. Здесь только один редкий вид *T. dentata* стал доминантом, но в малом количестве встречается почти во всех биотопах и на всех субстратах. Следует отметить, что в одном из биотопов (высокотравный луг – бывшее пастбище, субстрат «мхи на гумусе») лесотундры, доминантный комплекс полностью сформирован из вселенцев – преобладающих видов высокотравной тайги. Один из них, эврибионтный вид *C. aerophila*, возможно успешно колонизировал в лесотундре на высоте 651 м н.у.м. оба биотопа на бывшем пастбище, а также на высоте 699 м н.у.м на плевроциуме моховых подушек и на высоте 840 м н.у.м. в альпийском лугу – на сфагнуме дна пруда (см. рис. 27).

Проведенное исследование позволило выявить 50 видов и форм раковинных корненожек под кронами елей на **пяти** высотных уровнях и 60 видов и форм в типовых биотопах на **трех** высотных уровнях. На трех верхних высотных уровнях в типовых биотопах обнаружено больше видов, чем по всему склону под кронами ели. Видовое богатство в типовых биотопах трех верхних экосистем **одинаково**. Закономерности изменения видового богатства от изменения высоты над уровнем моря не выявлена, что соответствует представлениям о сохранении видового разнообразия на одном уровне (Mitchell et al., 2004) с высотой.

Под кроной ели выявлено снижение численности сообществ вниз по склону. В специфических сообществах «типовых биотопов» в верхней экосистеме (альпийский луг) средняя численность самая низкая (9 тыс. экз./г), и более чем вдвое выше в лесотундре (21.5 тыс. экз./г), снижаясь в высокотравном лесу (13.8 тыс. экз./г).

В специфичных сообществах «типовых биотопов» отмечено 15 видов представляющих ядро сообщества – *Arcella catinus*, ***Assulina muscorum***, ***Centropyxis aerophila***, ***C. a. spagnicola***, *Corythion dubium*, ***Cyclopyxis euristoma***, *C. kahli*, *Euglypha ciliata*, *Nebela (A.) dentistoma*, *Nebela collaris*, *N. carinata*, *N. parvula*, *N. tincta*, ***Tracheleuglypha dentata***, *Trinema lineare*, т. е. 25% сообщества. Число доминантов уменьшается со снижением высотного уровня: АЛ (11) → ЛТ (8) → ВТ (6). Под кронами ели доминатов почти в два раза меньше, и их

количество изменяется следующим образом: АЛ (3)→ ЛТ (4) → ВТ (4) → КП (6) → МЧЗ (4). Это те же виды, что и в типовых биотопах на трех верхних высотных уровнях (они выделены черным цветом) плюс ***T. complanatum***, что соответствует известной информации о специфике почвенно-мохового населения раковинных амеб горных территорий (Balik, 1992; Todorov, 1998; Mitchell et al., 2004).

По комплексу доминантов под кронами ели формируются три группы сообществ, которые распределены по высоте склона (АЛ, ЛТ → ВТ → КЛ, МЧЗ), а в специфичных сообществах типовых биотопов трех верхних типовых биотопов тоже три (АЛ → ЛТ → ВТ). При этом в каждой экосистеме (биогеоценозе) выявлены пограничные переходные сообщества. На всех трех уровнях выявлены специфичные доминанты. В то же время широко распространенный в других горных экосистемах подстилочный вид *Centropyxis aerophila* в нашем исследовании доминировал только на третьем высотном уровне (рис. 30) во всех типовых биотопах высокотравного леса. Выше по склону он проникал только в отдельные типовые биотопы.

ГЛАВА 6. РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ В ПОЙМЕННЫХ БИОТОПАХ

В окрестностях кордона Шижим на реке Печора обнаружено 58 видов и форм раковинных корненожек, среди которых *Trinema lineare truncatum* Chardez, 1964, не отмечена в ранее описанных ландшафтах (табл. 9). Среди них доминируют организмы с плагиостомными раковинками из родов *Centropyxis*, *Trinema* (10–17% численности), криптостомными раковинками из рода *Plagiopyxis* (13–20%) и акростомной раковинкой из рода *Nebela* (24%). Почти для всех биотопов характерен эврибионтный вид *Trinema lineare*..

Таблица 9. Видовой состав и доля обилия (%) раковинных амеб в различных биотопах поймы р. Печоры

Виды	Хвойный лес	Луг	Лиственный лес	Пастбище	Ивняк	Гравий
Arcella arenaria compressa	–	–	–	1.22	0.74	–
A. a. sphagnicola	0.71	–	–	1.22	4.48	–
A. catinus	–	–	–	–	–	5.6
A. rotundata stenostoma undulata	–	–	–	–	1.49	1.68
Archerella flavum	–	–	0.75	–	–	–
Assulina muscorum	0.57	–	–	0.91	–	1.68
A. seminulum	–	–	1.5	1.21	1.49	5.32
Bulinularia indica	–	–	0.75	–	–	0.84
Centropyxis aculeata	–	–	0.75	0.61	–	1.12
C. aculeata oblonga	–	–	0.75	0.61	–	–
C. aerophila	3.87	5.17	9.02	6.69	5.22	0.84
C. a. sphagnicola	6.89	10.34	15.04	14.89	17.16	2.8
C. cassis	1.72	5.17	2.26	4.25	4.48	4.2
C. ecornis	–	–	–	0.3	–	0.28
C. elongata	1.15	6.9	0.75	2.13	1.49	0.56
C. orbicularis	1.86	10.34	1.5	2.43	0.75	2.52
C. sylvatica	1.29	1.72	–	–	–	–
Corythion dubium	1.29	–	–	–	0.75	1.12
C. eurystoma	0.57	–	–	–	–	–
Cyphoderia ampullula	–	–	–	0.3	–	0.28
C. a. papillata	–	–	–	–	–	0.56
Euglypha ciliata glabra	–	–	1.5	0.61	–	0.28
E. denticulata	–	–	–	0.3	–	0.56

