

УДК 593.11

Ю. А. Мазей, Е. А. Ембулаева, А. С. Трулова

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ В ПОЧВАХ ЛЕСОСТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ (ПО МАТЕРИАЛАМ ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»)¹

Аннотация. *Актуальность и цели.* Биоценозы на границе леса и степи формируются по-разному. Мы проанализировали закономерности изменения состава и структуры сообществ почвообитающих раковинных амеб на двух участках, включающих все стадии перехода от степей к лесам в двух основных вариантах. *Материалы и методы.* В Островцовской лесостепи рассматривали экотонный ряд перехода ксерофитных степных фитоценозов через ксеромезофитные луга и опушечные (кустарниковые) фитоценозы к мезофитным низкорослым и высокорослым лесам. В Кунчеровской лесостепи исследовали экотонный ряд перехода от ксерофитных псаммофильных степей через ксеромезофитные луговые степи и остепненные порослевые дубравы, мезофитные дубравы и осинники к гигрофитным ивнякам. *Результаты.* В Островцовской лесостепи сообщество корненожек разделяется на три варианта, формирующиеся в наиболее контрастных фитоценозах – ковыльных степях (доминанты *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Euglypha strigosa*), осинниках (*Centropyxis aerophila*, *Trinema lineare*, *Phryganella hemisphaerica*), а также в экотонных опушечных (кустарниковых) фитоценозах (*Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*). В Кунчеровской лесостепи сообщество раковинных амеб также разделяется на три варианта, соответствующие псаммофильной степи (доминанты *Phryganella acropodia*, *Euglypha tuberculata*, *Trinema lineare*), луговой степи (*Centropyxis sylvatica globulosa*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Trinema complanatum*) и лесным фитоценозам (*Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*). *Выводы.* Картина дифференциации сообщества почвообитающих раковинных амеб вдоль лесостепного градиента имеет свою специфику в соответствии с характером растительности. В Кунчеровской лесостепи при отсутствии ярко выраженного экотонного фитоценоза (представленного остепненными дубравами) отсутствует и экотонная группировка раковинных амеб. В Островцовской лесостепи при хорошо сформированных экотонных кустарниковых фитоценозах формировалось специфическое сообщество раковинных корненожек.

Ключевые слова: раковинные амебы, структура сообщества, лесостепь.

Yu. A. Mazei, E. A. Embulaeva, A. S. Trulova

TERRICOLOUS TESTATE AMOEBAE IN FOREST-STEPPE ECOSYSTEMS (ON THE DATA OF NATURAL RESERVE «VOLGA REGION FOREST-STEPPE»)¹

Abstract. *Background.* Biocenoses on the border of forests and steppes are formed differently. We have analyzed the patterns of changes in the composition and com-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (12-04-33118-мол_а_вед).

munity structure of terricolous testate amoebae in two territories, including all the stages of transition from steppes to forests in two basic versions. *Materials and methods.* We have studied the transition ecotone line from xerophytic steppe phytocenoses through xeromesophytic meadows and margin (shrub) phytocenoses to mesophytic stunted and tall forests in Ostrovtsovskaya forest-steppe. In Kuncherovskaya steppe we have investigated the transition ecotone line of xerophytic psammophilous steppes through xeromesophytic meadow steppes and steppe coppice oak forests, mesophytic oak and aspen forests to hygrophite osier bed. *Results.* In Ostrovtsovskaya forest-steppe the rhizopod community is divided into three variants which are formed in the most contrasting phytocenoses – feather grass steppes (*Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Euglypha strigosa* as dominants), aspen forests (*Centropyxis aerophila*, *Trinema lineare*, *Phryganella hemisphaerica*), and in the ecotone margin (shrub) phytocenoses (*Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*). In Kuncherovskoy forest-steppe testate amoebae community is also divided into three variants corresponding to psammophilous steppe (*Phryganella acropodia*, *Euglypha tuberculata*, *Trinema lineare* as dominants), meadow steppe (*Centropyxis sylvatica globulosa*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Trinema complanatum*) and forest phytocenoses (*Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*). *Conclusions.* The differentiation pattern of terricolous testate amoeba communities along the forest-steppe gradient is specific in accordance with the nature of the vegetation. In Kuncherovskaya forest-steppe in the absence of a clearly defined ecotone phytocenosis (represented by steppe oak forests) the ecotone group of testate amoebae is also missing. In the Ostrovtsovskaya forest-steppe with well-formed ecotone shrub phytocenoses a specific community of shell rhizopods has been formed.

Key words: testate amoebae, community structure, forest-steppe.

Лесостепь представляет собой сочетание лесных и степных массивов, непосредственно примыкающих друг к другу. Здесь можно наблюдать естественные переходы между степными и лесными биогеоценозами и легко рассматривать соответствующие изменения в составе и структуре почвенной фауны. Переход от травянистых фитоценозов к древесным может осуществляться по-разному, например, через кустарниковые опушки, которые обычно выделяют в особый тип фитоценоза и считают неперемнным элементом ландшафта лесостепи [1]. Другой вариант границы между травяными и древесными экосистемами представляют собой остепненные леса [2]. По мнению И. И. Спрыгина [3], распределение растительных сообществ в лесостепи обусловлено не климатическими, а почвенно-грунтовыми условиями и особенностями рельефа: лесные сообщества приурочены к грубозернистым древним почвам, а степи развиваются на мелкозернистых моренных отложениях. В автоморфных условиях в Среднем Поволжье преобладают два почвенных типа: серые лесные почвы и лесостепные черноземы [4].

Раковинные амебы являются постоянным компонентом почвенной на-нофауны [5]. Изучение этих организмов в Европейской России касалось преимущественно населения лесных биоценозов в таежной зоне [6–10]. Исследования сообществ тестацид в почвах более южных регионов, в частности в лесостепной зоне, начаты относительно недавно [2, 7, 11–18]. Задачей настоящей работы явился анализ закономерностей изменения состава и структуры сообщества почвообитающих раковинных амеб на двух небольших эталонных для лесостепной зоны территориях, включающих все стадии перехода от степей к лесам в двух основных вариантах: на примере Островцовской и Кунчеровской лесостепей.

Материал и методика

На пробных участках были заложены почвенные разрезы для отбора образцов на протозоологический анализ. Образцы отбирались только из горизонта A_0 и верхней двухсантиметровой зоны следующего за ним горизонта. На каждом участке были отобраны по три повторности, каждая из которых рассматривалась в отдельности, что позволило оценить микропространственную гетерогенность сообщества на внешне однородном участке.

Для выявления видового состава и количественного учета раковинных амёб применяли общепринятую методику [19]. В каждой пробе определяли видовой состав раковинных амёб и просчитывали количество живых тестаей и пустых раковин в двукратной повторности [20]. В каждой пробе было подсчитано не менее 100 экземпляров. Полученные величины численности раковинок пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата.

Для классификации сообществ использовали иерархический кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матрицы индексов сходства Чекановского – Сьеренсена для данных по относительному обилию видов. Для выявления характера различий между локальными сообществами проводили ординацию ценозов методом главных компонент. Пространственную гетерогенность сообществ оценивали с помощью усредненных для всех пар проб индексов сходства Пианки. Достоверность различий между обилием раковинок в разных биотопах рассчитывалась с использованием критерия Манна – Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Все расчеты вели с помощью пакета программ PAST 2.17.

Результаты и обсуждение

Градиент «степь – кустарниковая опушка – лес»

Исследование проводили на территории Островцовской лесостепи в июле 2006 г., включающей все этапы перехода от ксерофитных степей через ксеромезофитные луга и опушечные кустарниковые комплексы (раkitники, вишарники) к мезофитным низкорослым (жестеро-терновники, черемушники) и высокорослым (осинники) лесам.

Изучение населения почвенных раковинных амёб и гетеротрофных жгутиконосцев на территории заповедника осуществлялось на девяти площадках (их условные обозначения приведены в квадратных скобках), включающих разнотипные растительные ассоциации лесостепного экотона, представляющие собой различные состояния залесения степи.

Три площадки расположены на участке луговых степей (ассоциация разнотравно-перистоковыльная) с преобладанием ковыля [луг.степь1], клевера [луг.степь2] и раkitника [раkitник]. Разнотравно-перистоковыльная ассоциация расположена на плоском водораздельном пространстве. При общем проективном покрытии 61 % на степные элементы здесь приходятся 74 %, в основном представлены мезоксерофитами (64 %). В травостое хорошо выражены злаки (60 %), среди которых преобладают ковыль перистый (от 10 до 30 %), а также ковыль узколистый и типчак, обилие которых не превышает 10 %. Среди разнотравья выделяются земляника зеленая, подмаренник настоящий, чабрец Маршалла и горичник эльзасский, различные виды клевера. Изредка попадаются участки с кустарниками раkitника русского. Почва –

чернозем типичный среднесуглинистый среднесуглинистый. Пробы отбирали из горизонтов A_0 0–3 см (степной войлок) и A_1 3–5 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта).