E. laevis	3.73	1.72	3.01	1.22	4.48	3.36
E. compressa glabra	1.43	–	–	–	–	–
E. cristata	–	–	–	–	–	–
E. strigosa glabra	0.29	–	–	–	–	85
E. simplex	2.01	–	–	–	–	–
E. rotunda	2.87	–	5.26	0.61	3.73	0.56
Difflugia globulosa	–	1.72	–	–	–	–
D. elegans	–	–	–	–	–	0.56
D. oblonga	–	–	0.75	–	2.98	1.12
D. penardi	0.14	–	–	0.3	2.24	2.52
Heleopera petricola	0.29	–	2.26	–	–	–
H. sphagni	0.43	–	–	–	0.75	–
Hyalosphenia elegans	–	–	1.5	0.3	1.49	3.92
H. papilio	–	–	0.75	0.3	–	0.28
Nebela bohemica	3.87	–	–	–	–	–
N. griseola	–	–	1.5	0.3	2.98	4.48
N. lageniformis	4.16	–	–	1.82	–	–
N. militaris	0.28	–	–	0.3	–	3.08
N. parvula	2.15	–	–	–	–	–
N. penardiana	0.14	–	–	–	–	–
N. tincta	–	–	–	0.3	–	24.09
Phryganella acropodia	–	3.45	–	0.61	4.47	–
Ph. hemisphaerica	1.43	–	0.75	3.04	1.49	0.28
Plagiopyxis calida	24.68	18.97	17.29	19.76	7.48	5.32
P. penardi	7.46	13.79	15.79	17.02	12.69	0.84
Pseudodifflugia gracillis	–	–	–	0.3	0.75	0.56
Tracheleuglypha dentata	5.02	–	–	0.91	–	0.28
Trigonopyxis arcula	0.86	1.72	0.75	3.95	2.24	4.2
T. minuta	–	–	0.75	–	–	–
Trinema enchelys	2.44	1.72	1.5	0.61	–	–
T. complanatum	4.88	–	–	1.82	–	–
T. lineare	10.19	12.07	13.53	7.9	13.43	12.88
T. penardi	1.29	–	–	–	–	–
Quadrulela symmetrica	–	–	–	0.31	–	0.28
Zivkovichia spectabilis	–	5.17	–	0.61	0.75	0.28

Количество доминантов во всех локальных сообществах невелико (2–5). Результаты ординации (рис. 28) свидетельствуют о том, что наиболее специфично сообщество, формирующееся в гравии, где массово развивается популяция бриобинта *Nebela tincta*, обитающая в небольших моховых подушках на поверхности крупных камней (валунов). Остальные варианты постепенно

изменяются от хвойного леса (где доминирует педобионт *Plagiopyxis callida*) к ивняку с преобладанием эврибионтов *Trinema lineare* и *Centropyxis aerophila*.

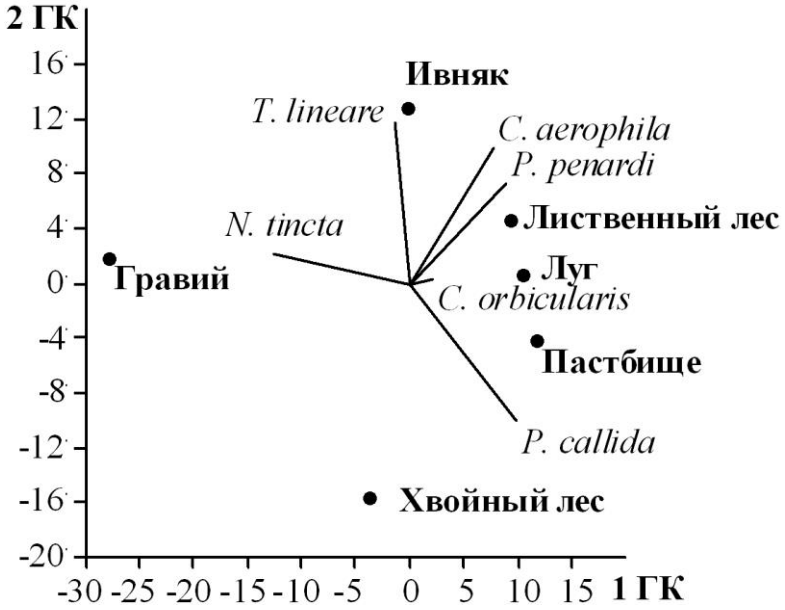

Рис. 28. Результаты ординации вариантов сообществ раковинных амеб по доминирующим видам методом главных компонент. 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 64.9% различий), 2 ГК – вторая главная компонента (20.6%).

Максимальное видовое богатство отмечено в гравии и на пастбище (табл. 9). Количество видов тестацей выше всего у уреза воды в гравии и среди осин на пастбище, и немного ниже в хвойном лесу. Среднее значение этих параметров зарегистрировано в широколиственном лесу и ивняке, а самое низкое – на высокотравном лугу. В целом изменения видового богатства в сообществах раковинных амеб отражает специфику растительных сообществ и, по-видимому, определяются градиентом влажности.

Исследованные биотопы различаются по обилию раковинок. Максимальные величины выявлены в хвойном лесу (19.6 тыс. экз./ г) и на пастбище (до 12.3 тыс. экз./ г). В сообществах высокотравного луга этот показатель достигает только 2.2 тыс. экз./ г, а в широколиственном лесу и ивняке – 5.0 тыс. экз./ г (табл. 10). Индекс Шеннона, характеризующий видовое богатство и распределение видов по обилию выше у уреза воды (гравий), в хвойном лесу и ивняке. Этот показатель

самый низкий в сообществах из высокотравного луга. В то же время выравненность сообществ выше в высокотравном лугу и ивняке.

Таблица 10. Основные параметры сообществ раковинных амеб в различных биотопах

Показатели	Хвой-ный лес	Луг	Листвен-ный лес	Паст-бище	Ивняк	Гравий
Кол-во видов	32	15	25	36	25	37
Плотность, тыс. экз./ г	19.6	2.2	5.0	12.3	5.0	10.1
Индекс Шеннона (H)	2.8	2.4	2.5	2.7	2.8	2.9
Выравненность Пиелу	0.8	0.9	0.8	0.7	0.9	0.8

Классификация сообществ раковинных амеб по видовому составу (рис. 29) показала, что наименьшее сходство тестацей (0.32) характерно для фауны хвойного леса. Остальные сообщества разделяются на две группы с индексом сходства 0.82. В первую группу входят тестацеанозы из гравия и пастбища, а во вторую – высокотравного луга, ивняка и широколиственного леса.