Одна площадка находилась на расширенном дне Безымянного оврага. Здесь формируется разнотравно-дерновинно-щучковая растительная ассоциация болотистых лугов [бол.луг]. Она характеризуется высоким проективным покрытием (82 %), причем луговые виды составляют 98 % от общего проективного покрытия и представлены преимущественно гигрофитами (68 %). Доминируют злаки (66 %) благодаря щучке дернистой, абсолютное проективное покрытие которой достигает 40–50 %. Довольно обильными в этой ассоциации являются тимopheевка луговая и пырей ползучий. Среди разнотравья выделяются гравилат речной, чистяк весенний, щавель кислый, различные виды хвощей. Почва – черноземно-луговая среднесуглинистая среднесуглинистая. Пробы отбирали из горизонтов A_0 0–2 см (луговой войлок) и A_1 2–4 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта с признаками оглеения).

По одной площадке было заложено на условной трансекте в центральной части заповедника, включающей переход от остепненного разнотравного луга в наземнейниковой разнотравной ассоциации [ост.луг], через вишарник редкотравный [вишарник], жестеро-терновник редкотравный [терновник], черемушник редкотравный [черемушник] к осиннику крапивно-разнотравному [осинник].

В наземнейниковой разнотравной ассоциации травостой имеет высокое проективное покрытие (69 %), причем в нем явно преобладают луговые виды (79 %), главным образом из группы ксеромезофитов (65 %). Здесь господствуют злаки (60 %), а среди них доминирует вейник наземный (от 20 до 50 %). Группа разнотравья составляет 36 %, в которой более или менее заметно участие земляники зеленой, лабазника обыкновенного, подмаренника настоящего и кровохлебки лекарственной. Ассоциация практически отражает последнюю стадию развития травяной растительности на полянах, перед их полным поглощением лесокустарниковым комплексом. Почва – чернозем выщелоченный среднесуглинистый среднесуглинистый. Пробы отбирали из горизонтов A_0 0–1 см (степной войлок) и A_1 1–3 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта).

В вишарнике редкотравном – ярус кустарников средней сомкнутости, с абсолютным доминированием вишни. Травяной ярус сильно разрежен, преобладает вейник наземный. Значительна роль костреца безостого и клубники. Явно доминируют виды сухолесолуговой свиты, однако значительна роль степных видов. Почва – чернозем выщелоченный среднесуглинистый среднесуглинистый. Пробы отбирали из горизонтов A_0 0–2 см (степной войлок) и A_1 2–4 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта).

В жестеро-терновнике редкотравном сомкнутость кустарникового яруса довольно высока. Состав его смешанный, с преобладанием терна и жестера. Заметна также роль бересклета бородавчатого и крушины ломкой. Сомкнутость травяного яруса крайне мала. Велика роль хмеля вьющегося. Заметно присутствие чистотела большого и сныти обыкновенной. Абсолютно преобладают лесолуговые виды. Почва – чернозем слабоподзоленный среднесуглинистый среднесуглинистый. Пробы отбирали из горизонтов

A₀ 0–1,5 см (листовой опад) и A₁ 1,5–3,5 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта).

В черемушнике редкотравном довольно плотный древесный ярус образован черемухой с единичными деревьями клена татарского. Кустарниковый ярус выражен очень слабо. Преобладают жестер и бересклет. Травяной ярус слабо сомкнут. Доминируют чистотел большой и сныть обыкновенная. Заметна роль крапивы двудомной. Преобладают виды сухолесолуговой свиты, велика также доля свежее- и влажнолуговых видов. Преобладают виды, требовательные к богатству почвы. Почва – чернозем слабоподзоленный среднемощный среднегумусный среднесуглинистый. Пробы отбирали из горизонтов A₀ 0–1 см (листовой опад и эпигейные мхи) и A₁ 1–3 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта с признаками оглеения).

В осиннике крапивно-разнотравном древостой плотный, состоит из осины с единичными деревьями березы пушистой. Подлесок редкий, преобладают черемуха и бересклет бородавчатый. Значительно участие малины, терна и жимолости татарской. Травостой средней сомкнутости, преобладают крапива двудомная, сныть, чистотел большой, перловник высокий, гравилат городской и ландыш майский. Преобладают свежее- и влажнолесолуговые виды с довольно высокими требованиями к богатству почвы. Почва – дерново-глеявая маломощная среднегумусная среднесуглинистая. Пробы отбирали из горизонтов A₀ 0–0,5 см (листовой опад) и A₁ 0,5–2,5 см (верхняя часть перегнойно-аккумулятивного горизонта с признаками оглеения).

В обследованных почвах обнаружено 32 вида и формы раковинных амёб (табл. 1). Наиболее обычным видом (встречался во всех биотопах) оказался *Centropyxis sylvatica*. Этот же вид входил в состав доминирующего комплекса практически во всех локальных сообществах. Более чем в 80 % биотопов были обнаружены *Cyclopyxis kahli*, *Trinema complanatum*, *Centropyxis aerophila*. Преобладают представители четырех семейств – Centropyxidae, Cyclopyxidae, Euglyphidae, Trinematidae. Вместе они составляют 75 % всего видового разнообразия. Эти семейства отмечаются как наиболее характерные представители в почвах [5]. *C. sylvatica* и *C. kahli* – эврибионтные виды, встречающиеся в водных, моховых и почвенных биотопах, *T. complanatum* и *C. aerophila* – почвенно-моховые обитатели [21, 22].

По видовой структуре локальные сообщества достаточно сильно различаются (рис. 1). Наиболее специфичны сообщества, формирующиеся в почвах под кустарниковыми фитоценозами: [ракитник], где доминируют *Plagiopyxis penardi*, *Centropyxis sylvatica globulosa* и *Euglypha strigosa glabra*, [вишарник], где супердоминирует один вид *Centropyxis aerophila sphagnicola*. Во всех остальных биотопах в числе доминантов *Centropyxis sylvatica*, к которому добавляются *Cyclopyxis kahli* на луговых степях, *C. a. sphagnicola* на остепненных и болотистых лугах, *Centropyxis aerophila*, *Phryganella acropodia* и *Phryganella hemisphaerica* в лесных фитоценозах (терновнике, черемушнике и осиннике). Следует отметить, что все виды, входящие в состав доминирующей группировки, являются структурообразующими в нескольких биотопах, что в результате обуславливает схожесть локальных ценозов корненожек. С другой стороны, набор доминантов в каждом случае оказывается иным. Таким образом, разнообразие вариантов локальных сообществ формируется за счет перекомбинации небольшого числа доминантов.

Видовой состав и относительные обилия доминирующих (более 10 % от общей численности) видов в сообществе

Таксон	Биотоп								
	луг. степь1	луг. степь2	ост. луг	бол. луг	раkitник	вишарник	терновник	черемушник	осинник
<i>Arcella arenaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Arcella hemisphaerica angulata</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	-	13,7	17,8	-	+	+	12,1	18,4
<i>Centropyxis aerophila sphagnicola</i>	-	10,3	17,7	9,9	-	61,4	13,7	+	-
<i>Centropyxis cassis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Centropyxis plagiostoma</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Centropyxis platystoma</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Centropyxis sylvatica</i>	26,8	17,7	13,0	9,9	+	+	19,8	+	16,0
<i>Centropyxis sylvatica globulosa</i>	4,7	20,6	-	-	20,7	+	+	12,9	+
<i>Corythion dubium terricola</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Cyclopyxis kahli</i>	14,6	28,4	10,8	+	-	+	+	17,8	+
<i>Cyclopyxis ambigua</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Euglypha compressa</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Euglypha denticulata</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	+
<i>Euglypha rotundata</i>	-	-	10,1	-	-	-	-	-	-
<i>Euglypha strigosa</i>	15,0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglypha strigosa glabra</i>	10,0	-	+	-	18,9	+	-	-	-
<i>Heleopera sylvatica</i>	-	-	+	+	-	+	-	+	-
<i>Phryganella acropodia</i>	-	-	+	+	+	+	16,4	13,6	+
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	+	+	-	-	-	+	14,8	+	20,1
<i>Plagiopyxis declivis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiopyxis intermedia</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Plagiopyxis penardi</i>	+	-	-	12,7	21,3	+	-	-	-
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Trigonopyxis arcula</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Trinema complanatum</i>	+	10,3	13,2	+	-	+	+	+	+
<i>Trinema complanatum globulosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trinema complanatum platystoma</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trinema enchelys</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trinema lineare</i>	+	-	+	15,9	+	+	-	+	13,5
<i>Trinema lineare terricola</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trinema penardi</i>	-	-	+	+	+	-	+	+	-

Интересно, что среди доминантов только один вид – *C. s. globulosa* – можно рассматривать в качестве геобионта. Остальные – в той или иной степени эврибионты, встречаются как в почвах, так в моховых и водных биотопах [21, 22]. Причем все эти виды достаточно часто оказываются доминантами в почвах с различным типом гумуса и в разнотипных биотопах: мор и мор-модер в хвойных лесах, мор в сосновых лесах, мулль в широколиственных лесах и степях [7].