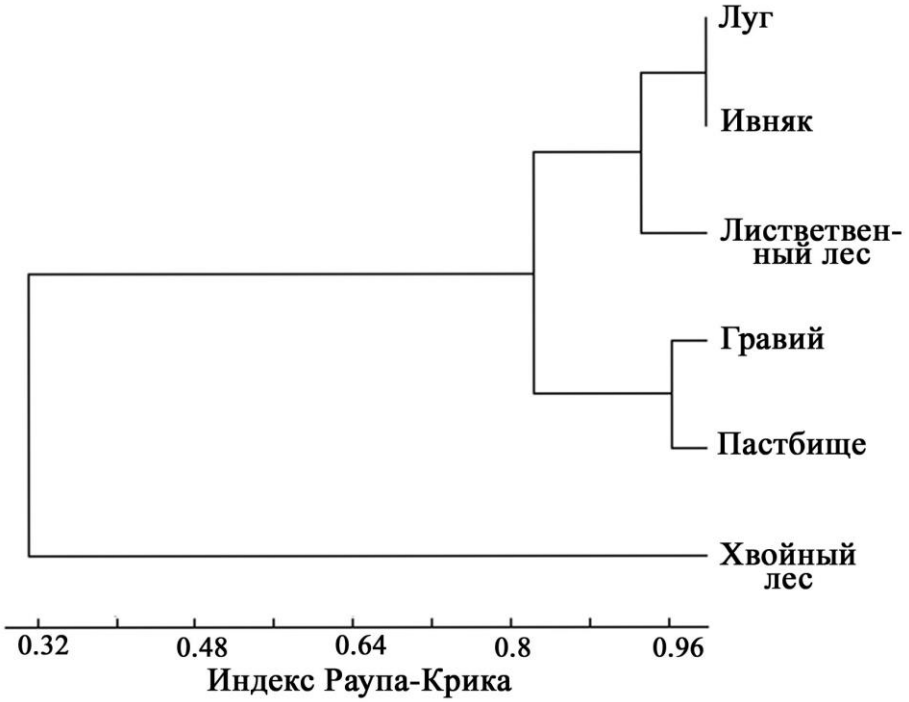

Рис. 29. Результаты классификации по видовому составу сообществ раковинных амеб из разных биотопов.

Исследованные сообщества раковинных амеб значительно отличаются друг от друга по составу доминантного комплекса и видовому богатству. На лугу состав доминирующего комплекса самый многочисленный, но общее число видов и их обилие самые низкие. В целом сообщества здесь пространственно однородны, что и приводит к невысоким показателям общего видового богатства. В гравии напротив, доминантов мало, а общее количество видов максимальное, что свидетельствует о гетерогенности местообитания, в каждом локусе пространства которого формируется специфический видовой состав. Здесь проходит контактная зона с речными водами, поэтому многочисленны гидрофильные виды, некоторые из них обильны и доминируют. На лугу и под лиственными деревьями в сообществах возрастает доля циклостомных раковинок с крупным устьем (*Phryganella* spp., *Cyclopyxis* spp.). В хвойном лесу и зарослях ив помимо циклостомных раковинок присутствуют еще и криптостомные со щелевидным устьем (*Plagiopyxis* spp.), а в гравии увеличена доля амеб с акростомной раковинкой (*Nebela tincta*). Эти особенности структуры сообществ корненожек отражают изменения влажности биотопов.

ВЫВОДЫ

1. В темнохвойной тайге обнаружено 117 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб, относящихся к 14 семействам и 22 родам (в 2010 г. – 65; в 2012 г. – 76 видов). Анализ разнообразия раковинных амеб в разных масштабах показал, что β-компонента на всех уровнях иерархии по двум годам было достоверно выше, чем это могло бы быть при случайном распределении видов. Доля β-разнообразия увеличивается в направлении от микро- к макромасштабу, что свидетельствует об определяющем вкладе локальных факторов в формирование разнообразия на низших уровнях иерархии масштабов.

2. Видовая структура сообществ раковинных амеб на ветровальных формах микрорельефа специфична для каждого типа тайги и зависит от локальных условий в каждом из исследуемых биотопов. В пихто-ельниках чернично-зеленомошном и высокотравном средние значения видового богатства возрастают в ряду: вывал→яма→валежина. Меньшее число видов на вывале обусловлено относительно сухими условиями и постоянным осыпанием субстрата. В пихто-ельнике крупнопапоротниковом видовое богатство возрастает в ряду яма→вывал→валежина вследствие того, что почва не осыпается с вывалов и заселение новых биотопов происходит по мере зарастания.

3. Вдоль западных склонов Уральского хребта на перепаде высот 230–840 м н.у.м. в почве под кронами ели обнаружено 50 видов и форм раковинных амеб, из которых восемь не были отмечены в темнохвойной тайге. Закономерного изменения видового богатства с изменением высоты не выявлено, а численность организмов снижается к подножию склона. Доминируют немногие эврибионтные раковинные амебы. По комплексу доминантов формируются три группы сообществ, которые распределены по высоте склона: 1) альпийский луг и лесотундра, 2) пихто-ельник высокотравный, 3) пихто-ельники крупнопапоротниковый и чернично-зеленомошный.

4. Вдоль пойменного профиля на р. Печора обнаружено 58 видов и форм раковинных корненожек. Изменения видового богатства в сообществах

раковинных амеб отражает специфику растительных сообществ и определяются градиентом влажности. Максимальное видовое богатство отмечено в гравии и на пастбище, и немного ниже в хвойном лесу, среднее значение – в лиственном лесу и ивняке, а самое низкое – на высокотравном лугу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Д.А. Раковинные амебы почв болотных лесов северной подзоны европейской тайги. – Автореф. дисс.…канд. биол. наук – М.: МПГУ. – 1984. – 16 с.

2. Аверинцев С.А. 1906. Rhizopoda пресных вод // Труды Имп. СПб об-ва естествоисп. – Т. 36. – Вып. 2. – С. 1–351.

3. Александрова В.Д. Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. – 1979. – Т. 64. – № 12. – С. 1715–1730.

4. Беликович А.В. Растительный покров северной части Корякского нагорья. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 420 с.

5. Бобров А.А. Видовое разнообразие раковинных амёб (Protozoa, Testacea) почв сосновых лесов / Биологическое разнообразие лесных экосистем. – М.: Наука, 1995. – С. 134–136.

6. Бобров А.А. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб (Protozoa: Testacea). – Автореф. дис … докт. биол. наук – М.: МГУ, 1999. – 341 с.

7. Бобров А.А. Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амеб (Testacea) // Зоол. ж. – 2003. – Т. 82. – № 2. – С. 215–223.

8. Бобров А.А. Раковинные амебы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. – 2005. – № 9. – С. 1130–1137.

9. Бобров А.А., Коробов Е.Д., Дорофеева Е.И., Трофимов С.Я. К характеристике почвенной мезо- и нанофауны ненарушенных ельников Центрально-лесного государственного биосферного заповедника // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 1994. – № 4. – С. 21– 29.

10. Бобров А.А., Чармен Д., Уорнер Б. Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) // Известия РАН. Сер. Биол. – 2002. – № 6. – С. 738–751.

11. Бубнова О.А., Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амеб (Testacealobosea Testaceafilosea Amphitremidae) в сфагновых биотопах

Романовского болота (Киевское полесье, Украина) // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2008. – № 14. С. 88-93.

12. Булатова У.А. Фауна и экология раковинных амеб (RIZOPODA, TESTACEA) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2010. – № 2 (10) – С. 58–67.

13. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Золотарев М.П., Тунева Т.К. Изменение разнообразия почвенной мзофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russian Entomol. J. – 2012. – 21(2) – 203–218 с.

14. Воробейчик Е.Л. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 1995. – 24 с.

15. Воробейчик Е.Л. Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. 1998. – № 2. – С. 102–108.

16. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е., Голованова Е.В., Кузнецов А.В., Пищулин П.Г. Реакция почвенной мезофауны на выбросы Среднеуральского медеплавильного комбината // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. – Екатеринбург, 2007. – С. 128–148.

17. Викол М.М. Корненожки (Rhizopoda, Testacea) водоемов бассейна Днестра. – Кишинев: Штиница, 1992. – 128 с.

18. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Раковинные амебы (Testacida, Protozoa) в почвах // Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. – М.: Наука, 1979. – С. 197–229.

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

20. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Определитель почвообитающих раковинных амёб (практическое руководство). – М.: Изд-во МГУ, 1995. – 88 с.

21. Гельцер Ю.Г. Почвенные раковинные корненожки. – Матер. IV Всесоюз. совещ. по пробл. почв. зоологии. Баку. – 1972. – С. 35.

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

23. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Яковлев А.С., Алексеев Д.А. Раковинные корненожки (Testacida) почв / Почвенные простейшие. – Л.: Наука, 1980. – С. 108–142.

24. Гиляров М.С. Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их значение для диагностики болотных почв // Почвоведение. – 1955. – № 10. – С. 61–65.

25. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 352 с.

26. Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А. Жизнь в почве. – М.: Молодая гвардия, 1985. – 191с.

27. Гомина А.Е. Население коллембол в основных типах темнохвойных лесов в верховьях реки Печора // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2015. – Вып. 17. – С. 58–61.

28. Дежкин В. В. В мире заповедной природы. – М.: Сов. Россия, 1989. – 201с.

29. Догель В.А. Общая протистология. – М.: Сов. Наука, 1951. – 603 с.

30. Естественноисторическое районирование СССР / Под ред Д.Г. Виленского. Труды комиссии по естественноисторическому районированию СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – Т. 1. – 374 с.

31. Захидов Т.Ф. Раковинные амебы некоторых почв Шеки–Закатальской зоны Азербайджана. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Баку, 1995. – 24 с.

32. Иудина Т.А. Состав популяции и сезонная изменчивость раковинных амеб рода коритион (саркодовые, филозеа) // Экология и охрана окружающей среды. Тез. 3-ей международной и 6-ой Всероссийской научно-практической конференции. – Владимир, 1996. – С. 124–125.

33. Колесникова А.А., Таскаева А.А. Почвенные беспозвоночные животные (Coleoptera: Staphylinidae, Collembola) Печоро-Илычского заповедника // Вестн. Днепропетровского ун-та. Биология и экология. – 2003. – С. 12–19.

34. Коробейников Ю.И. Численность и биомасса дождевых червей (Lumbricidae) в лесах Ильменского заповедника // Биоценологические исследования на Южном Урале. – Свердловск. – 1978. – С. 86–94.

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

36. Корганова Г.А., Рахлеева А.А. Раковинные амебы (Testacea) почв Мещерской низменности // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76. – № 3. – С. 261–268.

37. Корганова Г.А. Адаптационные особенности почвообитающих раковинных амеб (Protozoa, Testacida) // Адаптация почвенных животных к условиям среды. – М.: Наука, 1977. – С. 82–102.

38. Корганова Г.А. Раковинные амёбы в почвах хвойно-широколиственных лесов как показатели особенностей среды. – Автореф. дис. … канд. биол. наук. – М.: ИЭМЭЖ РАН, 1979. – 227 с.

39. Корганова Г.А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ. – Автореф. дис. … докт. биол. наук. – М.: ИПЭЭ РАН, 1997. – 343 с.

40. Кордэ А.К., Чибисова О.И. Микронаселение почвы основных типов леса Подмосковья – раковинные амебы (Testacida) // Лесоводственные исследования в серебряноборском опытном лесничестве. – М.: Наука, 1973. – С. 167–174.

41. Куликовская И. М. О фауне раковинных амёб оз. Глубокого / Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. – М.: Наука, 1983. – С. 149–181.

42. Курьина И.В., Прейс Ю.И., Бобров А.А. Раковинные амебы болотных местообитаний средней тайги Западной Сибири // Известия РАН. Сер. Биол. – 2010. – № 4. – С. 423–429.

43. Лозина-Лозинский Л.К., Мартынов П.Ф. Изучение активности и скорости распространения Protozoa и бактерий в почвах // Изв. науч.- мелиор. ин-та. – 1930. – Вып. 20. – С. 19–38.

44. Мазей Ю.А., Бубнова О.А. Структура сообщества раковинных амеб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в напочвенных сфагнумах смешанных лесов Среднего Поволжья // Вестник зоологии. – 2008. – № 1. – С. 41–48.

45. Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А. Структура сообщества раковинных амеб в свагновой сплавине северотаежного болота (Карелия, Россия) // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 2. – С. 115–124.

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

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

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

49. Мазей Ю.А., Комаров А.А. Видовой состав и распределение раковинных амеб в соответствии с микромозаичной организацией пихто-ельников в верховьях р. Печоры // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2015. – Вып. 17. – С. 120-124.

50. Мазей Ю.А., Малышева Е.А., Лаптева Е.М., Чернышов В.А., Таскаева А.А. Раковинные амебы аллювиальных почв островной поймы р. Илыч // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2010. – Вып. 16. – С. 97–101.

51. Мазей Ю.А., Малышева Е.А., Лаптева Е.М., Комаров А.А., Таскаева А.А. Роль пойменного градиента в структурировании сообществ раковинных амеб в аллювиальных почвах р. Илыч // Известия РАН. Серия Биологическая. – 2012. – № 4. – С.438–445.

52. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Раковинные амебы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 1. Фауна и морфоэкологические особенности видов // Зоол. журн. – 2006а. – Т. 85. – № 11. – С. 1267–1280.

53. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Раковинные амебы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). 2. Структура сообщества // Зоол. журн. – 2006б. – Т. 85. – № 12. – С. 1395–1401.

54. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амебы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 300 с.

55. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Структура сообщества раковинных амеб в сфагновом болоте верховий реки Суры (Среднее Поволжье) // Известия РАН. Серия биологическая. – 2007а. – № 4. – С. 462–474.

56. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амеб мохового болота в Среднем Поволжье // Зоол. журн. – 2007б. – Т. 86. – № 10. – С. 1155–1167.

57. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амеб в сфагновом болоте на севере Карелии (Прибеломорская низменность) // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88. –№ 7. – С. 771–782.

58. Максютов Ф. А. Барьерные ландшафты СССР. – Изд-во Сар. Ун-та, 1981 – 139 с.

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

60. Малышева Е.А., Мазей Ю.А., Ермохин М.В. Структурирование сообществ раковинных амеб в разных типах граничных структур в контактной зоне «вода – суша» // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 4. – С. 455–468.

61. Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Структура сообществ раковинных амеб в контактной зоне «лес – сфагновое болото» (озеро Светлое, Среднее Поволжье) // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2013. – № 09 (13). – Т. 2. – С. 20–26.