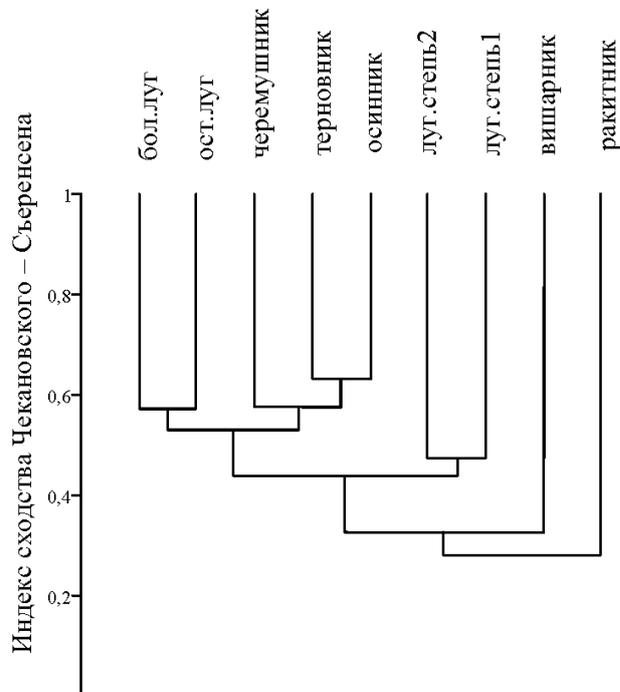
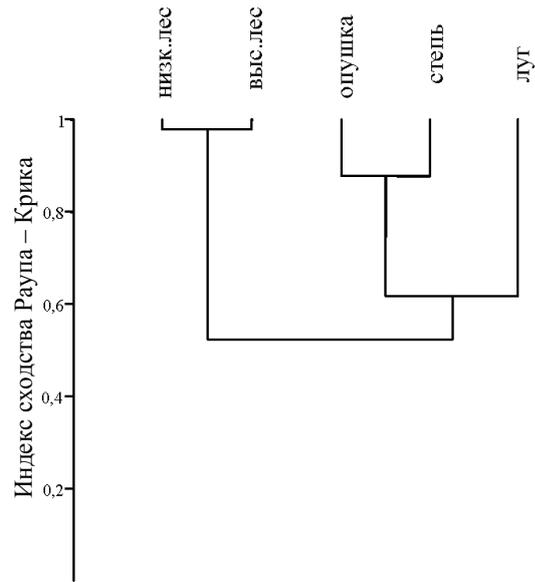
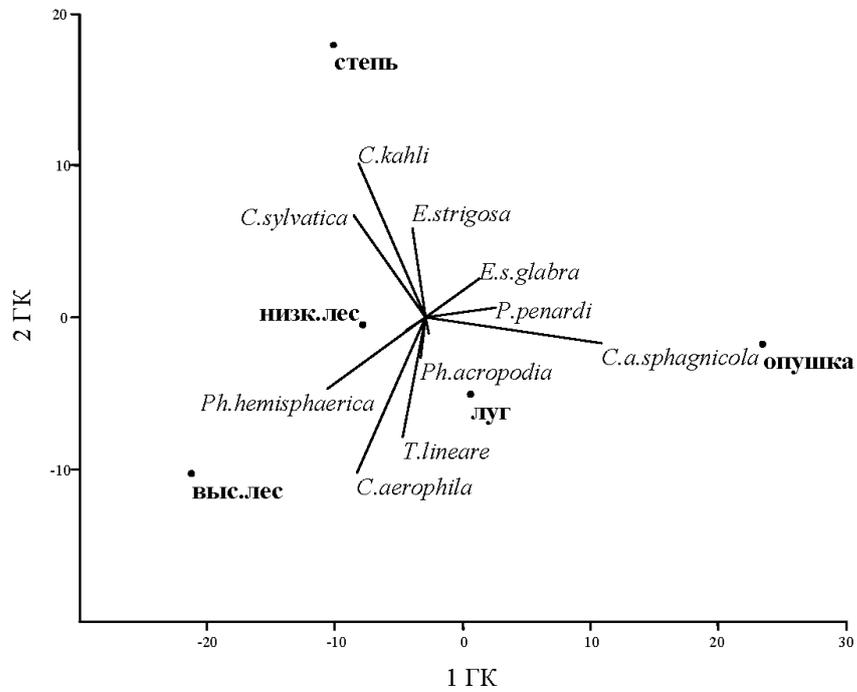


Рис. 1. Результаты классификации локальных сообществ раковинных амёб из разных биотопов по видовой структуре

В изменениях видового состава и структуры сообщества прослеживаются направленные изменения, связанные с переходом от ксерофильных и мезоксерофильных травяных и кустарниковых фитоценозов к мезофильным лесным. По видовому составу (рис. 2,а) население разделилось на две группы: из лесных фитоценозов, с одной стороны, и из травяных и кустарниковых – с другой. Из общего количества обнаруженных видов (32) семь не были обнаружены в травяных и кустарниковых фитоценозах, а шесть – в лесных (см. табл. 1). Причем все эти виды малочисленны. По структуре доминирующего комплекса видов можно выделить три варианта сообщества (рис. 2,б), соответствующие крайним фитоценозам в лесостепном градиенте (луговым степям и высокорослым лесам), а также экотонным (опушечным). В степных условиях характерными доминантами являются *C. kahli*, *C. sylvatica*, *E. strigosa*, в кустарниковых – *C. a. sphagnicola*, *P. penardi*, *E. s. glabra*, в высокорослых лесах – *C. aerophila*, *Ph. hemisphaerica*, *T. lineare*. В остепненных и болотистых лугах, а также низкорослых лесах специфические доминанты отсутствуют.



а



б

Рис. 2. Результаты классификации (а) и ординации (б) локальных сообществ раковинных амёб: 1 ГК – первая главная компонента (объясняет 58,9 % общей дисперсии видовой структуры), 2 ГК – вторая главная компонента (23,9 %); степь – фитоценозы луговой степи, луг – фитоценозы остепненных и болотистых лугов, опушка – кустарниковые фитоценозы (раkitник, вишарник), низк.лес – фитоценозы низкорослых лесов (терновник, черемушник), выс.лес – фитоценозы высокорослых лесов (осинник)

Вдоль лесостепного градиента отчетливо изменяется соотношение жизненных форм раковинных корненожек (рис. 3). Во всех сообществах доминируют амёбы с плагиостомной (*Centropyxidae*) и проплагиостомной (*Trinematidae*) раковинками, составляя в совокупности 50–65 % от общей численности тестацид. Для сообществ из лесных фитоценозов характерны центростомные (*Cyclopyxidae*, *Phryganellidae*) раковинки, образующие 35–40 % обилия. В сообществах из травяных и кустарниковых фитоценозов субдоминантный комплекс формируется простейшими с акростомными (*Euglyphidae*) и криптостомными (*Plagiopyxidae*) раковинками (10–15 %). Отмеченные закономерности отражают изменение режима увлажненности: в более увлажненных биотопах в лесах возрастает доля раковинок с крупным устьем (*Phryganella* spp., *Cyclopyxis* spp.), а в засушливых местообитаниях – с маленьким (мелкие *Euglypha* spp.) и щелевидным (*Plagiopyxis* spp.) псевдостомом.

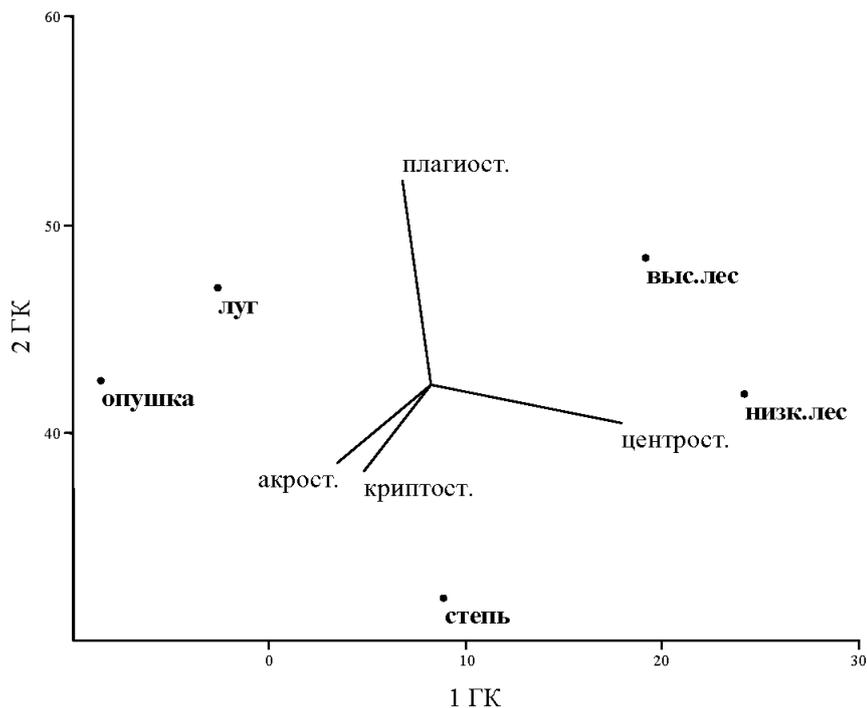


Рис. 3. Результаты ординации локальных сообществ раковинных амёб по соотношению жизненных форм (обозначение биотопов, как в рис. 2; плагиост. – плагиостомные и проплагиостомные, акрост. – акростомные, криптост. – криптостомные, центрост. – центростомные раковинки):
1 ГК – 82,4 %; 2 ГК – 17,5 %

В табл. 2 представлены интегральные характеристики сообществ раковинных амёб из разных биотопов. В верхнем горизонте (войлоке или подстилке) выше видовое богатство, видовое разнообразие и обилие организмов по сравнению с нижним (гумусовым). Выравненность распределения обилий видов (индекс Пиелу) остается на одном уровне и в разных почвенных горизонтах, и в разных сообществах. Максимальное число видов было обнаружено в биотопах [черемушник] и [вишарник]. Причем, если в первом из этих

биотопов практически все виды обитают в верхнем горизонте, а нижний, по сути, является упрощенным вариантом верхнего, то в последнем горизонты значительно различаются по видовому составу. Минимальное количество видов найдено в биотопах [луг. степь2] и [раkitник] – весьма сухих местообитаний. В этих же биотопах отмечается максимальное различие в обилии видов между горизонтами: в нижнем горизонте численность крайне низка. Максимальное обилие (300–400 экз./г) характерно для сообществ из более увлажненных биотопов (болотистый луг, вишарник, терновник, черемушник). Наименьшая численность (100–130 экз./г) формируется в сообществах из биотопов [луг. степь2] и [раkitник], а также [осинник]. Первые два сообщества формируются в очень сухих условиях, тогда как последний – на крутом склоне, что, возможно, способствует вымыванию раковин в нижележащие части катены. Во всех биотопах обилие выше в верхнем горизонте, за исключением осинника, в котором, по-видимому, из-за вымывания численность раковин в подстилке ниже, чем в гумусовом горизонте.

Таблица 2

Интегральные характеристики
в локальных сообществах из разных биотопов

	луг. степь1	луг. степь2	ост. луг	бол. луг	раkitник	вишарник	терновник	черемушник	осинник
Верхний горизонт									
Число видов	10	7	11	12	7	11	13	16	6
Среднее число видов в пробе	5,7	4,3	7,7	8,3	4,7	7,7	9,7	10,7	4,0
Численность, экз./г	180,0	178,1	234,0	462,0	180,0	350,6	426,9	604,0	105,0
Индекс Шеннона	1,51	1,32	1,93	1,92	1,33	1,48	2,04	2,17	1,33
Индекс Пиелу	0,91	0,91	0,95	0,91	0,88	0,73	0,91	0,92	0,97
Нижний горизонт									
Число видов	6	4	6	5	4	7	5	7	6
Среднее число видов в пробе	3,3	2,0	3,7	3,3	2,3	4,7	3,7	4,0	3,3
Численность, экз./г	125,7	29,9	108,8	128,5	45,9	238,0	141,7	221,0	157,7
Индекс Шеннона	1,03	0,60	1,21	1,02	0,68	1,35	1,16	1,10	0,97
Индекс Пиелу	0,86	1,00	0,93	0,85	0,98	0,88	0,90	0,81	0,81
Все горизонты									
Число видов	12	8	11	13	9	16	14	17	10
Среднее число видов в пробе	4,5	3,2	5,7	5,8	3,5	6,2	6,7	7,3	3,7
Численность, экз./г	152,9	104,0	171,4	295,2	113,0	294,3	284,3	412,5	131,4
Индекс Шеннона	1,27	0,96	1,57	1,47	1,01	1,41	1,60	1,63	1,15
Индекс Пиелу	0,88	0,95	0,94	0,88	0,93	0,80	0,90	0,87	0,89

Отмеченные нами показатели обилия значительно ниже приводимых для хвойных и широколиственных лесов таежной зоны [6, 8, 20, 21], но соответствуют приводимым для лесостепи Монголии [23]. Как правило, показате-

ли численности раковинок превышают 1000 экз./г абс. сухой почвы, в среднем находятся в пределах 10–30 тыс. экз./г, а в некоторых случаях превышают 100 тыс. экз./г. Низкая численность, по всей видимости, связана с весьма ксерофильными в целом условиями, формирующимися на участке «Островцовская лесостепь». При этом максимальное обилие – чуть более 600 экз./г – отмечено в подстилке черемухового леса, где развивался слабый моховой покров и наблюдалась наибольшая влажность из всех рассмотренных биотопов.

Гетерогенность проб в пределах одного биотопа (разные повторности) не очень высока и примерно одинакова в разных сообществах. Так, общее число видов в отдельном биотопе только на 35 % (в среднем; в пределах 25–50 % в разных биотопах) определяется различиями между повторностями (бета-компонентой разнообразия). С другой стороны, общее число видов, обнаруженных в Островцовской лесостепи, значительно зависит от различий между разными биотопами. Доля бета-компоненты в среднем составляет 65 %. Доля живых особей от общего числа раковинок в изученных биотопах невелика. В сообществах из травяных и кустарниковых фитоценозов она в среднем составляет 7,6–15,4 %. В ценозах из лесов живых особей значительно меньше (2,1–3,4 %). В остепненном лугу, вишарнике, терновнике и осиннике живых особей раковинных амёб в гумусовом горизонте не было обнаружено. В луговых степях доля живых особей примерно одинакова в разных горизонтах, а на болотистом лугу, ракатнике и черемушнике этот показатель ниже в поверхностном горизонте. Полученные значения соответствуют имеющимся данным по таежным лесам [20, 24], где отмечается, что численность живых клеток обычно не превышает 25 % от общей.

Градиент «степь – остепненный лес – лес»

Исследования проводили в разнотипных участках Кунчеровской лесостепи в июле 2006 г., включающей все этапы перехода от ксерофитных степей через ксеромезофитные луговые степи и остепненные порослевые дубравы, мезофитные дубравы и осинники к гигрофитным ивнякам.

Изучение населения почвенных раковинных амёб осуществлялось на девяти площадках, включающих различные растительные ассоциации лесостепного экотона, отражающие переход степного фитоценоза в лесной (Новикова, Соколова, 2008): от псаммофильной степи в разнотравно-днепровско-ковыльно-типчакковой ассоциации с развитым моховым (1) и лишайниковым (2) покровом, через луговую степь в узколистноковыльно-разнотравной ассоциации (3), березово-дубовый наземнейниково-разнотравный колок в центре луговой степи (4), опушку дубраво-кострцово-разнотравную (5), клено-дубняк разнотравный (6), дубо-липняк бересклетовый (7), осинник снытевый (8) к ивняку крапивному (9), расположенному в западине. Площадки 1–5 располагались на плакоре, 6–8 – на склоне, 9 – в западине.

Почва на участках настоящей степи (1 и 2) – чернозем среднемошный малогумусный супесчаный на ожелезненном песке [25]. Горизонт A_0 мощностью 2–3 см представлен эпигейными мхами и кустистыми лишайниками; перегнойно-аккумулятивный горизонт A_1 – желтовато-серый, рыхлый, очень непрочной мелко-комковатой структуры, супесчано-пылеватый. Почва под луговой степью – чернозем выщелоченный легко-суглинистый среднемошный малогумусный на карбонатном опесчаненном мергеле, подстилаемом

песком. A_0 – степной войлок с небольшим количеством эпигейных мхов мощностью до 1 см, A_1 – темно-серый, комковато-пылеватый, рыхлый, легко-суглинистый.

Почва под дубовым колком темно-серая лесная среднemoshная средне-суглинистая. A_0 – лиственной опад и степной войлок мощностью 2 см, A_1 – темно-бурый, равномерно окрашенный, комковато-пылеватый, супесчаный, рыхлый. Почва под дубравной опушкой и клено-дубняком – чернозем оподзоленный маломощный среднегумусный среднесуглинистый на щебенчато-суглинистом делювии. A_0 – степной войлок с листовым опадом мощностью 3 см, A_1 – темно-бурый, равномерно окрашенный, среднесуглинистый, пылевато-комковатый, рыхлый.

Почва под дубо-липняком – темно-серая лесная среднemoshная среднегумусная среднесуглинистая. A_0 – лиственной опад мощностью 2 см, A_1 – темно-серый со слабым буроватым оттенком, среднесуглинистый, комковато-мелко-ореховатый, рыхлый. Почва под осинником – дерново-глеевая маломощная среднегумусная супесчаная на супесчаных элювиальных отложениях. A_0 – лиственной опад мощностью 1 см, A_g – перегнойно-аккумулятивного горизонта с признаками оглеения. Почва под ивняком – торфяно-глеевая маломощная среднегумусная тяжелосуглинистая. Т – торфяной горизонт мощностью 4 см, G – глеевый горизонт.

В обследованных почвах обнаружено 28 видов и форм раковинных амeб (табл. 3). Наиболее обычными видами, встреченными во всех биотопах, были *Centropuxis aerophila sphagnicola* и *Phryganella acropodia*, наиболее типичным структурообразующим видом – *Cyclopxis kahli* (этот вид входил в состав доминирующей группировки в 70 % биотопов).