62. Малышева Е.А., Мазей Ю.А. Структура сообщества раковинных амеб в контактной зоне «лес – сфагновое болото» на севере Карелии // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2013. – № 09 (13). – Т. 2. – С. 35–41.

63. Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Эпифитные лихеносинузии в условиях химического загрязнения: зависимости доза–эффект // Экология. – 1995. – № 6. – С.455–460.

64. Николюк В.Ф. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана. – Автореф. дис. … док. биол. наук. Л, 1956. – 44 с.

65. Пармузин Ю.К. Северо-Восток и Камчатка (очерк природы). – М., 1967. – 368 с.

66. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 273 с.

67. Рахлеева А.А. Изменение комплексов тестацей (Testacea, Protozoa) в ряду пойменных почв Окского заповедника (Южная Мещера) // Известия АН. Сер. Биол. – 1999. – № 4. – С. 478–487.

68. Рахлеева А.А. Раковинные амебы (Testacea, Protozoa) таежных почв Западной Сибири (Сургутское Полесье) // Известия РАН. Сер. Биол. – 2002. – № 6. – С. 752–762.

69. Рахлеева А.А., Корганова Г.А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журн. – 2005. – Т. 84. – С. 1427–1436.

70. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи современной биологии. – 2006. – Т. 126. – № 1. – С. 27–49.

71. Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. – 2001. – Т. 86. – №1. – С. 98–109.

72. Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение – 2004. – №3. – С. 15–27.

73. Сочава В.Б. Опыт деления Дальнего Востока на физико-географические области и провинции // Докл. ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1962. – № 1. – С.23–33.

74. Стойко Т.Г., Мазей Ю.А. Наземные моллюски Печоро-Илычского заповедника // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. – Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН. – 2013. – С. 199–200.

75. Суханова К.М., Иудина Т.А. Экология и жизненный цикл пресноводной раковинной корненожки *Trinema lineare* Penard / Экология морских и пресноводных свободноживущих простейших (Сер. Протозоология.). – Л.: Наука, 1990. – Вып. 13. – С. 133–142.

76. Федоров В.Д. Об экологических нишах, о локусах биотопа и эволюционном разнообразии видов // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1972. – № 11. – С. 7–12.

77. Чернышов В.А. Эколого-географические закономерности организации сообществ почвообитающих раковинных амеб Западной Сибири. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Саратов: СГУ, 2010. – 154 с.

78. Шонборн В. Изучение эволюции на примере раковинных амёб (Testacea) // Журн. общей биол. – 1971. – Т. 32. – С. 530–540.

79. Юрцев Б.А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1978. – Вып. 26. – С. 3–62.

80. Яковлев А.С. Биологическая активность дерново-подзолистых почв и вопросы диагностики их свойств. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1981. – 23 с.

81. Aescht E., Foissner W. Effects of organically enriched magnesite fertilizers on the soil ciliates of a spruce forest // Pedobiologia. – 1994. – 37. – 321–335.

82. Azovsky A., Mazei Y.A. Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates // Glob. Ecol. Biogeogr. – 2013. – 22 – P. 163–172.

83. Balik V. Testate amoebae community (Protozoa, Rhizopoda) in a meadow – spruce forest mesoecotone // Biologia, Bratislava. – 1996a. – V. 51. – P. 117–124.

84. Balik V. Testate amoebae communities (Protozoa, Rhizopoda) in two moss – soil microecotones // Biologia, Bratislava. – 1996b. – V. 51. – P. 125–133.

85. Bobrov A.A., Minaeva T.Y. Indication Capasity of testate Amoebae (Protozoa: Testacea) and Sphagna Species / Proceedings of the 11th International Peat Congress, Queb, Can. – 2000 – P. 6–17.

86. Bobrov A.A., Korobov E.D., Dorofeeva E.I., Trofimov S.Y. Characteristics of soil meso- and nanofauna in pristine spruce forests in Central-Forest Biospheric Nature Reserve // Bull. Moscow State Univ. – 1994. – V. 17. – S. 44–52.

87. Bamforth S.S. The numbers and proportions of Testacea and Ciliates in litter and soil // J. Protozoology. – 1971. – V. 18. – S. 1–24.

88. Bartoš E. Koreňonožce radu Testacea. – Bratislava: Vydavatelśtvo slovenskey akademie vied, 1954. – 189 pp.

89. Beyens L., Chardez D., De Baere D. Ecology of Terrestrial Testate Amoebae Assemblages from Coastal Lowlands on Devon Island (NWT, Canadian Arctic) // Polar Biology. – 1990. – № 10. – P. 431–440.

90. Booth R.K., Zygmunt J.R. Biogeography and comparative ecology of testate amoebae inhabiting Sphagnum-dominated peatlands in the Great Lakes and Rocky Mountain regions of North America. – Divers. Distrib, 2005. – V. 11. – P. 577–590.

91. Bonnet L. Nouveaux Thécamoebiens de quelques stations du midi de la France // Bull. Soc. Hist. Natur. – Toulouse. – 1953. – V. 88. – F. 1–2. – P. 31–33.

92. Bonnet L. Les thécamoebiens des Bouillouses // Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. – 1958. – T. 93. – P. 529–543.

93. Bonnet L. Le peuplement thécamoebien des sols // Rev. Écol. Biol. Sol. – 1964. –T. 1. – № 2. – P. 123–408.

94. Bonnet L. Le peuplement thécamoebiens des mousses corticoles // Protistologica. – 1973. – T. 9. – P. 319–338.

95. Bonnet L. Types morphologiques, ecologie et evolution de la theque chez les theamoebiens // Protistologica, 1975. V. 11. P. 363–378.

96. Bonnet L., Thomas R. Étude sur les Thécamoebiens du sol (I) // Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. 1955. T. 90. P. 411–428.

97. Bonnet L. Les thecamoebiens indicateurs pedobiologique et la notions de climax // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. – 1961. – T. 96. – № 1–2. P. 80–86.

98. Bonnet L., Thomas R. Thécamoebiens du sol / Hermann (ed.), Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. (Supplement to Vie et Milieu). – 1960. – № 5. – 113 pp.

99. Bonkowski M. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited // New Phytol. – 2004. – 162. – P. 617–631.

100. Bunescu V. I. Contribuii la studuil testaceelor din soluril Muntilor Bucegi // Institutal Agronomica Timisoara Lucrraris Tiintifice. Seria Zootehnie. – 1971. –V. 27. – P. 31–38.

101. Burkovsky I.V, Mazei Y.A., Esaulov A.S. Influence of the period of existence of a biotope on the formation of the species structure of a marine psammophilous ciliate community // Russ. J. Mar. Biol. – 2011. – 37. – P. 177–184.