В составе населения преобладают четыре семейства – Centropuxidae, Cyclopxidae, Euglyphidae, Trinematidae. Вместе они составляют 75 % всего видового разнообразия. Большая часть обнаруженных видов – эврибионты, распространенные в широком диапазоне почв и часто доминирующие в лесных и луговых биогеоценозах средней части Восточно-Европейской равнины [8, 21, 26]. Интересно нахождение необычной, более мелкой формы (диаметр раковинки 30–35 мкм) ординарного педобионта *Centropuxis aerophila sphagnicola*; причем она в достаточных количествах находилась в биотопах наряду с раковинками типичных размеров (49–66 мкм). Вполне возможно, в условиях сильно засушливого климата формирование более мелкого варианта представляет собой реализацию дополнительных адаптивных вариаций для поддержания устойчивости популяций [27].

В составе населения преобладают (40–60 % от общей численности в разных биотопах) виды с плагиостомными раковинками (из родов *Centropuxis* и *Trinema*; устье смещено вбок и часто прикрыто козырьком), наиболее типичными для почвенных условий (Гельцер и др., 1985). При этом в более ксерофильных условиях – на степных участках – их доля выше (55–60 %) по сравнению с лесными территориями (40–45 %), что отражает приспособляемость сообщества как целого к недостатку влаги. Напротив, в более увлажненных условиях лесов возрастает доля видов (45–50 %) с центростомными раковинками (из родов *Cyclopxis* и *Phryganella*; устье крупное, широко открытое, расположено в центре) по сравнению со степями (25–35 %). Помимо представителей вышеперечисленных жизненных форм, в сообществах обитают мелкие организмы с акростомными раковинками с маленьким терминальным устьем.

Таблица 3

Видовой состав и относительные обилия (% по численности)
почвообитающих раковинных амёб в Кунчеровской лесостепи

Вид	Биотоп				
	степь	луг	опушка	сух.лес	вл.лес
<i>Arcella catinus</i>	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0
<i>Centropyxis aerophila</i>	8,9	11,6	13,1	9,6	5,8
<i>C. a. sphagnicola</i>	12,1	15,2	22,5	14,6	11,4
<i>C. a. sphagnicola</i> (мелкая форма)	0,0	4,6	0,0	0,1	0,0
<i>C. constricta</i>	1,1	0,0	0,0	0,2	1,0
<i>C. elongata</i>	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0
<i>C. sylvatica</i>	6,7	0,0	9,6	14,3	13,4
<i>C. sylvatica globulosa</i>	2,2	10,8	0,0	1,5	0,3
<i>Corythion dubium orbicularis</i>	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cyclopyxis ambigua</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7
<i>C. arcelloides</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,4
<i>C. eurystoma</i>	3,4	11,6	9,1	6,7	7,9
<i>C. kahli</i>	1,0	1,8	29,2	24,4	25,8
<i>Euglypha compressa glabra</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7
<i>E. denticulata</i>	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
<i>E. scutigera</i>	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0
<i>E. strigosa</i>	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0
<i>E. tuberculata</i>	16,4	7,7	1,3	2,9	3,8
<i>Heleopera petricola</i>	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0
<i>H. sylvatica</i>	0,0	3,1	1,2	2,8	2,4
<i>Phryganella acropodia</i>	23,6	6,7	9,2	11,3	10,1
<i>Ph. hemisphaerica</i>	1,9	4,7	0,4	2,6	5,5
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	1,0	0,0	0,0	0,7	3,8
<i>Trigonopyxis microstoma</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
<i>Trinema complanatum</i>	9,0	12,5	2,8	6,6	5,5
<i>T. c. platystoma</i>	1,0	1,8	0,0	0,0	0,0
<i>T. lineare</i>	10,1	0,0	0,0	0,5	0,1
<i>T. penardi</i>	0,0	1,8	0,8	0,0	0,4

Примечания. Жирным выделены относительные обилия, превышающие 8 %.
Типы биотопов: степь – участки псаммофильной степи, луг – луговая степь, опушка – дубовый колос в степи и остепненная опушечная дубрава, сух.лес – клено-дубняк и дубо-липняк, вл.лес – осинник и ивняк.

При ординации локальных сообществ из разных типов биотопов (рис. 4) выделяются три варианта: из псаммофильной степи (с характерными доминантами *Phryganella acropodia*, *Euglypha tuberculata*, *Trinema lineare*), луговой степи (*Centropyxis sylvatica globulosa*, мелкая форма *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Trinema complanatum*) и лесных фитоценозов (*Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*). Иными словами, в краевых биогеоценозах (остепненных лесах и колках в центре степи) не формируются специфические сообщества, они, напротив, оказываются весьма похожими на развивающиеся в настоящих лесных биогеоценозах (даже весьма увлажненных ивняках и осинниках!).

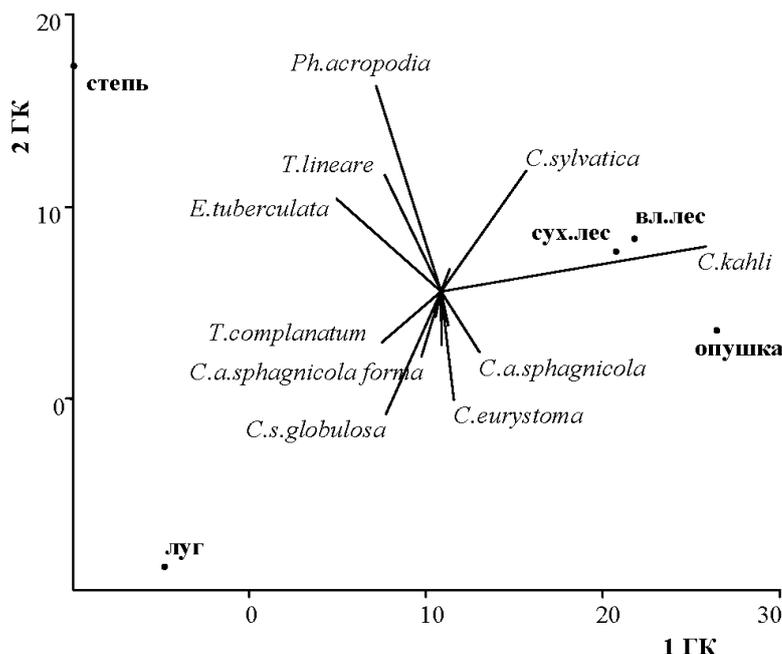


Рис. 4. Результаты ординации сообществ по видовой структуре:
 1 ГК – первая главная компонента, объясняющая 69,8 % общей дисперсии
 видовой структуры; 2 ГК – вторая главная компонента – 22,1 %

Большую специфику локальных комплексов раковинных корненожек из травяных фитоценозов подтверждают результаты кластерного анализа, представленные на рис. 5. Различия сообществ тестацид в лесах определяются почвенным горизонтом, где они формируются (в слое A_0 доминирует *Cycloporuxis kahli*, в A_1 – *Centroporuxis sylvatica*), а в степях – типом фитоценоза. Следовательно, в более увлажненных биотопах дифференциация сообщества простейших определяется в первую очередь факторами, связанными с вертикальной стратификацией экосистем, а в более засушливых – горизонтальной гетерогенностью. Этот вывод подтверждается и при оценке уровня горизонтальной гетерогенности ценозов в пределах однородных биотопов (рис. 6). Более высокие значения среднего индекса сходства Пианки в лесах свидетельствуют о большей гомогенности сообществ корненожек. С другой стороны, в наиболее сухих местообитаниях (псаммофильной степи и горизонте A_0 луговой степи) отмечаются минимальные значения индексов сходства, что говорит о значительной горизонтальной неоднородности сообщества. При проведении подобного анализа сообществ раковинных амёб из Островцовской лесостепи оказалось, что наиболее гетерогенные протозооценозы формируются в пограничных между степными и лесными кустарниковых биотопах, что еще раз подтверждает специфику Кунчеровского варианта лесостепного градиента с краевым биоценозом, представленным остепненной дубравой.

С увеличением увлажненности растут видовое богатство и обилие раковинок (рис. 7). Различия в плотности организмов между протозооценозами из степей и лесов достоверны ($p < 0,05$). Причем в сообществах простейших из опушечных фитоценозов (остепненных лесов) количество обнаруженных видов снижается по сравнению с таковыми из травяных и настоящих лесных

фитоценозов, а численность раковинок находится на промежуточном уровне. Следовательно, уровень обилия раковинок в почвах находится в прямой зависимости от степени увлажненности, тогда как показатели видового богатства и разнообразия (значения индексов Шеннона в сообществах раковинных амёб из разных биотопов находятся в пределах 1,8–2,4 и изменяются ненаправленно) варьируют более сложным образом и не определяются напрямую влажностью местообитания.

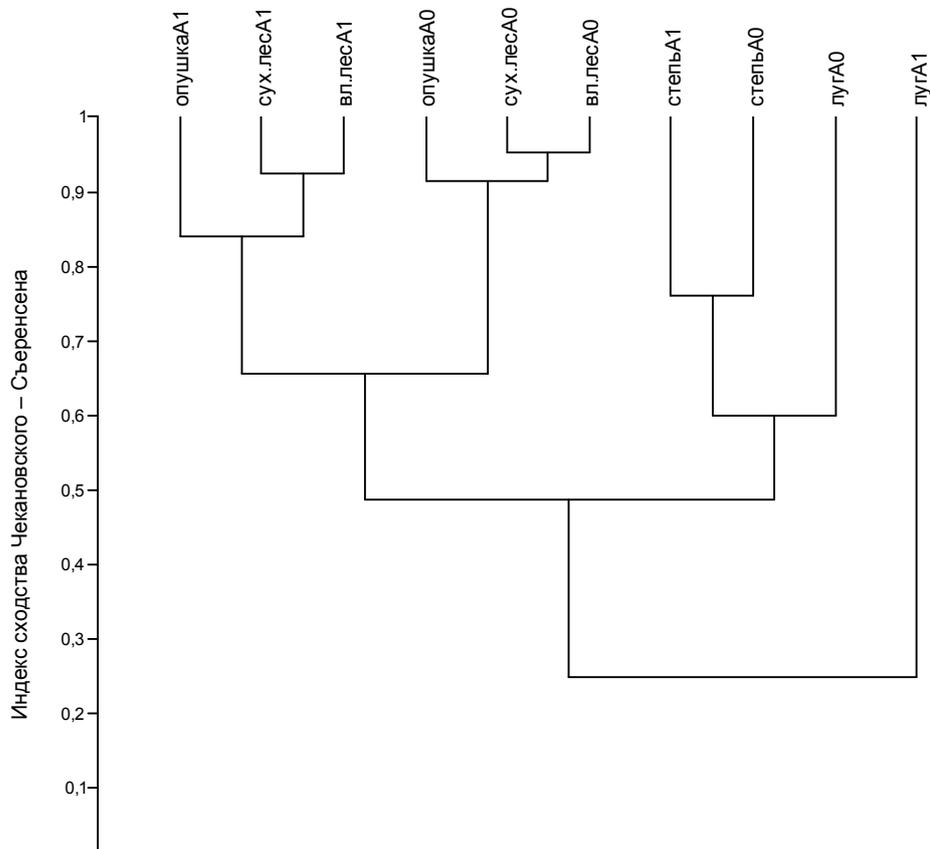


Рис. 5. Классификация сообществ раковинных амёб из разных типов биотопов и почвенных горизонтов A_0 и A_1

Следует отметить крайне низкие численности раковинных корненожек, не превышающие 100 экз./г, в наиболее ксерофильных условиях псаммофильных и луговых степей. Эти данные хорошо согласуются с оценками Г. А. Коргановой [8], которая для степей отмечает минимальные значения обилия в несколько сотен экз./г. Вместе с тем в почвах тайги и зоны широколиственных лесов обилия, как правило, составляют несколько тысяч экз./г с максимальными показателями свыше 130 тыс. экз./г в ельниках гумидной зоны. Обилия раковинных корненожек в степных биотопах Островцовской лесостепи также находятся в пределах нескольких сотен экз./г. Интересно, что обилие организмов в сфагновых биотопах переходного болота, примыкающего к району исследования, значительно выше и находится в пределах 30–100 тыс. экз./г [28].

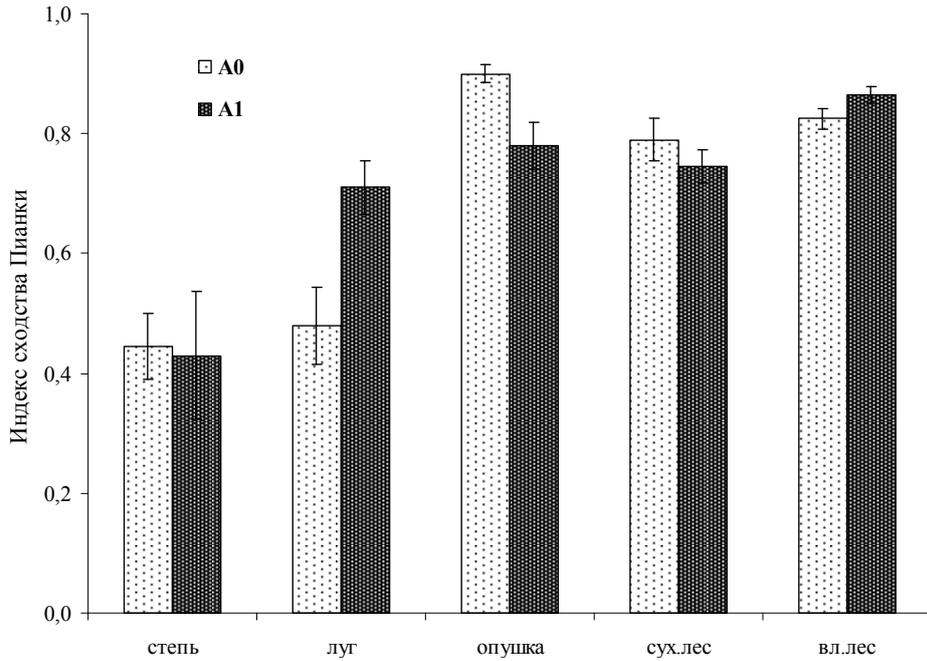


Рис. 6. Изменение пространственной гетерогенности (индекс сходства Пианки) видовой структуры сообщества раковинных амёб из почвенных горизонтов A₀ и A₁ в пределах отдельных типов микробиотопов. Планки погрешностей – ошибка средней

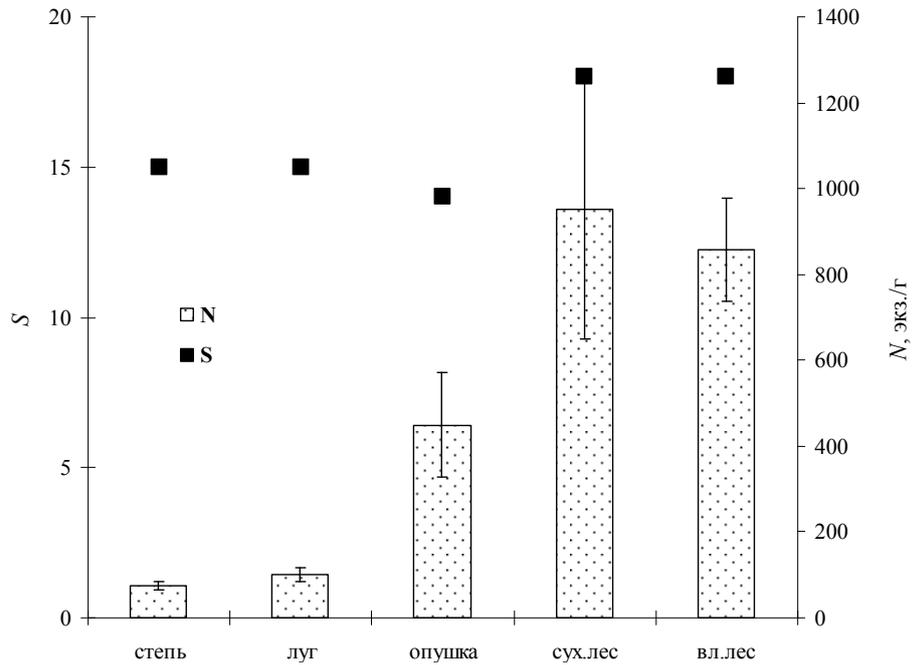


Рис. 7. Изменение количества обнаруженных видов (S) и плотности (N) раковинных амёб в ряду типов биотопов. Планки погрешностей – ошибка средней

Заключение

Таким образом, проведенные исследования, посвященные анализу закономерностей изменения видового состава и структуры населения почвообитающих раковинных амёб на градиенте «степь–лес», позволили обнаружить весьма структурированное сообщество.

При исследовании населения раковинных корненожек в Островцовской лесостепи в экотонном ряду перехода ксерофитных степных фитоценозов через ксеромезофитные луга и опушечные (кустарниковые) фитоценозы к мезофитным низкорослым и высокорослым лесам обнаружено, что сообщество разделяется на три варианта, различающиеся составом группировок доминирующих видов. Эти варианты развиваются в наиболее контрастных фитоценозах – ковыльных степях (доминанты *Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Euglypha strigosa*), с одной стороны, и осинниках (*Centropyxis aerophila*, *Trinema lineare*, *Phryganella hemisphaerica*) – с другой, а также в экотонных опушечных (кустарниковых) фитоценозах (*Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Plagiopyxis penardi*). В мезофитных лесах возрастает доля видов с центростомной раковинкой, а в ксерофитных степях – мелких форм с акростомными и криптостомными раковинками. Обилие раковинок невысоко (100–400 экз./г абс. сухой почвы) и возрастает с повышением увлажненности биотопа.