102. Chardez D. Thécamoebiens des terres de Belgique (II) // Hydrobiologia. – 1960. –V. 16. – № 2. – P. 197– 202.

103. Chardez D. Sur *Difflugia acuminata* Ehrenberg (Rhizopoda, Testacea) // Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux. – 1961. – T. 29. – № 3–4. – P. 301–308.

104. Chardez D. Thecamoebiens des environs de Waremme (Hesbaye) // Rev. Verviet. Hist. Nat. – 1964. – №. 10–12. – P. 1–5.

105. Chardez D. Ecologie generrale des Thecamoebiens (Rhizopoda, Testacea) // Bull. Dast Gembloux. – 1965. –T. 33. – № 3. – P. 307–341.

106. Chardez D. Histoire Naturelle des Protozoaires Thecamoebiens // Naturalistes Belges. – 1967. – T. 48. – P. 484–576.

107. Chardez D., Lambert I. Thécamoebiens indicateurs bioloques (Protozoa, Rhizopoda, Testazea) // Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembl. – 1981. – V. 16. – № 3. – P. 181–204.

108. Chardez D., Leclercq J. Variabilite des populations *Euglypha strigosa* (Ehrbg.) Leidy en fonction de l'habitat // Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux. – 1963. – T. 31. – № 1. – P. 21–27.

109. Charret R. Contribution a 1'etude cytologique et biologiquede Hyalosphenia papilio (Leidy), Rhizopoda, Testacea // Bull. biol. France et Belgique. – 1964. – V. 98. – P. 369–390.

110. Coûteaux M.M. Etude de la communaute de Thecamoebiens d'une chкnaire a luzule (Moyenne-Belgique) // Comptes Rendus des Seances de l'Academie des Sciences, Paris, Ser. D. – 1969. – V. 269. – P. 335–338.

111. Coûteaux M.M. Distribution des Thecamoebiens de la litиre et de l'humus de deux sols forestiers d'humus brut // Pedobiologia. – 1972. – V. 12. – № 4. – P. 237–243.

112. Coûteaux M.M. Écologie des Thécamoebiens de quelques humus bruts forestiers: l´espéce dans la dynamique de l´équilibre // Rev. écol. biol. Sol. – 1975. – V. 12. – № 2. – P. 421–447.

113. Coûteaux M.M. Dynamisme de l'equilibre des Thecamoebiens dans quelques sols climaciques // Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Nouv. Ser. A. Zool. – 1976. – T. 96. – P. 1–183.

114. Cadotte M.W. Metacommunity influences on community richness at multiple spatial scales: a microcosm experiment // Ecology. – 2006. – V. 87. – P. 1008–1016.

115. Crist T.O., Veech J. A., Gering J.C., Summerville K.S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity // Am. Nat. – 2003. – Bd. 162. – 734–743.

116. Decaens T. Macroecological patterns in soil communities // Global Ecol. Biogeogr. – 2010. – № 19 – P. 287–302.

117. Decloitre L. Le genre Cyclopyxis. Compléments á jour an 31. decémbre 1974 de la Monographie du genre parue on 1929 // Arch. Protistenk. – 1977. – Bd. 119. – № 1–2. – P. 31–53.

118. Decloitre L. Statistique mondiale des Thécamoebiens (архив Г.А. Коргановой). 1986.

119. Deflandre G. Le genre Arcella Ehrenberg. Morphologie-Biologie. Essai phylogenetique et systematiqe // Arch. Protistenk. – 1928. – Bd. 64. – S. 152–287.

120. Deflandre G. Le genre Centropyxis Stein // Arch. Protistenk. – 1929. – Bd. 67. – S. 322–375.

121. De Wit R., Bouvier T. “Everything is everywhere, but, the environment selects”; what did Baas Becking and Beijerinck really say? // Environ. Microbiol. – 2006. – № 8. – P. 755–758.

122. De Vries P.J., Murray D., Lande R. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest // Biol. J. Linn. Soc. – 1997. – Bd. 62. P. 343–364.

123. Fantham H.B., Porter A. The microfauna, especially the Protozoa, found in some Canadian mosses // Proc. Zool. Soc. Lond. – 1945. – V. 115. – P. 97–174.

124. Finlay, B.J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // Science. – 2002. – Bd. 296. – P. 1061–1063.

125. Finlay B.J., Esteban G.F., Clarke K.J., Olmo J.L. Biodiversity of terrestrial protozoa appears homogeneous across local and global spatial scales // Protista. – 2001. – Bd. 152. – P. 355–366.

126. Foissner W. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists // Acta Protozool. – 2006. – V. 45. – P. 111–136.

127. Foissner W., Hawksworth D.L. Protist Diversity and Geographical Distribution. 2009. Springer, Dordrecht.

128. Fontaneto D., Westberg M., Hortal J. Evidence of weak habitat specialisation in microscopic animals // PLoS. – 2011. – V. 6. – № 8. – P. 1–7.

129. Fournier B., Malysheva E., Mazei Yu., Moretti M., Mitchell E.A.D. Toward the use of Testate Amoebae functional traits as indicator of floodplain restoration success // European Journal of Soil Biology. – 2012. – Vol. 49. – P. 85–91.

130. Gering J.C., Crist T.O., Veech J.A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity // Conserv. Biol. – 2003. – № 17. – P. 488–499.

131. Gilbert D., Mitchell E.A.D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.J. Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tinctamajor-bohemica-collaris* complex (Protozoa) in a *Sphagnum* peatland // Acta Protozool. – 2003. – V. 42. – 99–104.

132. Graaf de Fr. Studies on Rotatoria and Rhizopoda from Netherlands // Biol. Jahrb. – 1956. – V. 23. – P. 145–217.

133. Graaf de Fr. The microflora and microfauna of a quaking bog in the nature reserve "Het Hol" near Kortenhoef in the Netherlands // Hydrobiologia. –1957. –V. 9. – P. 210–317.

134. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. – 2001. – V. 4. – P. 9. Harnisch O. Die Biologie der Moore. Die Binnengewasser. 7. – Stuttgart, 1929. – S. 51–59.

135. Harnisch O. Neue Daten zur testaceen Rhizopodenfauna nicht moorbildender Sphagnete // Zool. Anz. – 1937. – Bd. 120. – S. 129–137.

136. Harnisch O. Weitere Daten zur Rhizopodenfauna Lapplands // Zool. Anz. – 1938. – Bd. 124. – S. 138–150.

137. Heal O.W. The distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in some fens and bogs in northern England // J. Linn. Soc. London, Zool. – 1961. – V. 64. – P. 369–382.

138. Heal O.W. The abundance and microdistribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in Sphagnum // Oikos. – 1962. – V. 13. – P. 35–47.

139. Heal O.W. Morfological variations in certain Testacea (Protozoa: Rhizopoda) // Arch. Protist. – 1963. – Bd. 106. – S. 351–368.