При исследовании населения раковинных амёб в Кунчеровской лесостепи в экотонном ряду перехода от ксерофитных псаммофильных степей через ксеромезофитные луговые степи и остепненные порослевые дубравы, мезофитные дубравы и осинники к гигрофитным ивнякам обнаружено, что вдоль градиента формируются три варианта сообществ простейших, соответствующих псаммофильной степи (доминанты *Phryganella acropodia*, *Euglypha tuberculata*, *Trinema lineare*), луговой степи (*Centropyxis sylvatica globulosa*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Trinema complanatum*) и лесным фитоценозам (*Cyclopyxis kahli*, *Centropyxis sylvatica*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*). В более увлажненных биотопах (лесах) дифференциация сообщества корненожек определяется факторами, связанными с вертикальной почвенной стратификацией, а в более засушливых (степях) – горизонтальной гетерогенностью. С увеличением увлажненности растут видовое богатство и обилие раковинных амёб: в степях обилие не превышает 100 экз./г абс. сухой почвы, а в лесах достигает 1150 экз./г.

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

Вместе с тем в обоих случаях сообщества почвенной нанофауны были представлены сходным набором обычных педобионтных видов (хотя доми-

нирующий комплекс существенно различался) и жизненных форм, характерных для почв с невысоким обилием, типичным для засушливых местообитаний. Более того, одни и те же виды проявляли разные предпочтения в зависимости от варианта лесостепи. Так, *Cyclopyxis kahli* и *Centropyxis sylvatica* в Островцах доминировали в ксерофитных луговых степях, а в Кунчерово – в мезофитных лесах.

О закономерностях формирования видового разнообразия в сообществах почвообитающих раковинных корненожек в лесостепи можно также судить, анализируя соотношения альфа- и бета-компонент в общей структуре разнообразия [29]. Сообщества раковинных амёб из обоих лесостепных участков (Кунчеровского и Островцовского) характеризуются сходными параметрами альфа- и бета-разнообразия. Так, кумулятивные кривые, отражающие зависимость количества обнаруженных видов (S) от числа отобранных проб (N), хорошо ($R^2 = 0,99$) описываются для Островцов уравнением $S = 9,97N^{0,37}$, а для Кунчерово – $S = 9,99N^{0,32}$. Это означает, что в среднем в одной почвенной пробе размером 5 г в лесостепи следует ожидать нахождения 10 видов раковинных амёб при схожих параметрах бета-разнообразия (отражаются в величинах степени приведенных уравнений). Доли альфа-компоненты в формировании гамма-разнообразия на уровне отдельных биотопов [29] также весьма сходны и составляют 69 % для Островцов и 73 % для Кунчерово. На уровне всего лесостепного участка доли альфа-компоненты несколько отличаются (39 % в Островцах и 46 % в Кунчерово), что отражает большую гетерогенность первого лесостепного участка с выраженным экотонным фитоценозом по сравнению со вторым.

В целом фауна раковинных амёб исследуемых почв близка к таковой почв хвойных и лиственных лесов Европейской России [8, 24, 30].

С увеличением увлажненности растут видовое богатство и обилие раковинок. Следует отметить крайне низкие численности раковинных амёб, не превышающие 100 экз./г, в наиболее ксерофильных условиях. Эти данные хорошо согласуются с данными Г. А. Коргановой [9], которая для степей отмечает минимальные значения обилия, а также с данными А. А. Рахлеевой [31], которая отмечает увеличение видового разнообразия с повышением влажности биотопа. Обнаруженные нами показатели обилия значительно ниже приводимых для хвойных и широколиственных лесов таежной зоны [7, 8, 20, 24, 26, 31], но соответствуют приводимым для лесостепи Монголии [23].

В статье [21] о раковинных амёбах почв Мещерской низменности говорится, что преобладающими являются четыре семейства: Cyclopyxidae, Centropyxidae, Euglyphidae, Trinematidae (как и в наших исследованиях). Эти данные отличаются от результатов, полученных для таежных почв Западной Сибири [31], где доминантный комплекс раковинных амёб представлен семействами: Hyalospheniidae, Centropyxidae, Euglyphidae. Снижена доля представителей таких семейств, как Cyclopyxidae, Trinematidae. Вместе они составляют около 75 % видового разнообразия. Большая часть обнаруженных видов – эврибионты, распространенные в широком диапазоне почв и часто доминирующие в лесных и луговых биогеоценозах средней части Восточно-Европейской равнины [9, 21].

Список литературы

1. **Чистякова, А. А.** Кустарниковая растительность заповедника «Приволжская лесостепь» и ее роль в процессах залесения степей / А. А. Чистякова // Бюлл. Самарская Лука. – 1993. – Вып. 4. – С. 94–110.
2. **Новикова, Л. А.** Структура и динамика растительности Кунчеровской лесостепи / Л. А. Новикова, М. С. Соколова // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2008. – № 14. – С. 13–25.
3. **Спрыгин, И. И.** Борьба леса со степью в Пензенской губернии / И. И. Спрыгин. – Пенза : Изд-во Губземупр, 1922. – 20 с.
4. **Добровольский, Г. В.** География почв / Г. В. Добровольский, И. С. Урусевская. – М. : Изд-во МГУ, 2006. – 460 с.
5. **Гельцер, Ю. Г.** Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения / Ю. Г. Гельцер, Г. А. Корганова, Д. А. Алексеев. – М. : Изд-во МГУ, 1985. – 79 с.
6. **Алексеев, Д. В.** Раковинные амёбы почв болотных лесов северной подзоны европейской тайги : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Алексеев Д. В. – М. : МПГУ, 1984. – 16 с.
7. **Бобров, А. А.** Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб (Protozoa: Testacea) : дис. ... д-ра биол. наук / Бобров А. А. – М. : Изд-во МГУ, 1999. – 341 с.
8. **Корганова, Г. А.** Раковинные амёбы в почвах хвойно-широколиственных лесов как показатели особенностей среды : дис. ... канд. биол. наук / Корганова Г. А. – М. : ИЭМЭЖ РАН, 1979. – 227 с.
9. **Корганова, Г. А.** Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ : дис. ... д-ра биол. наук / Корганова Г. А. – М. : ИПЭЭ РАН, 1997. – 343 с.
10. **Рахлеева, А. А.** Особенности пространственного распределения раковинных амёб (Testacea, Protozoa) в равнинном ландшафте (на примере Южной Мещеры) : дис. ... канд. биол. наук / Рахлеева А. А. – М. : ИПЭЭ РАН, 2000. – 176 с.
11. **Блинохватова, Ю. В.** Внутрипарцеллярное распределение раковинных амёб в сосновых и дубовых лесах / Ю. В. Блинохватова, Е. А. Ембулаева, Ю. А. Мазей // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2011. – № 1. – С. 53–60.
12. **Блинохватова, Ю. В.** Структура сообществ почвообитающих раковинных амёб в сосновых лесах в разных пространственных масштабах исследования / Ю. В. Блинохватова, Е. А. Ембулаева, Ю. А. Мазей // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 312–316.
13. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в напочвенных сфагномах смешанных лесов Среднего Поволжья / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // Вестник зоологии. – 2008. – № 1. – С. 41–48.
14. **Мазей, Ю. А.** Раковинные амёбы в сфагновых биотопах заболоченных лесов / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88, № 4. – С. 387–397.
15. **Мазей, Ю. А.** Структура сообщества почвенных раковинных амёб в Островцовской лесостепи (Среднее Поволжье): эффект лесостепного градиента / Ю. А. Мазей, Е. А. Ембулаева // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 5. – С. 532–540.
16. **Мазей, Ю. А.** Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье / Ю. А. Мазей, Е. А. Ембулаева // Аридные экосистемы. – 2009. – Т. 15, № 37. – С. 13–23.
17. **Трулова, А. С.** Сезонная динамика структуры сообщества раковинных амёб в Среднем Поволжье / А. С. Трулова, Ю. А. Мазей // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2012. – № 29. – С. 397–404.