140. Heal O.W. Observation on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) in Sphagnum // J. Anim. Ecol. – 1964. – V. 33. – P. 395–412.

141. Heal O.W. Methods of Study of soil Protozoa // Methods of study in soil ecology / ed. J. Phillipson. UNESCO. – 1970. – P. 119–126.

142. Hedley R. H., Ogden C. G., Mordan N. S. The biology and fine structure of Cryptodifflugia oviformis (Rhizopodea: Protozoa) // British Museum of Natural History Bulletin (Zoology). – 1977. – V. 30. – № 8. – P. 311–328.

143. Holyoak M., Leibold M.A., Holt R.D. Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities. Chicago: University of Chicago Press, 2005.

144. Hoogenraad H.R., Groot de A.A. Observations on a special manner of feeding of a species of *Difflugia* (*D. rubescens*) // Proc. Acad. Sci. Amst. – 1941. – V. 44. – P. 217–228.

145. Krashevska V., Maraun M., Scheu S. Micro-and macroscale changes in density and diversity of testate amoebae of tropical montane rain forests of Southern Ecuador // Acta Protozool. – 2010. – V. 49. – P. 17–28.

146. Laminger H. Bodenprotozoologie // Mikrobios. – 1980. – Bd. 1. – S. 1–142.

147. Laminger H., Schopper M., Pipp E., Hensler I., Mantl P. Untersuchungen über nekrozönosen und taxözonosen der Testacea (Protozoa) im zirbenwaldmoor (Obergurgl, Tirol/Austria) // Hydrobiol. – 1981. – V. 77. – P. 193–202.

148. Ledeganck P., Nijs I., Beyens L. Plant functional group diversity promotes soil protist diversity // Protista. – 2003. – Bd. 154. – P. 239–249.

149. Legendre P., Gallagher E.D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // Oecologia. – 2001. – 129. – P. 271–280.

150. Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology // Ecol. Lett. – 2004. – № 7. – P. 601–613.

151. Lousier J.D. Taxonomy and Ecology of Testacea (Risopoda) in Rocly Mountain Soils (Kananaskis Vallay, Alberta, Canada). M. Sc. Thesis. – Canada: Univ. Calgari. – 1972. – 173 pp.

152. Lousier J.D. Responce of soil testacea to soil moisture fluctuations // Soil. Biol. Bioch. – 1974. – V. 6. – № 4. – P. 235–239.

153. Lousier J.D. Effect of experimental soil moisture fluctuations on turnover rates of testacean // Soil Biol. Bioch. – 1974a. – V. 6. – P. 19–26.

154. Lousier J.D. Relationships between distribution of Testacea (Protozoa, Rhizopoda) and the soil habitat // Nat. Can. – 1975. – Bd. 102. – P. 57–72.

155. Lousier J. D. Testate amoebae (Rhizopoda Testacea) in some Canadian Rocky Mountain soils // Archiv fur Protistenkunde. – 1976. – V. 118. – P. 191–201.

156. Lousier J.D. Colonization of decomposing deciduous leaf litter by Testacea (Protozoa, Rhizopoda) – Species succession, abundance, and biomass // Oecologia. – 1982. – V. 52 – P. 381–388.

157. Lousier J.D. Population dynamics and production studies of species of Nebelidae (Testacea, Rhizopoda) in an aspen woodland soil // Acta Protozool. – 1984. – V. 23. – P. 145–159.

158. Lousier J.D. Population dynamics and production studies of species of Centropyxidae (Testacea, Rhizopoda) in an aspen woodland soil //Arch. Protistenk. – 1985. – Bd. 130. – P. 165–178.

159. Lousier J.D., Parkinson D. Evulation of a membrane filter technique to count soil and litter Testacea // Soil. Biol. Biochem. – 1981. – № 13. – P. 209–213.

160. Mazei Y.A. Biodiversity patterns in protozoan communities: linking processes and scales // Protistology. – 2008. –№ 5. – P. 268–280.

161. Mazei Y.A., Blinokhvatova Y.V., Embulaeva E.A. Specific features of the microspatial distribution of soil testate amoebae in the forests of the Middle Volga region // Arid Ecosyst. – 2011. – № 1. – P. 46–52.

162. Mitchell E.A.D., Buttler A.J., Grosvernier Ph., Rydin H., Albinsson C. et al. Relationships among testate amoebae (Protozoa), vegetation and water chemistry in five Sphagnum-dominated peatlands in Europe // New Phytol. – 2000. –V. 145. – P. 95–106.

163. Mitchell E.A.D., Charman D.J., Warner B.G. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future // Biodivers. Conserv. – 2008. – № 17. – P. 2115–2137.

164. Meisterfeld R. Clusteranalytische Differenzierung der Testaceenzonosen (Rhizopoda, Testacea) in *Sphagnum* // Arch. Protistenk. – 1979. – Bd. 121. – S. 270–307.

165. Meisterfeld R. The relation between generation time, temperature and cell size in testate amoebae (Rhizopodea): in: Dryl S., Kazubski S. L., Ploszaj J. (eds.) Progress in Protozoology. Abstracts of papers submitted to the VI International Congress of Protozoology – Warszawa, 1981. – P. 243.

166. Meisterfeld R., Heisterbaum M. The decay of empty tests of testate amoebae in soil Rhizopoda, Protozoa. New trends in soil biology, 1983. – P. 618–619.

167. Ogden C.G., Fairman S. Further observations on pyriform species of Difflugia (Rhizopodea) // Arch. Protistenk. – 1979. – Bd. 122. –S. 372–381.

168. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. vegan // Community Ecology Package. – 2012.

169. Payne R.J., Mitchell E.A.D. Ecology of testate amoebae from mires in the Central Rhodope Mountains, Greece and Development of a Transfer Function for Palaeohydrological Reconstruction // Protist. – 2007. – V. 158. – P. 159–171.

170. Schönborn W. Zur Ökologie der sphagnikolen, bryokolen und terricolen Testaceen // Limnoloica. – 1962. – Bd. 1. – S. 231–254.

171. Schönborn W. Bodenbewohnende Testaceen aus Deutschland. I. Untersuchungen im Naturschutzgebiet Serrahn (Mecklenburg) // Limnologica. – 1964. – Bd. 2. – S. 105–122.

172. Schönborn W. Beschalte Amöben (Testacean). – Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen, 1966. – 112 s.

173. Schönborn W. Taxozonotik der beschalten Süβwasser – Rhizopoden. Ein raumstruktur – analytische untersuchung über Lebensraumerveiterung und Evolution bei der Mikrofauna // Limnologica. – 1967. – Bd. 5. – № 2. – S. 159–207.

174. Schönborn W. Vergleich der zonotischen Grossen, der Verteilungsmuster und der Anpassungsstandards der Testaceen-Taxozonosen in der Biotopreihe vom Aufwuchs bis zum Erdboden // Limnologica. – 1968. – Bd. 6. – № 1. – S. 1–22.