18. **Чернышов, В. А.** Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подтаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен / В. А. Чернышов, Ю. А. Мазей // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. – 2010. – № 20. – С. 66–73.
19. **Мазей, Ю. А.** Особенности микропространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в лесах Среднего Поволжья / Ю. А. Мазей, Ю. В. Блинохватова, Е. А. Ембулаева // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17, № 46. – С. 37–46.
20. **Рахлеева, А. А.** К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах / А. А. Рахлеева, Г. А. Корганова // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – С. 1427–1436.
21. **Корганова, Г. А.** Раковинные амёбы (Testacea) почв Мещерской низменности / Г. А. Корганова, А. А. Рахлеева // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76. – С. 261–268.
22. **Chardez, D.** Ecologie generale des thecamoebiens / D. Chardez // Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux. – 1965. – Т. 33. – Р. 307–341.
23. **Корганова, Г. А.** Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Arcellinida) лесостепи Монголии / Г. А. Корганова // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, вып. 11. – С. 1605–1615.
24. **Корганова, Г. А.** Раковинные амёбы (Testacida) лесных почв Московской обл. / Г. А. Корганова // Почвенные беспозвоночные Московской обл. – М. : Наука, 1982. – С. 25–41.
25. **Дюкова, Г. Р.** Особенности структуры почвенно-растительного покрова Кунчеровской степи и проблема ее происхождения : материалы Всерос. конф., посв. 120-летию со дня рожд. И. И. Спрыгина / Г. Р. Дюкова, Л. А. Новикова. – Пенза : ПГПУ им. В. Г. Белинского, 1998. – С. 88–93.
26. **Рахлеева, А. А.** Изменение структуры и разнообразия комплексов почвенных тестацей (Testacea, Protozoa) по элементам мезорельефа Южной Мещеры / А. А. Рахлеева // Известия АН. Сер. Биология. – 1998. – № 6. – С. 749–754.
27. **Bobrov, A. A.** Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea, Testaceafilosea) in natural populations / A. A. Bobrov, Yu. A. Mazei // Acta Protozoologica. – 2004. – Vol. 43. – P. 133–146.
28. **Мазей, Ю. А.** Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте на начальном этапе его становления / Ю. А. Мазей, О. А. Бубнова // Известия АН. Сер. Биология. – 2007. – № 6. – С. 738–747.
29. **Mazei, Yu. A.** Biodiversity patterns in protozoan communities: linking processes and scales / Yu. A. Mazei // Protistology. – 2008. – Vol. 5, № 4. – P. 268–280.
30. **Гельцер, Ю. Г.** Раковинные амёбы (Prptzpa, Testacida) в почвах / Ю. Г. Гельцер, Г. А. Корганова, Д. А. Алексеев // Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. – М. : Наука, 1979. – С. 197–229.
31. **Рахлеева, А. А.** Раковинные амёбы (*Testacea, Protozoa*) таежных почв Западной Сибири (Сургутское полесье) / А. А. Рахлеева // Известия АН. Сер. Биология. – 2002. – № 6. – С. 752–762.

References

1. Chistyakova A. A. *Byull. Samarskaya luka* [Bulletin. Samara bend]. 1993, iss. 4, pp. 94–110.
2. Novikova L. A., Sokolova M. S. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]. 2008, no. 14, pp. 13–25.
3. Sprygin I. I. *Bor'ba lesa so step'yu v Penzenskoy gubernii* [Struggle between forest and steppe in Penza province]. Penza: Izd-vo Gubzemupr, 1922, 20 p.
4. Dobrovolskiy G. V., Urusevskaya I. S. *Geografiya pochv* [Geography of soil]. Moscow: Izd-vo MGU, 2006, 460 p.

5. Gell'tser Yu. G., Korganova G. A., Alekseev D. A. *Pochvennye rakovinnnye ameby i metody ikh izucheniya* [Soil shell amoeba and study methods thereof]. Moscow: Izd-vo MGU, 1985, 79 p.
6. Alekseev D. V. *Rakovinnnye ameby pochv bolotnykh lesov severnoy podzony evropeyskoy taygi: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Shell amoeba of bog forest soils of northern sub-zone of european taiga: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow: MPGU, 1984, 16 p.
7. Bobrov A. A. *Ekologo-geograficheskie zakonomernosti rasprostraneniya i struktury soobshchestv rakovinnnykh ameb (Protozoa: Testacea): dis. d-ra biol. nauk* [Ecological-geographical regularities of distribution and structure of shell amoeba associations (Protozoa: Testacea): dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow: Izd-vo MGU, 1999, 341 p.
8. Korganova G. A. *Rakovinnnye ameby v pochvakh khvoyno-shirokolistvennykh lesov kak pokazateli osobennostey sredy: dis. kand. biol. nauk* [Shell amoeba in soils of mixed coniferous-broad-leaved forests as an environment specificity indicator: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow: IEMEZh RAN, 1979, 227 p.
9. Korganova G. A. *Pochvennye rakovinnnye ameby (Protozoa, Testacea): fauna, ekologiya, printsipy organizatsii soobshchestv: dis. d-ra biol. nauk* [Soil shell amoeba (Protozoa, Testacea): fauna, ecology, association organization principles: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow: IPEE RAN, 1997, 343 p.
10. Rakhleeva A. A. *Osobennosti prostranstvennogo raspredeleniya rakovinnnykh ameb (Testacea, Protozoa) v ravninnom landshafte (na primere Yuzhnoy Meshchery): dis. kand. biol. nauk* [Specifics of area distribution of shell amoeba (Testacea, Protozoa) in flat landscape (by the example of Yuzhnaya Meshchera): dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow: IPEE RAN, 2000, 176 p.
11. Blinokhvatova Yu. V., Embulaeva E. A., Mazei Yu. A. *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego plyus* [XXI century: results of the past and problems of the present plus]. 2011, no. 1, pp. 53–60.
12. Blinokhvatova Yu. V., Embulaeva E. A., Mazei Yu. A. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]. 2011, no. 25, pp. 312–316.
13. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Vestnik zoologii* [Zoology bulletin]. 2008, no. 1, pp. 41–48.
14. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2009, vol. 88, no. 4, pp. 387–397.
15. Mazei Yu. A., Embulaeva E. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2008, vol. 128, no. 5, pp. 532–540.
16. Mazei Yu. A., Embulaeva E. A. *Aridnye ekosistemy* [Arid ecosystem]. 2009, vol. 15, no. 37, pp. 13–23.
17. Trulova A. S., Mazei Yu. A. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]. 2012, no. 29, pp. 397–404.
18. Chernyshov V. A., Mazei Yu. A. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]. 2010, no. 20, pp. 66–73.
19. Mazei Yu. A., Blinokhvatova Yu. V., Embulaeva E. A. *Aridnye ekosistemy* [Arid ecosystems]. 2011, vol. 17, no. 46, pp. 37–46.
20. Rakhleeva A. A., Korganova G. A. *Zoologicheskiy zhurnal*. [Zoological journal]. 2005, vol. 84, pp. 1427–1436.
21. Korganova G. A., Rakhleeva A. A. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1997, vol. 76, pp. 261–268.
22. Chardez D. *Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux*. 1965, vol. 33, pp. 307–341.
23. Korganova G. A. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1988, vol. 67, no. 11, pp. 1605–1615.
24. Korganova G. A. *Pochvennye bespozvonochnye Moskovskoy obl.* [Soil invertebrates of Moscow region]. Moscow: Nauka, 1982, pp. 25–41.

25. Dyukova G. R., Novikova L. A. *Osobennosti struktury pochvenno-rastitel'nogo pokrova Kuncherovskoy stepi i problema ee proiskhozhdeniya: materialy Vseros. konf., posv. 120-letiyu so dnya rozhd. I. I. Sprygina* [Structural specifics of soil-plant cover of Kuncherovskaya steppe the origin problem thereof: proceedings of the All-Russian conference commemorating 120th jubilee of I. I. Sprygin]. Penza: PGPU im. V. G. Belinskogo, 1998, pp. 88–93.
 26. Rakhleeva A. A. *Izvestiya AN. Ser. Biologiya* [Proceedings of the Academy of Sciences. Series: Biology]. 1998, no. 6, pp. 749–754.
 27. Bobrov A. A., Mazei Yu. A. *Acta Protozoologica*. 2004, vol. 43, pp. 133–146.
 28. Mazei Yu. A., Bubnova O. A. *Izvestiya AN. Ser. Biologiya* [Proceedings of the Academy of Sciences. Series: Biology]. 2007, no. 6, pp. 738–747.
 29. Mazei Yu. A. *Protistology*. 2008, vol. 5, no. 4, pp. 268–280.
 30. Gel'tser Yu. G., Korganova G. A., Alekseev D. A. *Genezis i ekologiya pochv Tsentral'no-lesnoy gosudarstvennogo zapovednika* [Genesis and ecology of soils of Tsentralno-lesnoy state nature reserve]. Moscow: Nauka, 1979, pp. 197–229.
 31. Rakhleeva A. A. *Izvestiya AN. Ser. Biologiya* [Proceedings of the Academy of Sciences. Series: Biology]. 2002, no. 6, pp. 752–762.
-

Мазей Юрий Александрович
доктор биологических наук,
профессор, кафедра зоологии
и экологии, Пензенский
государственный университет
(г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: yurimazei@mail.ru

Mazei Yuri Alexandrovich
Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University
(Penza, 40 Krasnaya str.)

Ембулаева Елена Александровна
кандидат биологических наук,
научный сотрудник, кафедра
зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет
(г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: embulaewa@mail.ru

Embulaeva Elena Aleksandrovna
Candidate of biological sciences,
researcher, sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(Penza, 40 Krasnaya str.)

Трулова Алиса Сергеевна
аспирант, Пензенский
государственный университет
(г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: alisa.trulowa@yandex.ru

Trulova Alisa Sergeevna
Postgraduate student, Penza State
University
(Penza, 40 Krasnaya str.)

УДК 593.11
Мазей, Ю. А.

Раковинные амёбы в почвах лесостепных биогеоценозов (по материалам заповедника «Приволжская лесостепь») / Ю. А. Мазей, Е. А. Ембулаева, А. С. Трулова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2013. – № 2 (2). – С. 5–26.