175. Schönborn W. Humusform und Testaceen – Besatz // Pedobiologia. – 1973. – Bd. 13. – S. 353–360.

176. Schönborn W. Ermittung der Jahresproduction von Boden-Protozoen. 1. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea) // Pedobiologia. – 1975. – Bd. 15. – S. 415–424.

177. Schönborn W. Population dynamics and production biology of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in raw humus of two coniferous forest soil // Arch. Protistenk. – 1986. – Bd. 132. – S. 325–342.

178. Schmera D., Podani J. Components of beta diversity in hierarchical sampling designs: A new approach // Ecol. Indic. – 2013. – 26. – P. 126–136.

179. Schröter D., Wolters V., De Ruiter P.C. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect // Oikos. – 2003. – Bd. 102. – P. 294–308.

180. Shorrocks B., Sevenster J.G. Explaining local species diversity // Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. – 1995. – Bd. 260. – P. 305–309.

181. Smith H.G. Influence of temperature on test morphology of natyral populations of Testate Risopods in the maritime Antarctic / IX Protozool. Congr., Berlin, 1988. – P. 120.

182. Štěpánek M. Testacea of the pond of Hradek at Kunratice (Prague) // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B. – 1952. –V. 8. – P. 1–55.

183. Stout J.D. The protozoan fauna of a seasonally inundated soil under grassland // Soil Biol. Biochem. – 1984. – V. 16. – P. 121–125.

184. Stout J.D., Heal O.W. Protozoa // Soil Biology / Burges A., Raw F. (Eds.). – London and New York: Acad. Press, 1967. – P. 149–196.

185. Stout J.D., Walker G.D. Discrimination of mineral particles in test formation by thecamoebae // Trans. Amer. Micr. Soc. – 1976. – V. 95. – № 3. – P. 486–489.

186. Stump A.B. Observations on the feeding of *Difflugia*, *Pontigulasia* and *Lesqureusia* // Biol. Bull. – 1935. – V. 69. – P. 136–142.

187. Stump A.B. The influence of test materials on reproduction in Pontigulasia vas (Leidy) Schouteden // Biol. Bull. – 1936. – V. 70. – P. 142–147.

188. Thomas R. Thecamoebiens de la region Bordelaise // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. – 1954. – V. 88. – № 3–4. – P. 245–265.

189. Tichler W. Grundzuge der terrestrischen Tierokologie. – Vieweg and Sohn, Braunschwieg, 1949. – 219 pp.

190. Tsyganov A.N., Milbau A., Beyens L. Environmental factors influencing soil testate amoebae in herbaceous and shrubby vegetation along an altitudinal gradient in subarctic tundra (Abisko, Sweden) // Eur. J. Protistol. – 2013. – 49. – P. 238–248.

191. Tsyganov A., Komarov A., Mitchell E.A.D., Shimano S., Smirnova O.V., Aleynikov A.A., Mazei Yu.A. Additive partitioning of testate amoeba species diversity across habitat hierarchy within the pristine southern taiga landscape (Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Russia) // European Journal of Protistology. – 2015. – Vol. 51. – P. 42–54.

192. Tsyganov A.N., Temmerman S., Ledeganck P., Beyens L. The distribution of soil testate amoebae under winter snow cover at the plot-scale level in arctic tundra (Qeqertarsuaq/Disko Island, West Greenland) // Acta Protozool. – 2012. – V. 51. – P. 151–163.

193. Van Oye P. Rhizopodes du district Sub – Alpin de la Belgique // Arch. Naturesch. – 1933. – Bd. 23. – P. 548–573.

194. Van Oye P. Rhizopodes de Java // Bijdr. tot de Dierkund. – 1949. – Bd. 28. – P. 327–352.

195. Van Oye P. Au sujet des Rhizopodes du Grand Duche de Luxemburg // Biol. Jaarb. – 1951. – P. 82–121.

196. Veech J.A., Crist T.O. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions // Glob. Ecol. Biogeogr. – 2007. – № 16. – P. 650–656.

197. Volz P. Untersuchungen uber Mikrofauna des Walbodens // Zool. Jahrb. (Syst.). – 1951. – Bd. 79. – S. 514–566.

198. Volz P. Uber die soziologische und die physiognomische Forschungsrichtung in der Bodenzoologie // Verhandlungen Deutsch Zoologische Gesellschaft. – 1964. – P. 522–532.

199. Volz P. Vorarbeiten für ein System der tierischen Boden-Lebengemainschaften. In: Graff, O. u. Sathell, J.E.: Beitrage zur Bodenbiologie. Verh. d. Coll. Dynamik Bodenlebensgemain, Braunnschweig, Amsterdam, 1967. – S. 575–584.

200. Volz P. Über die Rolle der Protozoen in Boden und Streu // Ann. Zool. – 1971. – P. 431–439.

201. Wanner M. Ökologie von Thekämoben (Protozoa: Rhizopoda) in süddeutschen Wäldern // Arch. Protistenk. – 1990. – V. 140. – № 2–3. – P. 237–288.

202. Wanner M. Zur Morphologie von Thecamoben (Protozoa: Rhizopoda) in sübdeutschen Wäldern // Arch. Protistenk. – 1991. – P. 45–66.

203. Wang C.C. Ecological studies of the seasonal distribution of Protozoa in a freshwater pond // J. Morphology. – 1928. – V. 46. – № 1. – P. 431–478.

204. Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecological Monographs. – 1960. – P. 407–407.

205. Whittaker R.H. Evolution of species diversity in land communities. Evolutionary biology. New York: Plenum Press, 1977. – V. 10. – P. 250–268.

206. Jassey V.E.J., Chiapusio G., Binet P., Buttler A., Laggoun-Défarge F., Delarue F., Bernard N., Mitchell E.A.D., Toussaint M.-L., Francez A.-J., Gilbert D. Above- and belowground linkages in Sphagnum-peatland: climate warming affects plant-microbial interactions // Glob. Chang. – 2013. – № 19. – P. 811–823.

207. Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2012.

208. Wagner H., Wildi O., Ewald K. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape // Landsc. Ecol. – 2000. – № 15. – P. 219–227.

209. Wanner M., Elmer M., Kazda M., Xylander W.E.R. Community assembly of terrestrial testate amoebae: How is the very first beginning characterized? // Microb. Ecol. – 2007. – № 56. – P. 43–54.

210. Wanner M., Xylander W.E.R. Biodiversity development of terrestrial testate amoebae: is there any succession at all? // Biol. Fertil. Soils. – 2005. – № 41. – P. 428–438.

211. Wilkinson D.M., Mitchell E.A.D. Testate amoebae and nutrient cycling with particular reference to soils // Geomicrobiol. J. – 2010. – № 27. – P. 520–533.